

ISSN 0024-1148

Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2023

# ЛЕСОВЕДЕНИЕ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



---

---

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 5, 2023

---

---

## Оригинальные статьи

- Поражение дубрав Беларуси армиллариозной гнилью в период массового усыхания  
*А. А. Сазонов, В. Б. Звягинцев, Е. М. Зайцева* 451
- Оценка перспектив развития подроста дуба черешчатого в лесных сообществах  
Московского региона на основе экологической морфологии растений  
*М. Н. Стаменов, Е. В. Зубкова, П. В. Фролов* 462
- Виталитетная структура древостоев в средневозрастных северотаежных сосновых лесах  
*Н. И. Ставрова, В. В. Горшков, П. Н. Катютин* 471
- Влияние климата на запасы углерода фитомассы и подстилки в лесных насаждениях  
юга Европейской России  
*В. В. Каганов, Д. Г. Замолодчиков, А. С. Мостовая* 486
- Восстановление растительности на залежах в лесостепи Красноярского края  
*Н. М. Ковалева, Р. С. Собачкин* 502
- Анализ пространственного распределения и потенциала заготовки лесных ягод  
*А. А. Кольчева, С. И. Чумаченко, В. В. Киселева, А. Ю. Агольцов* 513
- Размножение лиственницы сибирской с использованием биотехнологии  
соматического эмбриогенеза  
*И. Н. Третьякова, М. Э. Пак* 526
- Reproductive phenology of *Milicia excelsa*, *Antiaris toxicaria*, and *Pouteria adolfi-friedericii*  
in South West Ethiopia  
*M. Nigatu, Y. Mulatu, and M. A. Seid* 537
- 

## Краткие сообщения

- Видовой состав тлей трех парков Санкт-Петербурга и Ленинградской области  
в 2021 году  
*М. Н. Берим* 543
- Эколого-географическая изменчивость годичных побегов боярышников в Дагестане  
*М. Д. Залибеков, А. Р. Габиева* 549
- 

## Некролог

- Сирин Андрей Артурович (1956–2023) 557
- 
-

## CONTENTS

---

---

No. 5, 2023

---

---

### Original Articles

- Belarusian Oak Forests Afflicted with Armillaria Root Rot during Their Mass Desiccation  
*A. A. Sazonov, V. B. Zvyagintsev, and E. M. Zaitseva* 451
- Estimation of Perspectives of Sapling Development of *Quercus robur* L.  
in the Wood Coenoses of Moscow Region  
*M. N. Stamenov, E. V. Zubkova, and P. V. Frolov* 462
- Vitality Structure of the Middle-Aged Northern Taiga Pine Forest Stands  
*N. I. Stavrova, V. V. Gorshkov, and P. N. Katyutin* 471
- Climate Affecting the Carbon, Phytomass and Litter Stocks in Forest Stans  
of the South of the European Russia  
*V. V. Kaganov, D. G. Zamolodchikov, and A. S. Mostovaya* 486
- Restoration of Vegetation on Fallows in Krasnoyarsk Territory's Forest Steppes  
*N. M. Kovaleva and R. S. Sobachkin* 502
- Analysis of the Stocks and Conditions of Harvesting for Forest Berries  
with Considering Their Spatial Distribution and Availability  
*A. A. Kolycheva, S. I. Chumachenko, V. V. Kiseleva, and A. Ju. Agol'cov* 513
- Siberian Larch Reproduction Using the Somatic Embryogenesis Biotechnology  
*I. N. Tretyakova and M. E. Park* 526
- Reproductive phenology of *Milicia excelsa*, *Antiaris toxicaria*, and *Pouteria adolfi-friedericii*  
in South West Ethiopia  
*M. Nigatu, Y. Mulatu, and M. A. Seid* 537
- 

### Short Communications

- Aphid Species Composition in Three Parks of Saint-Petersburg and Leningrad Region in 2021  
*M. N. Berim* 543
- Ecological and Geographical Variability of Annual Shoots of Hawthorn in Dagestan  
*M. D. Zalibekov and A. R. Gabibova* 549
- 

### Obituary

- Sirin Andrey Arturovich (1956–2023) 557
- 
-

УДК 630\*443.3

## ПОРАЖЕНИЕ ДУБРАВ БЕЛАРУСИ АРМИЛЛАРИОЗНОЙ ГНИЛЬЮ В ПЕРИОД МАССОВОГО УСЫХАНИЯ

© 2023 г. А. А. Сазонов<sup>a, b, \*</sup>, В. Б. Звягинцев<sup>b</sup>, Е. М. Зайцева<sup>c</sup><sup>a</sup>Белгослес, ул. Железнодорожная, д. 27/1, Минск, 220089 Беларусь<sup>b</sup>Белорусский государственный технологический университет, ул. Свердлова, д. 13а, Минск, 220006 Беларусь<sup>c</sup>Республиканский институт высшей школы, ул. Московская, д. 15, Минск, 220007 Беларусь

\*E-mail: lesopatolog@rambler.ru

Поступила в редакцию 28.01.2022 г.

После доработки 08.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В период массового усыхания лесов дубовой формации армиллариозная гниль получила в них широкую распространенность, усугубляя состояние депрессии. Поражение насаждений белой заболонной гнилью корней, вызываемое грибами рода опенок (*Armillaria*), чаще выявлялось в Бугско-Полесском и Березинско-Предполесском лесорастительных районах. Встречаемость болезни в дубравах Беларуси увеличивается с повышением возраста древостоев и снижением их полноты. Чаще поражение армиллариозной гнилью наблюдается в пойменных дубравах, а также в наиболее богатых по почвенному плодородию суходольных типах леса. Доля дуба в составе древостоя не оказывает существенного влияния на распространенность болезни. В условиях массового ослабления дубовых лесов на территории Беларуси факультативные паразиты из рода опенок способны выступать в роли опасных вторичных патогенов, ускоряющих гибель ослабленных деревьев дуба. Их патогенность сохраняется и на севере республики, где негативная роль других патологических факторов в дубравах снижается. После завершения периода депрессии зафиксирован переход опенка от паразитического к преимущественно сапротрофному типу питания. Поражение дубрав армиллариозной гнилью может выступать одним из индикаторов состояния дубовой формации, указывая на прохождение фазы депрессии дубовых древостоев. Поэтому распространение очагов армиллариоза должно отслеживаться при проведении лесопатологических обследований и мониторинге состояния дубрав.

*Ключевые слова:* дуб черешчатый, опенок, массовое усыхание, депрессия дубовых лесов, дубравы Беларуси.

DOI: 10.31857/S0024114823050091, EDN: MXTTLJ

Поражение дубовых насаждений белой гнилью корней, вызываемой грибами рода опенок, давно упоминается в лесоводственной литературе как одна из причин их массового усыхания в Европе. В обзорной статье J.N. Gibbs и V.J.W. Greig (1997) дается анализ проблемы массовой гибели дубовых лесов, описанной еще в 20-х годах прошлого века Day (1927) и другими авторами (Falck, 1918, 1923; Yussifovitch, 1926; Osmaston, 1927; Robinson, 1927). Упоминаемое усыхание дубрав, происшедшее в Великобритании, Югославии (Славонии) и Германии, сопровождалось поражением деревьев опенком. Уже в этот период W.R. Day заметил, что: "...имеются разногласия между теми, кто считал опенок осенний одним из самых опасных факторов, связанных с усыханием, и теми, кто думал, что его основной функцией было убивать деревья, которые уже были безнадежно ослаблены".

А.Т. Вакин (1954) по наблюдениям в дубравах Воронежской обл. в 1940–1950-е гг. считал, что роль опенка в отмирании дубрав вторичная: он

нападает на физиологически ослабленные экземпляры и приводит их к гибели. С другой стороны, автор не сомневается в том, что многие из сухостойных деревьев могли бы оправиться после первичного ослабления, если бы ему не сопутствовало поражение корней белой гнилью. Здесь же исследователь приводит пример массовой гибели ослабленных листогрызущими насекомыми дубрав под влиянием опенка в Лобановском лесничестве Теллермановского лесхоза в 50-е гг. XX в.

Н.Н. Селочник и Н.К. Кондрашова (1989) на основании анализа литературы утверждают, что большинство отечественных и зарубежных авторов указывают на вторичную роль опенка в усыхании дубрав, считая, что он наносит окончательный удар ослабленным деревьям и ускоряет их отмирание. Позднее к этому же выводу приходит в своем обзоре F.M. Thomas (2008).

Последние исследования встречаемости различных видов опенка на дубах в Англии показывают

развитие на дубе черешчатом (*Quercus robur* L.) четырех представителей этого рода: опенка осеннего (*A. mellea* (Vahl. ex Fr.) P. Kumm.); опенка елового (темного) (*A. ostoyae* (Romagn.) Herink); опенка дубового (ссыхающегося) (*A. tabescens* (Scop. Ex Fr.)); опенка толстоногого (*A. gallica* Marxm. & Romagn.) (Denman et al., 2017). Опенок толстоногий был наиболее часто изолированным видом в этом исследовании, он встречался на деревьях разных стадий ослабления и, по-видимому, может быть основным патогеном. В некоторых случаях он был изолирован вместе с другими известными патогенами. Например, отдельные ослабленные или усыхающие деревья были также заселены коллибией веретеноногой (*Gymnopus fusipes* (Bull.) Gray) – известным агрессивным корневым патогеном дуба (Marçais et al., 1999). Вторым примером совместного инфицирования было обнаружение опенка толстоногого и опенка елового (темного), из которых последний известен как высоковирулентный вид на хвойных деревьях (Guillaumin, Legrand, 2013). По мнению британских исследователей (Denman et al., 2017), основной пробел в знаниях о патогенности видов опенка на дубе заключается в том, меняют ли они свои отношения с деревьями-хозяевами, и если да, то что вызывает наблюдаемые изменения в поведении грибов, и влияют ли взаимодействия с микроорганизмами на это поведение.

В Беларуси вредоносная деятельность опенка долгое время изучалась в насаждениях хвойных формаций (Федоров, 1984; Арнольбик, 1986; Бобко, 1986), а воздействие его на дубравы выпадало из поля зрения исследователей. Лишь в 90-х годах XX в. в литературе появляются первые упоминания об опенке как патогене дуба (Федоров, 1998), приводятся некоторые сведения о его встречаемости в дубравах и пораженности деревьев на отдельных участках.

До конца XX в. в условиях Беларуси возбудителем белой заболонной гнили корней хвойных и лиственных пород считался один полиморфный вид под названием опенок осенний (*Armillaria mellea* (Fr.) Karst.) (Федоров, 2004). Но в последнее время этот вид рассматривают как группу близких между собой видов рода опенок. В мире выделено около 40 видов данного рода, из них в Европе известно 7 видов, четыре из которых обнаружены в Беларуси (Звягинцев, 2003): опенок северный (*A. borealis* Marxm. & Korhonen); опенок еловый (темный); опенок луковичноногий (*A. cepistipes* Velen.); опенок толстоногий. Все эти виды встречаются на дубе черешчатом в условиях республики, но их роль в ослаблении и усыхании дубовых древостоев может отличаться. Если в лесных культурах дуба 30–50 лет зараженные армиллариозной гнилью деревья располагаются одиночно или мелкими группами по 2–3 шт. и относятся, как правило, к низшим классам роста,

т.е. поражаются преимущественно угнетенные растения, на таких участках доминировали слабопатогенные опенок луковичноногий и опенок толстоногий. Когда в тех же насаждениях наряду с диффузным наблюдался очаговый характер отмирания, выражающийся в поражении армиллариозом хорошо развитых деревьев высших классов роста, причиной отмирания таких деревьев были высокопатогенные опенок северный и опенок еловый (темный) (Звягинцев, 2004).

В отличие от формаций сосновых и еловых лесов (Арнольбик, 1986; Бобко, 1986), подробных данных о встречаемости армиллариозной гнили в дубовых древостоях республики до настоящего времени не имелось. В дубравах Европы роль опенка в отмирании деревьев дуба может существенно меняться в периоды ослабления и массового усыхания дубовых лесов. В то же время последние исследования развития армиллариоза в белорусских дубравах проводились в 1999–2002 гг. (Звягинцев, 2003, 2004), т.е. до начала периода массового усыхания дуба 2003–2008 гг. (Сазонов, 2009).

Таким образом, целями данной работы являлось выявление пораженности дубрав Беларуси грибами рода опенок во время депрессии 2003–2008 гг. и в период последующего восстановления насаждений, а также установление роли армиллариоза в синдроме массового усыхания дуба.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Оценка состояния дубрав проводилась в процессе экспедиционного лесопатологического обследования спелых, приспевающих и частично средневозрастных дубовых древостоев в 33 лесхозах Беларуси в период 2006–2008 гг. на площади 67433,5 га. При этом обследованием было охвачено 5 из имеющихся 7 лесорастительных районов республики. Степень поражения дубрав армиллариозной гнилью устанавливалась по доле деревьев в древостое (всех категорий состояния – от I до VI), имеющих признаки поражения опенком: характерную белую заболонную гниль с черными разделительными линиями (рис. 1), пленки грибницы, или ризоморфы, под корой, в редких случаях – плодовые тела гриба. На старых жизнеспособных деревьях дуба поражение опенком часто наблюдалось в виде скрытых сухобочин, распространяющихся от корневой шейки вверх по стволу до высоты в 6–10 м. Внешних признаков поражения такие деревья часто не имели, и сухобочины обнаруживались только при выстукивании ствола по характерному звуку. Позднее, если поражение было локализовано, кора в месте сухобочины отпадает, обнажая разрушающуюся заболонь с признаками армиллариозной гнили и ризоморфами опенка. Слабой считалась степень поражения при количестве пораженных деревьев в древостое до 10%, средней – 11–40%, сильной –



Рис. 1. Армиллариозная гниль корней дуба (Витебский л-з, 07.10.2008). Фото А.А. Сазонов.

41% и более. Очагами армиллариозной гнили считались участки, пораженные в средней и сильной степени, где наряду с сухостойными происходило развитие опенка на живых деревьях.

В данной работе использовалась классификация типов леса и районирование лесной растительности Беларуси И.Д. Юркевича и В.С. Гельмана (1965). Встречаемость армиллариозной гнили в дубовых насаждениях различных возрастных групп, типов леса, полноты и состава древостоя рассчитывали для каждого лесорастительного района как отношение площади пораженных насаждений к общей площади обследованных дубрав с соответствующей лесоводственной характеристикой. При оценке встречаемости болезни площадь насаждений слабой, средней и сильной степени поражения армиллариозом суммировалась. Динамика пораженности дубрав заболеванием изучалась на 11 пробных площадях, заложенных в период с 2001 по 2015 гг., на каждой из которых за время исследований выполнено от одного до четырех переучетов. Рекогносцировочное обследование, закладка пробных площадей и оценка лесоводственных и лесопатологических характеристик насаждений на них производились с использованием общепринятых в лесоустройстве и лесозащите методов (Справочник ..., 1980; Мозолевская и др., 1984; ОСТ 56-69-83, 1984; Устойчивое ..., 2006). Для хранения и обработки данных рекогносцировочного обследования и стационарных объектов применялись специально разработанные для этих целей в РУП «Белго-

лес» базы данных (Сазонов, 2008). Статистическая обработка сгруппированных данных рекогносцировочного обследования проводилась в пакете IBM SPSS Statistics. Вначале выборочные значения встречаемости армиллариозной гнили по каждому из выбранных лесоводственных критериев проверялись на принадлежность нормальному распределению посредством одновыборочного критерия Колмогорова-Смирнова. Проверка показала, что во всех случаях распределение не является нормальным. Далее различия встречаемости армиллариоза в зависимости от лесоводственного фактора устанавливались при помощи критерия Краскела-Уоллиса (Зайцев, 1984). Все выводы сделаны для критического уровня значимости 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При проведении лесопатологического обследования поражение дубрав армиллариозной гнилью выявлено на 22 520.4 га, что составляет 33.4% обследованных насаждений (табл. 1). Это заболевание оказалось достаточно распространенным среди неблагоприятных биотических факторов, уступая лишь стволным гнилям и инфекционному усыханию ветвей (Сазонов, 2009). Очаговое поражение белой корневой гнилью отмечено на площади 3593.4 га (5.6% обследованной), а древо-стой, пораженные в сильной степени, выявлены на площади 240.1 га.

**Таблица 1.** Пораженность дубрав Беларуси армиллариозной гнилью (2006–2008 гг.)

Лесорастительный район	Площадь обследованных дубрав, га	Площадь пораженных дубрав, га/%	Распределение по степени поражения, га/% *		
			слабая	средняя	сильная
<b>I. Подзона дубово-темнохвойных лесов (северная)</b>					
Западно-Двинский (1334.5–0.43)**	1071.2	<u>189.5</u> 17.7	<u>97.8</u> 51.6	<u>51.1</u> 27.0	<u>40.6</u> 21.4
Оршанско-Могилевский (986.3–3.05)	17298.9	<u>3454.3</u> 20.0	<u>2683.6</u> 71.7	<u>676.1</u> 19.6	<u>94.6</u> 2.7
Итого по подзоне I	18370.1	<u>3643.8</u> 19.8	<u>2781.4</u> 76.3	<u>727.2</u> 20.0	<u>135.2</u> 3.7
<b>II. Подзона грабово-дубово-темнохвойных лесов (центральная)</b>					
Березинско-Предполесский (992.8–3.04)	3547.5	<u>1700.1</u> 47.9	<u>1315.9</u> 77.4	<u>384.2</u> 22.6	–
<b>III. Подзона широколиственно-сосновых лесов (южная)</b>					
Бугско-Полесский (802.5–4.64)	6708.8	<u>3446.7</u> 51.4	<u>3392.1</u> 98.4	<u>53.6</u> 1.6	<u>1.0</u> –
Полесско-Приднепровский (1519.3–8.27)	38807.1	<u>13729.8</u> 35.4	<u>11437.6</u> 83.3	<u>2188.3</u> 15.9	<u>103.9</u> 0.8
Итого по подзоне III	45515.9	<u>17176.5</u> 37.7	<u>14829.7</u> 86.3	<u>2241.9</u> 13.1	<u>104.9</u> 0.6
Всего по подзонам I–III	64433.5	<u>22520.4</u> 33.4	<u>18927.0</u> 84.0	<u>3353.3</u> 14.9	<u>240.1</u> 1.1

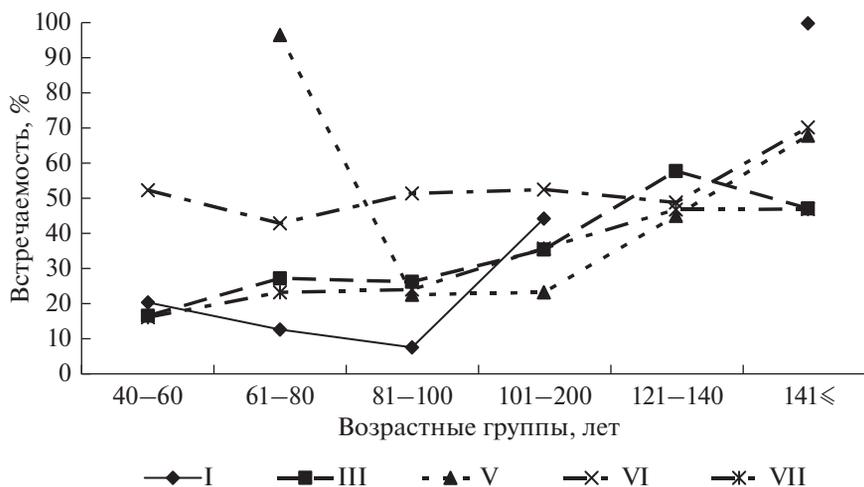
Примечание. \* – в процентах от площади пораженных насаждений; \*\* – (покрытая лесом площадь лесорастительного района, тыс. га – доля дубрав, %).

Встречаемость армиллариозной гнили дуба в различных регионах республики существенно отличается. В меньшей степени поражены дубравы северной лесорастительной подзоны дубово-темнохвойных лесов. При продвижении в юго-западном направлении встречаемость данной патологии возрастает, достигая максимума в Бугско-Полесском лесорастительном районе (51.4%). Следует обратить внимание также и на высокую встречаемость болезни в Березинско-Предполесском лесорастительном районе (47.9%), в то время как в наиболее богатом дубравами Полесско-Приднепровском лесорастительном районе доля насаждений, пораженных армиллариозом, существенно ниже.

Можно предположить повышение агрессивности опенка в дубравах северных регионов республики. Так, образование очагов армиллариоза в Бугско-Полесском лесорастительном районе отмечено только в 1.6% пораженных опенком насаждений. Но доля очагового развития болезни в общем объеме пораженных корневыми гнилями дубрав возрастает при продвижении к северо-восточным регионам республики, достигая максимума в Западно-Двинском лесорастительном районе (48.4%). Это означает что, несмотря на низкую встречаемость, связанную с лучшим состоянием

дубрав на севере Беларуси, роль опенка в гибели дуба здесь возрастает, и он становится одним из ведущих вторичных факторов, приводящих дубрава к усыханию.

Встречаемость армиллариозной гнили тесно связана с лесоводственными параметрами насаждения. Одной из важнейших характеристик, влияющей на пораженность лесов различными патогенами, является средний возраст древостоя. Современные спелые и перестойные белорусские дубравы, которые подвергались усыханию в 2003–2008 гг., сформировались, как правило, после сплошнолесосечных или выборочных (приисковых) рубок, проведенных во второй половине XIX–начале XX вв. (Лосицкий, 1952). Их возрастная структура может существенно отличаться: от преимущественно одновозрастных суходольных дубрав до имеющих несколько возрастных поколений пойменных насаждений. В условиях Беларуси при таксации леса эти поколения, как правило, не выделяются. Дубравы, имеющие возраст до 100 лет, чаще всего в таксационном описании показаны как одно поколение дуба, хотя возрастной спектр сопутствующих пород в них может быть довольно разнообразен.



**Рис. 2.** Встречаемость армиллариозной гнили в дубравах различного возраста (2006–2008 гг.) Здесь и на рис. 3–5 нумерация лесорастительных районов следующая: I – Западно-Двинский; III – Оршанско-Могилевский; V – Березинско-Предполесский; VI – Бугско-Полесский; VII – Полесско-Приднепровский.

Анализируя встречаемость армиллариозной гнили в дубравах различного возраста (рис. 2, табл. 2), можно отметить, что в целом по республике влияние возраста дубового древостоя на встречаемость армиллариоза достоверно, с тенденцией возрастания относительного количества пораженных насаждений с увеличением среднего возраста древостоя.

Повышение встречаемости армиллариозной гнили с увеличением среднего возраста дубовых древостоев хорошо иллюстрирует известное явление снижения устойчивости деревьев к гнилевым патогенам по мере их старения. Кроме того, с увеличением возраста в насаждениях накапливается большая масса крупных древесных остатков на поверхности почвы, увеличивается количество корневых систем ослабленных и мертвых деревьев, которые, являясь субстратом для опенка, позволяют ему накапливать большую биомассу и повышать свою агрессивность по отношению к жизнеспособным деревьям. Так, при изучении армиллариозного поражения ясеневых насаждений Беларуси было выявлено, что скелетные корни деревьев всех категорий санитарного состояния покрыты плотной сетью ризоморф грибов рода опенка (Звягинцев, Сазонов, 2012). По данным Ю.Л. Смоляка (1979), в лесах Беларуси с улучшением почвенно-грунтовых условий возрастает масса ризоморф опенка в почве. В некоторых типах леса патоген накапливает до 100–150 кг ризоморф на 1 га, а их общая длина может превышать 200 км на 1 га. Эти инфекционные структуры ведут постоянный поиск так называемых “точек слабости” и осуществляют попытки внедрения в живые ткани корней дерева. Растения, которые не способны в полной мере поддерживать комплекс защитных реакций, инфицируются

патогеном. В то же время многие биохимические факторы активного иммунитета весьма энергозатратны, что при отражении множественных атак патогена способствует ослаблению растения-хозяина (Дьяков, Шкаликов, 2005).

Полнота древостоев является одним из динамичных лесоводственных показателей, который зависит не только от закономерностей роста насаждения, но и от патологических процессов и хозяйственной деятельности, сопровождающих развитие древостоя на всех этапах его формирования. В свою очередь, полнота, через которую можно количественно выразить степень сохранности лесной среды, оказывает влияние на распространение патологических процессов в насаждениях. Анализируя распространение армиллариозной гнили в дубравах различной полноты (рис. 3, табл. 2), можно сделать заключение, что в целом по республике влияние этого фактора на встречаемость армиллариоза в дубравах достоверно, и наблюдается тенденция повышения встречаемости корневых гнилей при снижении полноты

**Таблица 2.** Величины статистик и соответствующих значений критерия Краскела-Уоллиса для различных лесоводственных показателей

Наименование показателя	Группирующая переменная			
	1	2	3	4
Хи-квадрат	11.800	51.718	1.379	17.406
Кол-во степеней свободы	5	6	4	7
Значимость	0.038	0.000	0.848	0.015
Оценка влияния	Есть	Есть	Нет	Есть

Примечание. 1 – возрастная группа, 2 – полнота древостоя, 3 – доля дуба в составе древостоя, 4 – тип леса.

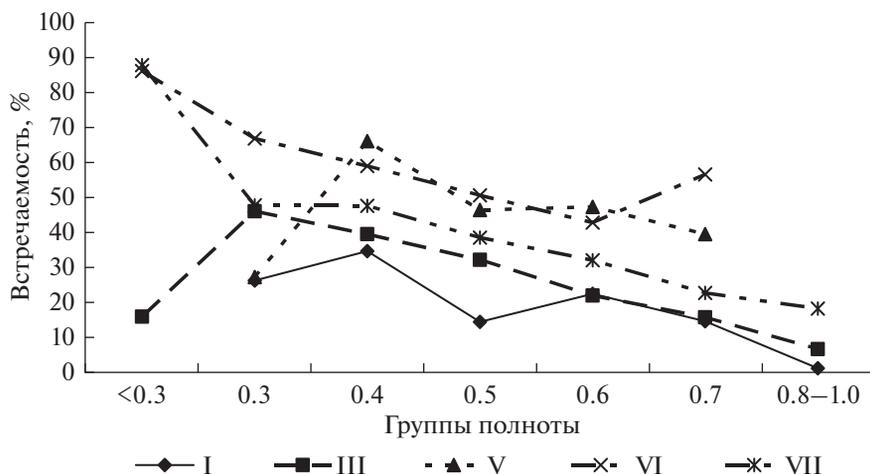


Рис. 3. Встречаемость армиллариозной гнили в дубравах различной полноты (2006–2008 гг.).

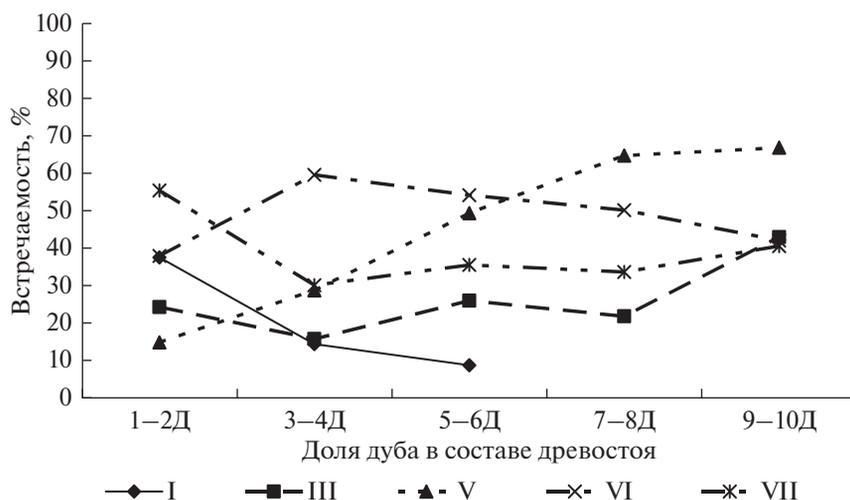


Рис. 4. Встречаемость армиллариозной гнили в дубравах с различным участием дуба в составе древостоя (2006–2008 гг.).

древостоев. Это может объясняться как известным явлением снижения полноты при увеличении возраста древостоев под воздействием хозяйственной деятельности, которое имеет место в дубравах республики (Гримашевич и др., 2010; Пучило, Шустова, 2010), так и непосредственным влиянием патологических процессов, приводящих к гибели части деревьев в очагах армиллариоза и снижению, таким образом, полноты древостоев. При этом накопление повышенного количества усыхающих и сухостойных деревьев стимулирует развитие корневых патогенов за счет увеличения массы питательного субстрата в почве.

Доля дуба в составе насаждения также является динамичным параметром, на который существенное влияние могут оказывать патологические процессы, приводящие к усыханию части деревьев и изменению коэффициента участия

главной породы в древостое. Но оценка воздействия этого фактора на поражение дубрав корневыми гнилями в целом по республике свидетельствует об отсутствии достоверного влияния доли дуба в составе древостоя на встречаемость армиллариоза (рис. 4, табл. 2). Поскольку различные виды опенка могут развиваться на широком спектре древесных растений, породный состав древостоев не оказывает существенного влияния на пораженность насаждений данным патологическим явлением.

Тип леса является относительно стабильной характеристикой насаждения, определяется эдафическими условиями и породным составом древостоя, и патологические процессы только в случае их значительного развития могут повлиять на изменение данного показателя. При рассмотрении поражения армиллариозной гнилью дубрав

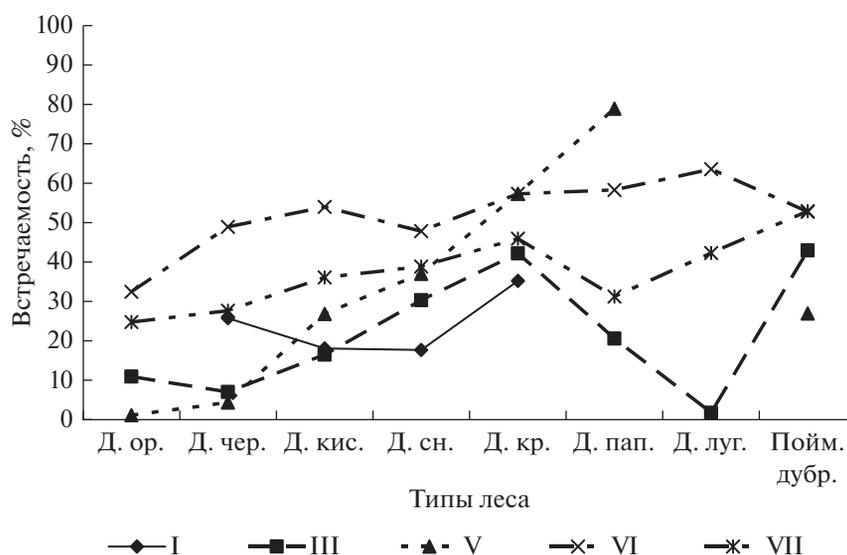


Рис. 5. Встречаемость армиллариозной гнили в дубравах различных типов леса (2006–2008 гг.).

различных типов леса (рис. 5, табл. 2) обращает на себя внимание более высокая пораженность пойменных насаждений (55.9%) по сравнению с суходольными (30.1%). В целом по республике влияние типа леса на встречаемость армиллариоза в дубравах достоверно, и ни один из обследованных суходольных типов леса не достигает уровня поражения пойменных насаждений.

Среди дубовых насаждений республики меньше всего поражены армиллариозом дубравы орляковые, произрастающие на относительно бедных и сухих почвах. По мере повышения плодородия и влажности почв наблюдается увеличение распространенности опенка в дубравах черничной и кисличной, а максимального распространения данная патология достигает в дубравах крапивной и луговиковой (злаковой). Как следует из приведенных данных, в большей степени страдают от поражения опенком насаждения, растущие на богатых почвах, а также в условиях неустойчивого гидрологического режима, подвергающиеся периодическому подтоплению или затоплению. По данным исследований В.М. Арнольбика (1986), проведенных в 80-х гг. прошлого века, в условиях свежей и влажной судубравы и дубравы дуб черешчатый характеризовался высокой устойчивостью к армиллариозу. В этих условиях и в период депрессии наблюдается наименьшая встречаемость патогена.

Пораженность дубовых древостоев армиллариозной гнилью изучалась также на пробных площадях, заложенных в дубравах, относящихся к Полеско-Приднепровскому и Березинско-Предполесскому лесорастительным районам. Характеристика этих насаждений приведена в табл. 3. На пробных площадях за период наблюдений выполнено от

одного до четырех перечетов, что позволяет оценить динамику пораженности армиллариозом дубовых древостоев за последние 20 лет (табл. 4).

Судя по данным пробных площадей, очаги армиллариоза с поражением опенком жизнеспособных деревьев I–IV категорий санитарного состояния образовывались в дубовых лесах в основном в период с 2002 по 2008 гг. Далее в этих же древостоях развитие опенка происходило только на сухостойных деревьях, либо признаки его развития исчезали. Исключением является только одна пробная площадь в Старобинском лесхозе (СТ-1-2010), где в 2010 г. было отмечено развитие армиллариозной гнили на усыхающих дубах. Таким образом, паразитическая стадия развития опенка на жизнеспособных деревьях соответствует во времени периоду массового усыхания дубрав Беларуси (2003–2008 гг.). С прекращением периода депрессии и оздоровлением дубовых древостоев опенки переходят к сапротрофному типу питания, что внешне выражается в отсутствии в дубовых древостоях признаков развития этого патогена на жизнеспособных деревьях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период массового усыхания 2003–2008 гг. насаждения дубовой формации повсеместно были поражены армиллариозной гнилью. Встречаемость заболевания в дубравах республики имеет выраженные географические и экологические особенности. Наиболее широко эта патология дуба представлена в Бугско-Полесском и Березинско-Предполесском лесорастительных районах, хотя наиболее массовое усыхание дубовых насаждений в период депрессии происходило в Полес-

**Таблица 3.** Лесоводственно-таксационная характеристика I яруса древостоев на пробных площадях на момент их закладки

Код ППП	Лесхоз	Состав	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Бонитет	Тип леса	Полнота	Запас, м <sup>3</sup> /га
МО-1-2001	Мозырский оп.	7Д2Б1С	50	18.7	20.6	I	Д. кис.	0.73	171
ЛЕ-1-2002	Лельчицкий	8Д2Б	60	17.3	17.9	II	Д. чер.	0.81	212
ЛЕ-2-2002	Лельчицкий	9Д1Б	50	17.4	15.4	I	Д. кис.	0.71	181
ЛЕ-3-2002	Лельчицкий	6Д2Б1Ос1С	90	22.0	26.3	III	Д. чер.	0.82	310
СВ-1-2006	Светлогорский	10Д	137	20.0	44.0	IV	Д. пр.-пм.	0.38	106
ХО-1-2006	Хойникский	10Д	105	25.4	40.0	II	Д. кис.	0.77	323
ГО-2-1-2010	Гомельский оп.	10Д	50	19.1	25.1	I	Д. кис.	0.60	173
ГО-2-2-2010	Гомельский оп.	7Д1Я1Г1Б	50	19.3	24.8	I	Д. кис.	0.72	204
СТ-1-2010	Старобинский	5Д1Кл1Г1Б1Олч	70	19.6	26.1	II	Д. кис.	0.65	192
ПР-1-2014	НП "Припятский"	10Д	120	25.8	53.2	III	Д. ол.-пм.	0.86	356
ХО-2-2015	Хойникский	10Д	55	21.7	24.5	I	Д. кис.	0.76	242

**Таблица 4.** Динамика пораженности дубрав армиллариозной гнилью на пробных площадях

Код ППП	Год исследования	Общая пораженность, %	в т.ч. по категориям состояния деревьев дуба, %			
			III	IV	V	VI
МО-1-2001	2001	1.2	0	—	—	15.4
	2005	0	0	—	—	0
	2020	2.2	0	—	—	7.7
ЛЕ-1-2002	2002	13.5	0	66.7	83.3	100
	2005	12.3	0	0	0	61.3
	2008	2.1	5.9	—	—	3.9
	2020	1.1	0	0	—	5.6
ЛЕ-2-2002	2002	2.6	0	0	25.0	33.3
	2005	2.7	0	0	25.0	10.7
	2008	0.7	0	—	0	2.3
	2020	0	0	0	—	0
	2020	0	0	0	—	0
ЛЕ-3-2002	2002	3.7	*I—1.6; 16.7	—	—	25.0
	2005	6.3	*I—2.8; 10.0	0	100	40.0
	2008	0	0	—	—	0
	2020	0	0	—	—	0
СВ-1-2006	2006	34.3	*II—4.2; 3.4	100	—	89.2
	2008	7.6	*II—4.2; 0	—	100	14.7
	2014	0	0	—	—	0
	2019	2.3	0	0	0	100
	2019	2.3	0	0	0	100
ХО-1-2006	2006	15.2	14.3	—	—	92.9
	2015	10.8	0	0	100	87.5
ГО-2-1-2010	2010	38.4	—	—	—	93.5
	2014	2.4	0	0	100	0
ГО-2-2-2010	2010	45.8	0	—	—	85.7
	2014	0	0	—	0	—
СТ-1-2010	2010	1.8	0	67.0	100	0
ПР-1-2014	2014	1.0	0	—	—	8.3
ХО-2-2015	2015	7.2	0	—	100	100

Примечание. \* — пораженность армиллариозной гнилью деревьев дуба I и II категорий санитарного состояния.

ско-Приднепровском лесорастительном районе (Сазонов, 2009). В подзоне дубово-темнохвойных лесов встречаемость этого явления резко снижается в связи с общим улучшением состояния дубовых древостоев, но роль опенка как вторичного патогена на фоне снижения активности ксилофагов здесь возрастает. Его распространению в дубравах республики содействуют повышение среднего возраста древостоев и снижение их полноты. Более широко поражение армиллариозной гнилью встречается в пойменных условиях и близких к ним, а также в наиболее богатых по почвенному плодородию типам леса (дубрава крапивная). Доля дуба в составе древостоя не оказывает существенного влияния на распространение армиллариозной гнили, вероятнее всего, по причине наличия в дубравах различных видов опенка, обладающих широким перечнем растений-хозяев.

В условиях массового ослабления дубовых лесов опенок на территории Беларуси способен выступать в роли опасного вторичного патогена, ускоряющего гибель деревьев под стрессом, вызванным другими факторами. Поэтому распространение очагов армиллариоза должно отслеживаться при проведении лесопатологических обследований и мониторинге состояния дубрав, и при их выявлении необходимо применять соответствующие меры по локализации и ликвидации этих очагов (например — выборочные санитарные рубки). В то же время после завершения периода депрессии армиллариозная гниль может формироваться преимущественно на мертвых деревьях дуба или отмерших частях жизнеспособных растений, что означает переход опенка от паразитического к преимущественно сапротрофному типу питания. В этом случае даже при наличии признаков развития армиллариоза на сухостойных деревьях такие участки леса не следует относить к очагам корневых гнилей. Таким образом, тип поражения дубрав армиллариозной гнилью может являться одним из индикаторов состояния дубовой формации, определяя текущую фазу ее развития: массовое поражение армиллариозом жизнеспособных деревьев дуба означает наступление периода депрессии, а отсутствие такого поражения — периода восстановления дубовых лесов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Арнольбик В.М.* Корневая гниль от опенка осеннего в еловых фитоценозах, обоснование и разработка защитных мероприятий в условиях БССР: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11 Минск: БТИ, 1986. 207 с.

*Бобко И.Н.* Биоэкология опенка осеннего в сосновых насаждениях Белоруссии и пути ограничения его вредоносной деятельности: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11. Минск: БТИ, 1986. 233 с.

*Вакин А.Т.* Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Института леса АН СССР. 1954. Т. XVI. С. 5—109.

*Гримашевич В.В., Кузьменков М.В., Потапенко А.М., Левенкова О.В.* Зонально-типологические особенности плакорных дубрав Беларуси // Проблемы лесоведения и лесоводства. Сб. науч. тр. Института леса Национальной АН Беларуси. Вып. 70. Гомель, 2010. С. 12—26.

*Дьяков Ю.Т., Шкаликов В.А.* Иммуитет растений. М.: Колос, 2005. 190 с.

*Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

*Звягинцев В.Б.* Распространенность, вредоносность грибов комплекса *Armillaria* в лесах Беларуси и обоснование лесозащитных мероприятий: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11. Прилуки: Бел. ин-т защиты растений, 2003. 20 с.

*Звягинцев В.Б.* Вредоносность армиллариоза в лесных культурах дуба черешчатого // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. 2004. Вып. XII. С. 290—293.

*Звягинцев В.Б., Сазонов А.А.* Массовое усыхание ясеня обыкновенного в Беларуси // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 159—178.

*Лосицкий К.Б.* Дубравы Белорусской ССР // Дубравы СССР. Т. IV. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. С. 3—72.

*Мозолева Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С.* Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесная промышленность, 1984. 152 с.

ОСТ 56-69-83 Пробные площади лесостроительные. Методы закладки. М., 1984. 60 с.

*Пучило А.В., Шустова С.Ю.* Особенности формирования дубрав Беларуси и основные резервы повышения их продуктивности // Проблемы лесоведения и лесоводства. Вып. 70. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2010. С. 98—105.

*Сазонов А.А.* Применение баз данных при проведении рекогносцировочного лесопатологического обследования // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. 2008. Вып. XVI. С. 357—361.

*Сазонов А.А.* Оценка последствий массового усыхания дубовых лесов Беларуси 2003—2008 гг. // Труды БГТУ. Сер. I. Лесное хозяйство. 2009. Вып. XVII. С. 304—307.

*Селочник Н.Н., Кондрашова Н.К.* Изучение распространенности опенка и его роли в усыхании дубрав Теллермановского лесничества // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 153—163.

*Смоляк Ю.Л.* Экология корневой губки и опенка осеннего при совместном развитии в хвойных насаждениях БССР: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.11. Л.: ЛТА, 1979. 20 с.

Справочник таксатора / Под ред. В.С. Мирошников. Минск: Ураджай, 1980. 360 с.

Устойчивое лесопользование и лесопользование. Санитарные правила в лесах Республики Беларусь: ТКП 026—2006. Введ. 01.07.2006. Минск: Минлесхоз, 2006. 40 с.

*Федоров Н.И.* Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1984. 161 с.

*Федоров Н.И.* Фитопатологическое состояние дубрав Беларуси // Дуб — порода третьего тысячелетия. Сб.

науч. тр. Института леса Национальной АН Беларуси. Гомель, 1998. Вып. 48. С. 301–303.

Федоров Н.И. Лесная фитопатология. Минск: БГТУ, 2004. 462 с.

Юркевич И.Д., Гельтман В.С. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. 288 с.

Day W.R. The oak mildew *Microsphaera quercina* (Sch.W.) Burrill and *Armillaria mellea* (Vahl.) Quel. in relation to the dying back of oak // *Forestry*. 1927. V. 1. № 1. P. 108–112.

Denman S., Barrett G., Kirk S.A., McDonald J.E., Coetzee M.P.A. Identification of *Armillaria* species on declined oak in Britain: implications for oak health // *Forestry*. 2017. V. 90. P. 148–161.

<https://doi.org/10.1093/forestry/cpw054>

Falck R. Eichenerkrankung in der Oberförsterei Lödderitz und in Westfalen // *Zeitschrift für Forst und Jagdwesen*. 1918. V. 50. P. 123–132.

Falck R. Über das Eichensterben im Regierungsbezirk Stralsund, nebst Beitrügen zur Biologie des Hallmaschs

und Eichenmehtaus // *Zeitschrift für Forst und Jagdwesen*. 1923. V. 55. P. 298–317.

Gibbs N.J., Greig B.J.W. Biotic and abiotic factors affecting the dying back of pedunculate oak *Quercus robur* L. // *Forestry*. 1997. V. 70. № 4. P. 399–406.

Guillaumin J.-J., Legrand P. *Armillaria* Root Rots // *Infectious Forest Diseases*. 2013. Part 8. P. 159–177.

Marçais B., Caël O., Delatour C. Measuring the impact of *Collybia fusipes* on the root system of oak trees // *Annals of Forest Science*. 1999. V. 56. P. 227–235.

Osmaston L.S. Mortality among oak // *Quarterly J. Forestry*. 1927. V. 21. P. 28–30.

Robinson R.L. Mortality among oak // *Quarterly J. Forestry*. 1927. V. 21. P. 25–27.

Thomas F.M. Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe // *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2008. V. 3. № 037. P. 1–12.

Yussifovich M. Le dérissement du chêne dans les forêts de Slavonie, Yougoslavie // *Revue des Eaux et Forêts*. 1926. V. 64. P. 288–290.

## Belarusian Oak Forests Afflicted with *Armillaria* Root Rot during Their Mass Desiccation

A. A. Sazonov<sup>1, 2, \*</sup>, V. B. Zvyagintsev<sup>2</sup>, and E. M. Zaitseva<sup>3</sup>

<sup>1</sup>RUE “Belgoses”, Zheleznodorozhnaya str., 27/1, Minsk, 220089 Belarus

<sup>2</sup>Belarusian State Technological University, Sverdlova str., 13a, Minsk, 220006 Belarus

<sup>3</sup>National Institute for Higher Education, Moskovskaya str., 15, Minsk, 220007 Belarus

\*E-mail: lesopatolog@rambler.ru

During the period of the oak forests' mass desiccation, *Armillaria* root rot became widespread, exacerbating the state of depression. The infection of stands by white sapwood rot caused by fungi of the genus *Armillaria* was more often detected in Bug-Polesia and Berezina-Pre-Polesia forest growth areas. The incidence of the disease in the oak forests of Belarus increases with the raising of the stands age and the decrease in their density. More often, the affliction with *Armillaria* root rot occurs in floodplain oak forests, as well as in the dry lands forest types with the most fertile soils. The oak's proportion in the stand's composition does not significantly affect the occurrence of the infection. Under the conditions of massive weakening of the Belarusian oak forests, facultative parasites from the *Armillaria* genus can occur as dangerous secondary pathogens that accelerate the death of weakened oak trees. Their pathogenicity persists in the north of the republic, where the negative role of other pathological factors in oak forests decreases. After the end of the depression period, the transition of *Armillaria* from a parasitic to a predominantly saprotrophic strategy was recorded. The affliction of oak forests by *Armillaria* root rot can act as one of the oak formation's condition indicators, marking the depression phase in oak stands. Therefore, the spread of foci of *Armillaria* root rot should be monitored while conducting forest pathology surveys and monitoring the condition of oak forests.

**Keywords:** *Quercus robur*, *Armillaria*, mass desiccation, depression of oak forests, oak forests of Belarus.

### REFERENCES

Arnol'vik V.M., *Kornevaya gnil' ot openka osennego v elovykh fitotsenozakh, obosnovanie i razrabotka zashchitnykh mero-priyatii v usloviyakh BSSR. Diss. kand. biol. nauk* (Root rot from agaric honey in spruce phytocenoses, justification and development of protective measures in the conditions of the BSSR. Candidate's biol. sci. thesis), Minsk, 1986, 207 p.

Bobko I.N., *Bioekologiya openka osennego v sosnovykh nazhdeniyakh Belorussii i puti ogranicheniya ego vredonosnoi deyatel'nosti. Diss. kand. biol. nauk* (Bioecology of *Armillaria mellea* in pine forests of Belarus and ways to limit its

harmful activity. Candidate's biol. sci. thesis), Minsk: 1986, 233 p.

Day W.R., The oak mildew *Microsphaera quercina* (Sch.W.) Burrill and *Armillaria mellea* (Vahl.) Quel. in relation to the dying back of oak, *Forestry*, 1927, Vol. 1, No. 1, pp. 108–112.

Denman S., Barrett G., Kirk S.A., McDonald J.E., Coetzee M.P.A., Identification of *Armillaria* species on declined oak in Britain: implications for oak health, *Forestry*, 2017, Vol. 90, pp. 148–161.

DOI 10.1093/forestry/cpw054

- D'yakov Y.T., Shkalikov V.A., *Immunitet rastenii* (Plant immunity), Moscow: Kolos, 2005, 190 p.
- Falck R., Eichenerkrankung in der Oberförsterei Lödderitz und in Westfalen, *Zeitschrift für Forst und Jagdwesen*, 1918, Vol. 50, pp. 123–132.
- Falck R., Über das Eichensterben im Regierungsbezirk Stralsund, nebst Beitrügen zur Biologie des Hallmaschs und Eichemmehtaus, *Zeitschrift für Forst und Jagdwesen*, 1923, Vol. 55, pp. 298–317.
- Fedorov N.I., Fitopatologicheskoe sostoyanie dubrav Belarusi In: *Dub – poroda tret'ego tysyacheletiya* (Issues of Forest Science and Forestry. Collection of scientific Proc. of Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus), Gomel: 1998, Vol. 48, pp. 301–303.
- Fedorov N.I., *Kornevye gnili khvoinykh porod* (Root rot of conifers), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984, 161 p.
- Fedorov N.I., *Lesnaya fitopatologiya* (Forest phytopathology), Minsk: Izd-vo BGTU, 2004, 462 p.
- Gibbs N.J., Greig B.J.W., Biotic and abiotic factors affecting the dying back of pedunculate oak *Quercus robur* L., *Forestry*, 1997, Vol. 70, No. 4, pp. 399–406.
- Grimashevich V.V., Kuz'menkov M.V., Potapenko A.M., Levenkova O.V., Zonal'no-tipologicheskie osobennosti plakornykh dubrav Belarusi (Zonal and typological features of upland oak forests in Belarus), In: *Problemy lesovedeniya i lesovodstva* (Issues of forest science and forestry. Collection of scientific Proceedings of the Forest Institute of the National Academy of Sciences of Belarus), Gomel, 2010, Vol. 70, pp. 12–26.
- Guillaumin J.-J., Legrand P., Armillaria Root Rots, *Infectious Forest Diseases*, 2013, Part 8, pp. 159–177.
- Lositskii K.B., Dubravы Belorusskoi SSR (Oak forests of the Byelorussian SSR), In: *Dubravы SSSR* (Oak forests of the USSR), Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, Vol. IV, pp. 3–72.
- Marçais B., Caël O., Delatour C., Measuring the impact of *Collybia fusipes* on the root system of oak trees, *Annals of Forest Science*, 1999, Vol. 56, pp. 227–235.
- Mozolevskaya E.G., Kataev O.A., Sokolova E.S., *Metody lesopatologicheskogo obsledovaniya ochagov stvolovykh vreditel'ei i boleznei lesa* (Methods of forest pathological surveys in centers of mass outbursts of pests and diseases of forests), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984, 152 p.
- Osmaston L.S., Mortality among oak, *Quarterly Journal of Forestry*, 1927, Vol. 21, pp. 28–30.
- OST 56-69-83
- Puchilo A.V., Shustova S.Y., Osobennosti formirovaniya dubrav Belarusi i osnovnye rezervy povysheniya ikh produktivnosti (Features of the formation of oak forests in Belarus and the main reserves for increasing their productivity), In: *Problemy lesovedeniya i lesovodstva* (Issues of Forest Science and Forestry), Gomel: Institut lesa NAN Belarusi, 2010, Vol. 70, pp. 98–105.
- Robinson R.L., Mortality among oak, *Quarterly Journal of Forestry*, 1927, Vol. 21, pp. 25–27.
- Sazonov A.A., Otsenka posledstviya massovogo usykhaniya dubovykh lesov Belarusi 2003–2008 gg. (Assessment of the consequences of mass drying of oak forests in Belarus in 2003–2008), *Trudy BGTU. Ser. I. Lesnoe khozyaistvo*, 2009, Vol. XVII, pp. 304–307.
- Sazonov A.A., Primenenie baz dannykh pri provedenii rekonostsirovocnogo lesopatologicheskogo obsledovaniya (The use of databases in the course of reconnaissance forest pathological examination), *Trudy BGTU. Ser. I. Lesnoe khozyaistvo*, 2008, Vol. XVI, pp. 357–361.
- Selochnik N.N., Kondrashova N.K., Izuchenie rasprostranennosti openka i ego roli v usykhanii dubrav Tellermanovskogo lesnichestva (The study of the prevalence of agaric honey and its role in the drying out of the oak forests of the Tellerman forestry), In: *Sostoyanie dubrav lesostepi* (Condition of the oak forests of the forest-steppe), Moscow: Nauka, 1989, pp. 153–163.
- Smolyak Y.L., *Ekologiya kornevoi gubki i openka osennego pri sovместnom razviti v khvoinykh nasazhdeniyakh BSSR. Diss. kand. s.-kh. nauk* (Ecology of the annosus root rot and agaric honey with joint development in coniferous plantations of the BSSR. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Leningrad: LTA, 1979, 20 p.
- Spravochnik taksatora* (Taxiator's handbook), Minsk: Uradzhai, 1980, 360 p.
- Thomas F.M., Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe, *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2008, Vol. 3, No. 037, pp. 1–12.
- Ustoichivoe lesoupravlenie i lesopol'zovanie. Sanitarnye pravila v lesakh Respubliki Belarus': TKP 026–2006. Vved. 01.07.2006* (Sustainable forest management and forest use. Sanitary rules in the forests of the Republic of Belarus: TKP 026–2006. Introduction 07.01.2006.), Minsk: Minleskhov, 2006, 40 p.
- Vakin A.T., Fitopatologicheskoe sostoyanie dubrav Tellermanovskogo lesa (Health of oak forests in Tellermanovskii woodlands), In: *Patologiya lesnykh porod i zashchita lesa* (Pathology of forest species and forest protection), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1954, pp. 5–109.
- Yurkevich I.D., Gel'tman V.S., *Geografiya, tipologiya i raionirovanie lesnoi rastitel'nosti Belorussii* (Geography, typology and regionalization of forest vegetation in Belarus), Minsk: Nauka i tekhnika, 1965, 288 p.
- Yussifovich M., Le dérissement du chêne dans les forêts de Slavonie, Yougoslavie, *Revue des Eaux et Forêts*, 1926, Vol. 64, pp. 288–290.
- Zaitsev G.N., *Matematicheskaya statistika v eksperimental'noi botanike* (Mathematical statistics and the experimental botany), Moscow: Nauka, 1984, 424 p.
- Zvyagintsev V.B., *Rasprostranennost', vredonosnost' gribov kompleksa Armillaria v lesakh Belarusi i obosnovanie lesozashchitnykh meropriyatii. Diss. kand. biol. nauk* (The prevalence, harmfulness of the fungi of the Armillaria complex in the forests of Belarus and the rationale for forest protection measures. Candidate's biol. sci. thesis), Priluki: Bel. in-t zashchity rastenii, 2003, 20 p.
- Zvyagintsev V.B., Sazonov A.A., Massovoe usykhание yaseniya obyknovennogo v Belarusi (Mass drying of ash in Belarus), In: *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* (Fungi communities of forest ecosystems), Moscow, Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2012, Vol. 3, pp. 159–178.
- Zvyagintsev V.B., Vredonosnost' armillarioza v lesnykh kul'turakh duba chershchatogo (Harmfulness of armillariosis in forest cultures of pedunculate oak), *Trudy BGTU. Ser. I. Lesnoe khozyaistvo*, 2004, Vol. XII, pp. 290–293.

УДК 581.14;581.55

## ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВ РАЗВИТИЯ ПОДРОСТА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ МОСКОВСКОГО РЕГИОНА НА ОСНОВЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ<sup>1</sup>

© 2023 г. М. Н. Стаменов<sup>а</sup>, \*, Е. В. Зубкова<sup>а</sup>, П. В. Фролов<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, ул. Институтская, д. 2/2, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

\*E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Поступила в редакцию 21.02.2022 г.

После доработки 29.06.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Проанализированы перспективы перехода подроста (имматурных и виргинильных особей) дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в подъярусы древостоя А1 и А2. Исследования проведены в различных типах леса Южного Подмосковья. Для оценки фитоценотической роли, на которую может претендовать особь, применяли морфометрические и биоморфологические методы. Измеряли высоту, диаметр ствола, радиусы проекции кроны и календарный возраст, а также длины пяти приростов ствола подряд. Учитывали нарастание, конфигурацию, ветвление ствола и ветвей от ствола. Выделены четыре уровня перспективности особи: 0 – особь не выйдет за пределы уровня низких кустарников; 1 – достигнет уровня высоких кустарников и может приступить к плодоношению; 2 – выйдет в подъярус А2; 3 – выйдет в подъярус А1. От уровня 0 к уровню 3 увеличиваются значения приростов ствола, усиливается роль моноподиев в составе скелетных осей кроны и возрастает интенсивность ветвления.

*Ключевые слова:* дуб черешчатый, подрост, онтогенетическое состояние, биоморфология.

DOI: 10.31857/S0024114823040101, EDN: XULLAG

Дуб черешчатый является видом-эдификатором с обширным ареалом в природных зонах смешанных, широколиственных лесов и лесостепи (Восточноевропейские леса ..., 2004). На протяжении XX столетия исследователи отмечают массовую деградацию дубрав под действием климатического и антропогенного пресса (Лагеров, 1939; Болдырев, 1992). В то же время естественное возобновление дуба под пологом материнского древостоя, ввиду его высокого светолюбия (Valldares et al., 2002; Evstigneev, 2018), в большинстве случаев не бывает успешным (Тюрин, 1949; Лолицкий, 1963; Рысин, 1970; Смирнова, Чистякова, 1988). Вместе с тем широкая экологическая амплитуда вида по условиям богатства и влажности почвы обуславливает его способность вселяться в производные хвойные, мелколиственные и смешанные сообщества, а также на мезофитные и пойменные луга, находящиеся на разных стадиях восстановительных сукцессий (Фардеева, Исламова, 2007; Евстигнеев, Воеводин, 2013; Браславская, 2014; Стаменов, 2016).

В публикациях, рассматривающих проблему возобновления дуба, существует два подхода. Ес-

ли работы выполнены с лесоводственных позиций, в них констатируют отсутствие благонадежного подроста под пологом материнского древостоя, а возобновление во вторичных сообществах (производных сосняках, березняках и на залежах) не изучено (Humphrey, Swaine, 1997; Harmer et al., 2005; Dobrovolný, 2014). В исследованиях, базирующихся на концепции дискретного описания онтогенеза, напротив, рассматривается потенциальная возможность восстановления полночленных ценопопуляций дуба не только в суб- и квазиклиматических сообществах, но также и в производных фитоценозах. В таких работах оценка перспектив ценопопуляции делается только по численным пропорциям между особями в возрастных группах, при этом априорно предполагается переход особей имматурного подроста в виргинильный, а виргинильных в генеративный период онтогенеза. Однако в ряде других исследований (Смирнова и др., 1984) показано существование и таких вариантов развития, при которых дерево задерживается в прегенеративном периоде, а затем фактически переходит в постгенеративный, минуя стадию плодоношения и формирования жизненной формы одноствольного дерева. Представляется очевидным, что для оценки перспектив

<sup>1</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ 18-14-00362п.

роста и развития подростка дуба необходима оценка комплекса условий, в которых происходит развитие дерева (освещенность, режим влажности и почвенного богатства). Это сложно реализовать экспериментально в силу динамичности метеорологических условий. Наш опыт показывает, что с применением индивидуально-ориентированного имитационного моделирования CAMPUS-S (Frolov et al., 2020 a, b) и системы моделей EFIMOD-SCLISS-Romulhum (Комаров и др., 2007) учет всех этих показателей возможен, что вдвойне актуально в связи с происходящими климатическими изменениями.

Статус одной из системных биологических дисциплин со второй половины XX в. постепенно приобретает биоморфология (Савиных, Черемушкина, 2015). Жизненная форма растения, его габитус выступает в качестве интегрального отражения совокупности влияния зачастую сложно уловимых факторов среды на реализацию наследственно обусловленной программы развития растительного организма. Анализируя строение структурных единиц растения определенного иерархического уровня, можно оценивать степень благоприятности условий экотопа и давать прогноз развития как данной особи, так и растительного сообщества в целом (Антонова, Фатьянова, 2014). Для дуба классическое описание онтоморфогенеза было создано И.Г. Серебряковым (1962). В последние годы одним из авторов настоящей работы проводятся исследования по типизации способов организации кроны дуба в прегенеративном и генеративном периодах онтогенеза в различной фитотической обстановке (Стаменов, 2020).

Опираясь на наработки отечественной популяционно-онтогенетической школы (Evstigneev, Korotkov, 2016) и представления об иерархическом соподчинении побеговых единиц в растении, мы решили разработать методику прогноза выхода дубового подростка в разные высотные ярусы сообщества (подлесок, первый и второй подъярусы древостоя).

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследованные сообщества приурочены к Москворецко-Окской и Заокской физико-географическим провинциям (ФГП) (Анненская и др., 1997). В пределах региона исследований первая ФГП охватывает задровую равнину на надпойменных террасах левого берега р. Оки на расстоянии до 6 км от русла реки. Вторая ФГП охватывает северные отроги Среднерусской возвышенности по правому берегу р. Оки на расстоянии также до 6 км от русла реки. Подстилающими породами на Москворецко-Окской ФГП выступают пески с линзами суглинков, на Заокской ФГП — покровные суглинки, редко — пески, на известняках. В пределах Москворецко-Окской ФГП исследованы следующие фитоценозы:

1. Сосняк зеленомошный на дюнах с редким подлеском из дуба и рябины. Тип условий местобитания (ТУМ) — В<sub>2</sub>;

2. Сосняк бруснично-ландышевый с редким подлеском из дуба, рябины и ели. ТУМ — В<sub>2-3</sub>;

3. Липо-осинник с дубом волосистоосоковый с редким, местами средним подлеском из рябины, лещины, липы и клена и единичным дубовым подростом в малых и средних окнах. ТУМ — С<sub>2</sub>.

В пределах Заокской ФГП исследованы следующие фитоценозы:

1. Мезофитный луг с подростом дуба и широколиственных видов деревьев. ТУМ — D<sub>3</sub>;

2. Березняк разнотравный разреженный с подростом дуба (граничит с локалитетом 1). ТУМ — D<sub>3</sub>;

3. Березняк с сосной разнотравный с редким, местами средним подлеском из дуба, рябины и лещины на склонах долины р. Любожихи. ТУМ — С<sub>3</sub>;

4. Окно, зарастающее подростом дуба, клена, лещиной и рябиной в березняке с сосной неморальном с плотным подлеском из лещины. ТУМ — С<sub>3</sub>;

5. Осинник лабазниковый с редким подлеском из дуба. ТУМ — D<sub>3-4</sub>.

В каждой ценопопуляции (ЦП) дуба исследовали не менее 10 особей. При достаточной численности особей изучали по 10 особей нормальной жизненности и по 10 особей пониженной либо пониженной и низкой жизненности. Всего исследовано 138 особей. Категории жизненности и онтогенетические состояния выделяли согласно методике, принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях (Evstigneev, Korotkov, 2016). Исследовали особи имматурного и виргинильного онтогенетических состояний, а также такие молодые генеративные особи, которые перешли в генеративный период онтогенеза не ранее, чем за 5 лет до момента исследований. У особей измеряли значения следующих параметров:

а) общая высота дерева;

б) диаметры ствола у корневой шейки или на высоте 1.3 м;

в) радиусы кроны по четырем перпендикулярным направлениям (включая вершины листовых пластинок);

г) длина последних пяти приростов ствола либо от его вершины, либо от высотной отметки в 1.3 м в базипетальном направлении;

д) календарный возраст, который подсчитывался по видимым почечным кольцам (для особей не старше 40 лет).

Для оценки перспектив особи по выходу из яруса подлеска использовали также биоморфологические критерии. К ним относятся тип нарастания и конфигурация ствола и скелетных ветвей, интенсивность ветвления ствола и наличие летнего побегообразования.

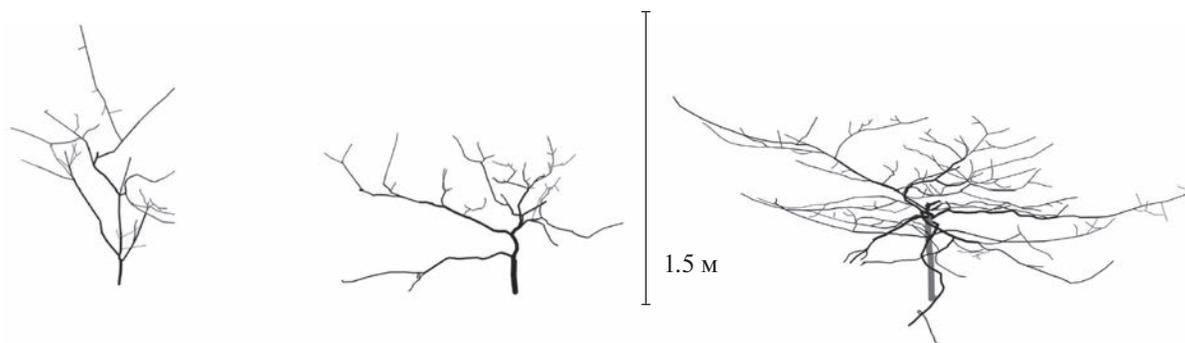


Рис. 1. Имматурный подрост дуба черешчатого степени перспективности 0.

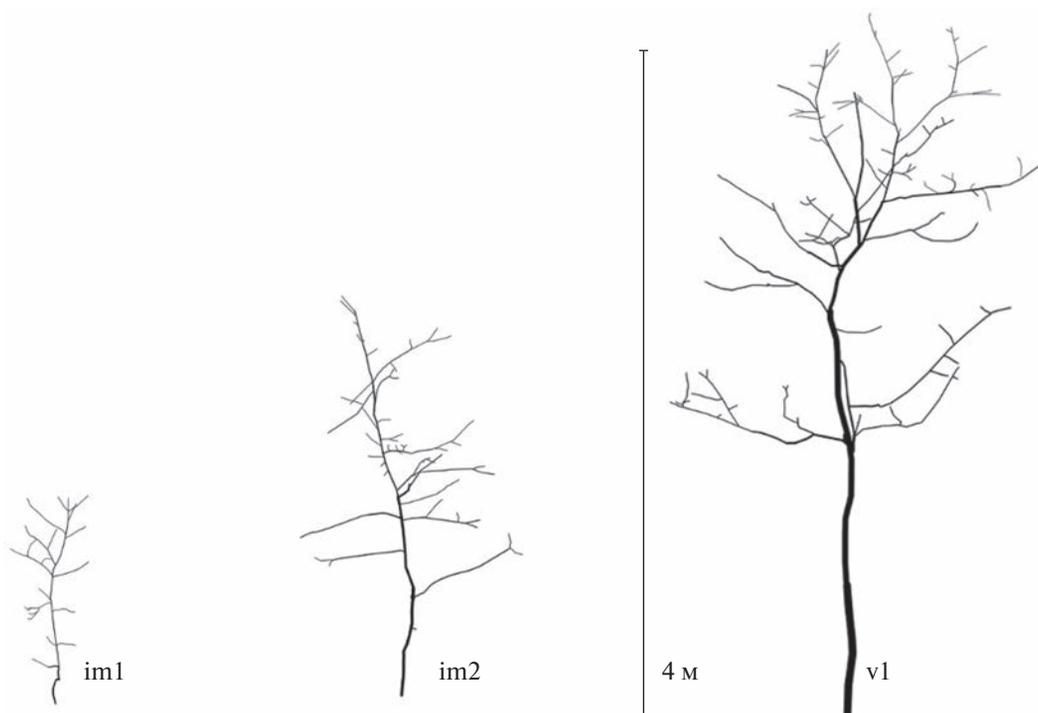


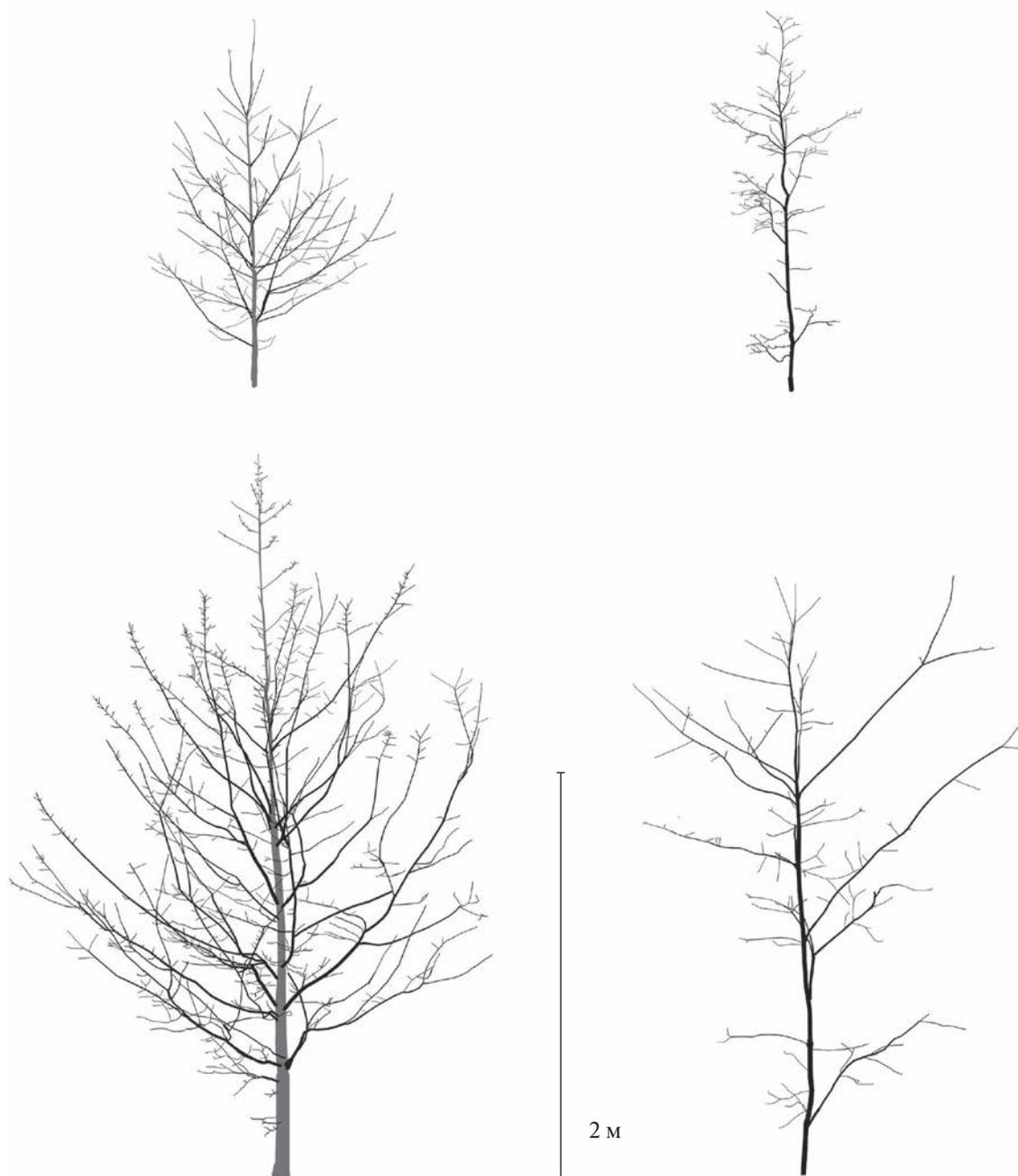
Рис. 2. Подрост дуба черешчатого степени перспективности 1. im1 и im2 – имматурное состояние первой и второй подгрупп соответственно, v1 – виргинильное состояние первой подгруппы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На современном этапе развития системной биологии очевидна необходимость интеграции концепций дискретного описания онтогенеза и модульной организации растений. В частности, при проведении геоботанических исследований необходимо не только устанавливать онтогенетическое состояние особи и измерять значения характеризующих его морфометрических признаков (Фардеева, Исламова, 2007; Браславская, 2014), но и анализировать строение структурных единиц кроны (Антонова, Шаровкина, 2012; Антонова, Гниловская, 2013). Только такой комбинированный подход позволяет надежно оценить фитоценоотические перспективы особи. Основываясь на типологии способов реализации архитектурной единицы у дуба при различных световых ре-

жимах в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Стаменов, 2020), мы совместили морфометрические и биоморфологические методы для оценки способности особи последовательно перейти из яруса В в подъярус А2 и достичь подъяруса А1. В связи с этим были введены четыре степени “перспективности” особей:

Степень 0 – особь не способна выйти за те высотные пределы, которые соответствуют показателям имматурного состояния (условный порог – 2 м) и соответствует категории низкой жизненности (Evstigneev, Korotkov, 2016). Отмечена только у имматурных особей (обычно первой, реже второй подгруппы), а также у квазисенильных особей (Смирнова и др., 1984). Столь низкий потенциал особи устанавливается, прежде всего, по устой-



**Рис. 3.** Подрост дуба черешчатого степеней перспективности 2 и 3. Верхний ряд – иматурные особи второй подгруппы, нижний ряд – виргинильные особи первой (справа) и второй (слева) подгрупп.

чиво симподиальному нарастанию ствола, который перевершинивается через 1–2 годичных побега. В его составе преобладают побеги длиной короче 10 см. Кроме того, ствол может утрачивать ортотропное направление роста, отклоняясь по диагонали, а также исчезать как функционально главная ось особи, замещаясь дочерними осями из одного, либо двух-трех последовательных вильчатых структур (дихазиев или плейохазиев). В составе ствола преобладают неветвящиеся двухлетние побеговые системы (ДПС), а ветвящиеся образуют

1–2 боковых побега. Ветви от ствола быстро распадаются на дочерние оси через образование вильчатых структур.

Степень 1 – особь способна сформировать жизненную форму дерева и достичь уровня высоких кустарников (6–8 м), а также перейти в молодое генеративное состояние. Такие особи соответствуют категории пониженной жизненности (Evstigneev, Korotkov, 2016). Надежно диагностируются у иматурных дубов второй подгруппы и виргинильных особей. В отличие от предыдущей

**Таблица 1.** Значения морфометрических признаков и календарного возраста у особей дуба черешчатого

ОС	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр 1, см	Диаметр 2, см	РПК, см	Приросты ствола, см
Липо-осинник с дубом осоковый, степень 0						
im1	21 (10–38)	0.88 (0.43–1.16)	1,25 (0.4–1.8)		30.25 (2–85)	
im2	27.3 (19–36)	1.95 (1.3–2.5)		1.3 (0.7–2.2)	69.5 (15–110)	
v1	46	2.5		2.4	40–140	
Липо-осинник с дубом осоковый, степень 1						
v1	32	4.5	3.7		90–110	
v2	37	6		4.7	150–200	
Липо-осинник с дубом осоковый, степень 2						
im2	21	2.2		1.3	35–45	
v1	31.75 (28–37)	4.83 (4.3–5.5)		3.8 (3.4–4.7)	132.5 (90–170)	
v2	41.67 (40–45)	6.33 (5–8)		5.33 (4.7–5.7)	195 (110–290)	
g1	47	8		7.2	140–200	
Окно в березняке с сосной неморальном, степень 0						
im1	13.7 (7–21)	0.7 (0.32–1.12)	1.38 (0.6–2.4)		15.72 (1–50)	
im2	21.67 (17–30)	1.52 (1.26–1.94)	2.45 (1.8–3.4)	0.95 (0.7–1.2)	27.08 (5–50)	
Окно в березняке с сосной неморальном, степень 1						
v1	34	3.5		2.5	35–70	
Окно в березняке с сосной неморальном, степень 2						
v1	25.25 (16–34)	3.68 (3.5–4.2)		2.73 (1.9–3.4)	71.25 (35–130)	
Березняк разнотравный плакорный, степень 0						
im1	10 (5–15)	0.54 (0.4–0.68)	0.85 (0.5–1.2)		6.5 (1–10)	
im2	11	1.02	2.8		17–28	
Березняк разнотравный плакорный, степень 1						
im1	10 (8–12)	0,6 (0.4–1.22)	1,18 (0.4–1.7)		14.17 (3–50)	
Березняк разнотравный плакорный, степень 2						
v2	16	4		3.8	80–170	
Осинник лабазниковый, степень 1						
im2	32 19–45	2.15 (1.9–2.4)		1.5 (1.3–1.7)	78.75 (25–115)	7.95 (3–14)
Осинник лабазниковый, степень 2						
v1	38.4 (33–47)	4.88 (3.5–6.5)		3.76 (2.7–5.5)	129.5 (45–200)	9.8 (3–40)
v2	40 (36–43)	6.38 (5.5–7)		6.38 (5.3–7.5)	173.13 (110–260)	17.86 (9–39)
Сосняк бруснично-ландышевый, степень 0						
im2	25 (23–27)	2.25 (2–2.5)		1.3–1.7	63.25 (38–95)	14.2 (4–32)

Таблица 1. Окончание

ОС	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр 1, см	Диаметр 2, см	РПК, см	Приросты ствола, см
Сосняк бруснично-ландышевый, степень 1						
im2	18 (16–20)	2.23 (2.15–2.3)		1.15 (0.9–1.4)	25–95 (52.5)	12.14 (2–32)
v1	29 (22–33)	3 (2.3–3.5)		2,4 (1.4–3.2)	100 (50–220)	15.47 (4–38)
v2	34.5 (32–37)	4.5 (4–5)		4.3 (3.8–4.8)	123.75 (95–150)	13.9 (5–31)
g1	40	5		12.3	100–300	
Сосняк бруснично-ландышевый, степень 2						
v1	26.25 (23–27)	4 (3–4.5)		3 (2.3–4.2)	120 (55–165)	17,6 (7–41)
v2	27.8 (22–33)	5.7 (5–7)		4.32 (3.3–5.7)	144.5 (85–260)	22.5 (6–41)
Сосняк зеленомошный на дюнах, степень 1						
im2	17.67 (16–20)	1.67 (1.5–1.8)		1.6 (0.8–3.2)	56.8 (40–80)	7.75 (1.5–18)
v1	30.25 (25–37)	2 (1.8–2.5)		1.9 (1.2–2.4)	113 (50–170)	6.83 (1.5–25)
v2	31	4.5		6	160–210	26.67 (15–47)
g1	27	2.5		2,4	115–120	4.25 (2–7)
Сосняк зеленомошный на дюнах, степень 2						
v1	23.28 (20–26)	3.03 (2.2–3.5)		2.5 (2.1–3.2)	105.35 (70–160)	13.83 (5–39)
v2	30	4 (3.5–4.5)		3.2	142.5 (100–190)	11.8 (3–22)
g1	31	6		5,5	100–160	29.6 (20–34)
Березняк с сосной разнотравный склоновый, степень 2						
im2	4	1.7		0.4	60–70	41.25 (20–60)
v1	14.73 (10–18)	3.65 (2.5–5)		2.53 (1.3–4.2)	101 (35–180)	20.95 (4–70)
v2	17.75 (16–21)	5.38 (4.5–6)		4.28 (3.4–5.7)	123.12 (70–180)	25.17 (7–44)

Примечание. ОС – онтогенетическое состояние, диаметр 1 – диаметр на уровне корневой шейки, диаметр 2 – диаметр на высоте груди, РПК – радиус проекции кроны. В каждой ячейке верхняя строка – среднее значение параметра, нижняя – диапазоны его значений. Наличие только одной строки указывает на то, что значения измерены у одной особи.

степени, на стволе сочетаются симподиальные и моноподиальные цепочки годичных побегов. Единичные годичные побеги превышают 20–25 см. И в имматурном, и в виргинильном состоянии ортотропное нарастание ствола может обрываться с образованием замещающей Y- или T-образной структуры. Однако и в составе образующих ее осей формируются побеги до 25 см длиной. Ветвление ствола более частое, чем у особей уровня 0,

в том числе с образованием отдельных скелетных ветвей с преимущественно симподиальным нарастанием.

Степени 2 и 3 – особь с большой долей вероятности выйдет в древостой, как минимум в подъярус А2 (уровень 2) либо достигнет подъяруса А1 (уровень 3). Такие особи обладают нормальной жизненностью (Evstigneev, Korotkov, 2016) и диагностируются у особей, достигших имматурного

состояния второй подгруппы. Они отличаются преобладанием моноподиев в составе ствола и скелетных ветвей, регулярным ветвлением ствола с образованием либо 1–2-побеговых ДПС, либо ложных мутовок (в зависимости от условий освещения) и образованием до 5–7 боковых побегов в составе ДПС. Длина годичных побегов в составе ствола составляет 20–40 см у особей уровня 2, а у особей степени 3 – и 70 см, как правило, за счет образования летних приростов, или Ивановых побегов.

Результаты морфометрического анализа особей представлены в табл. 1.

Исследования показали, что у подростка дуба наиболее быстрый переход в генеративный период онтогенеза может быть реализован в хорошо освещенных березняках разнотравных, а наиболее медленный – в древостоях с преобладанием осины.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное исследование количественных и структурных показателей подростка дуба позволило выявить морфологические и биометрические критерии оценки перспектив его плодоношения и выхода в ярус древостоя. Измеряемые показатели легко применимы на практике. В свою очередь, формирование характерных структур в составе скелетных осей, интенсивность ветвления и образование Ивановых побегов также хорошо диагностируется при макроморфологическом анализе особи. Для разработки алгоритмов моделирования роста прегенеративных особей дуба также необходим учет тех показателей, которые в данной методике представлены как качественные. В дальнейшем методика может быть применена к оценке перспектив развития подростка других видов деревьев в умеренно-континентальном климате.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р., Мамай И.И., Низовцев В.А., Хрусталева М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск, 1997. 296 с.
- Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Ботанический журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 1192–1205.
- Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботанический журн. 2013. Т. 98. № 1. С. 53–68.
- Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журн. 2014. Т. 99. № 12. С. 1305–1316.
- Болдырев В.А. Причины отсутствия травяного покрова в лиственных лесах Приволжской возвышенности // Лесоведение. 1992. № 4. С. 15–21.
- Браславская Т.Ю. Структура хвойно-широколиственных старовозрастных пойменных лесов в связи с вопросами их динамики // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1(3). С. 852–857.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полейя) // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2013. Т. 118. Вып. 4. С. 64–70.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Абакумов Е.В., Андриенко Г., Андриенко Н., Аппс М., Бобровский М.В., Бхатти Дж., Быховец С.С., Грабарник П.Я., Глухова Е.М., Зубкова Е.В., Зудин С.Л., Зудина Е.В., Кубасова Т.С., Ларионова А.А., Лукьянов А.М., Мартынкин А.В., Михайлов А.В., Морен Ф., Надпорожская М.А., Припутина И.В., Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Шанин В.Н., Шоу С. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Лагерев А.Г. Усыхание пойменных лесов на Юго-Востоке // Лесное хозяйство. 1939. Вып. 11. С. 38–55.
- Лосицкий К.Б. Восстановление дубрав. М.: Сельхозиздат, 1963. 360 с.
- Рысин Л.П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970. С. 7–53.
- Савиных Н.П., Черёмушкина В.А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журн. 2015. Т. 22. № 5. С. 659–670.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 380 с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–228.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Сохранить естественные дубравы // Природа. 1988. № 3. С. 40–45.
- Стаменов М.Н. Структура ценопопуляций *Quercus robur* L. (Fagaceae) в Южном Подмоскowie // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. № 2. С. 87–99. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.206>
- Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- Тюрин А.В. Дубравы водоохранной зоны и способы их восстановления (общий очерк) // Дубравы СССР. М.: Гослесбумиздат, 1949. Т. 1. С. 5–29.
- Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широко-

лиственных лесов // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. 2007. № 2–3(9–10). С. 112–121.

*Dobrovolný L.* Potential of natural regeneration of *Quercus robur* L. in floodplain forests in the southern part of the Czech Republic // J. Forest Science. 2014. V. 60. № 12. P. 534–539.

*Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya.* CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model. Ecological Modelling 2020 a. V. 431. P. 1–12.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>

*Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M.* CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments. Ecological Modelling, 2020 b. V. 431 P. 1–14.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>

*Evstigneev O.I., Korotkov V.N.* Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian J. Ecosystem Ecology. 2016. № 1(2). P. 1–31.

<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

*Evstigneev O.I.* Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russian J. Ecosystem Ecology. 2018. V. 3. № 3. P. 1–18.

*Harmer R., Boswell R., Robertson M.* Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood // Forestry. 2005. V. 78. № 1. P. 21–32.

<https://doi.org/10.1093/forestry/cpi003>

*Humphrey J.W., Swaine M.D.* Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. I. Competition from *Pteridium aquilinum* // J. Applied Ecology. 1997. V. 34. P. 577–584.

*Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizen-gremel P., Manrique E., Dreyer E.* The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity // Trees. 2002. V. 16. P. 395–403.

## Estimation of Perspectives of Sapling Development of *Quercus robur* L. in the Wood Coenoses of Moscow Region

M. N. Stamenov<sup>1</sup>\*, E. V. Zubkova<sup>1</sup>, and P. V. Frolov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences Russian Federation, Institutskaya st., 2, b. 2, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

\*E-mail: [mshlv-eiksb@inbox.ru](mailto:mshlv-eiksb@inbox.ru)

The perspectives of transition of the immature and virginal saplings of *Quercus robur* L. to the A1 and A2 canopy sublayers have been analyzed. The studies have been conducted in the different forest types within the Southern Moscow region. For the estimation of the phytosociological role an individual could claim we applied morphometric and architectural methods. We measured height, trunk diameter, crown projection, calendar age and lengths of five trunk increments in a row. We considered growth habit, configuration and branching of the trunk and of the branches themselves. Four degrees of an individual's prospect have been identified. 0 – an individual will not go beyond the level of low shrubs. 1 – an individual will reach the level of high shrubs and can start fruiting. 2 – an individual will reach the A2 canopy sublayer. 3 – an individual will reach the A1 canopy sublayer. From the degree 0 to the degree 3 an increase in the values of the trunk increments and branching intensity was noted.

**Keywords:** *Quercus robur* L., saplings, ontogenetic stage, crown architecture.

**Acknowledgements:** The work has been carried out with a financial support from the RSF (18-14-00362П).

### REFERENCES

Annenskaya G.N., Zhuchkova V.K., Kalinina V.R., Ma-mai I.I., Nizovtsev V.A., Khrustaleva M.A., Tsesel'chuk Y.N., *Landshafty Moskovskoi oblasti i ikh sovremennoe sostoyanie* (Landscapes of Moscow Oblast and the current state), Smolensk: Izd-vo SGU, 1997, 296 p.

Antonova I.S., Fat'yanova E.V., Neobkhodimost' ispol'zovaniya znaniy o stroenii i razvitiy krony derev'ev v razlichnykh fundamental'nykh i prikladnykh razdelakh geobotaniki (Role of studying different structural levels of tree crowns in various fields of knowledge), *Botanicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 99, No. 12, pp. 1305–1316.

Antonova I.S., Gnilovskaya A.A., Pobegovye sistemy krony *Acer negundo* L. (Aceraceae) v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh (Shoot systems of *Acer negundo* L. (Aceraceae) crown in different age stages), *Botanicheskii zhurnal*, 2013, Vol. 98, No. 1, pp. 53–68.

Antonova I.S., Sharovkina M.M., Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trekh vozrastnykh sostoyanii v usloviyakh umerenno-kontinental'nogo klimata (Some structural features of shoot systems and crown development of the generative *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trees of three age states in temperate continental climate), *Botanicheskii zhurnal*, 2012, Vol. 97, No. 9, pp. 1192–1205.

- Boldyrev V.A., Prichiny otsutstviya travyanogo pokrova v listvennykh lesakh Privolzhskoi vozvyshechnosti (Reasons for the lack of grass cover in the deciduous forests of the Volga Upland), *Lesovedenie*, 1992, No. 4, pp. 15–21.
- Braslavskaya T.Y., Struktura khvoino-shirokolistvennykh starovozrastnykh poimennykh lesov v svyazi s voprosami ikh dinamiki (Structure of the coniferous broad-leaved old-age floodplain forests due to the questions of their dynamics), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2014, Vol. 16, No. 1(3), pp. 852–857.
- Dobrovolný L., Potential of natural regeneration of *Quercus robur* L. in floodplain forests in the southern part of the Czech Republic, *J. Forest Science*, 2014, Vol. 60, No. 12, pp. 534–539.
- Evstigneev O. I., Korotkov V.N., Ontogenetic stages of trees: an overview, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2016, No. 1(2), pp. 1–31.  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- Evstigneev O.I., Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests), *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2018, Vol. 3, No. 3, pp. 1–18.
- Evstigneev O.I., Voevodin P.V., Formirovanie lesnoi rastitel'nosti na lugakh (na primere Nerusso-Desnyanskogo poles'ya) (Formation of forest vegetation in fallow arable lands (the example of Nerussa-Desna woodlands, Bryansk region)), *Byulleten' MOIP. Otd. Biol.*, 2013, Vol. 118, No. 4, pp. 64–70.
- Fardeeva M.V., Islamova G.R., Osobennosti populyatsionnoi organizatsii drevesnykh vidov khvoino-shirokolistvennykh lesov (The peculiarities of the population of arboretum' organization of deciduous-coniferous woods), *Vestnik Tatarskogo gosudarstvennogo gumanitarno-pedagogicheskogo universiteta*, 2007, No. 2–3(9–10), pp. 112–121.
- Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya., CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model, *Ecological Modelling*, 2020 a, Vol. 431, pp. 1–12.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>
- Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M., CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments, *Ecological Modelling*, 2020 b, Vol. 431, pp. 1–14.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>
- Harmer R., Boswell R., Robertson M., Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood, *Forestry*, 2005, Vol. 78, No. 1, pp. 21–32. DOI 10.1093/forestry/cpi003
- Humphrey J.W., Swaine M.D., Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. I. Competition from *Pteridium aquilinum*, *J. Applied Ecology*, 1997, Vol. 34, pp. 577–584.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Abakumov E.V., Andrienko G., Andrienko N., Apps M., Bobrovskii M.V., Bkhatti Dzh., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya., Glukhova E.M., Zubkova E.V., Zudin S.L., Zudina E.V., Kubasova T.S., Larionova A.A., Luk'yanov A.M., Martynkin A.V., Mikhailov A.V., Moren F., Nadporozhskaya M.A., Pripulina I.V., Smirnov V.E., Khanina L.G., Shanin V.N., Shou S., *Modelirovanie dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh* (Modeling of organic matter dynamics in forest ecosystems), Moscow: Nauka, 2007, 380 p.
- Lagerov A.G., Usykhание poimennykh lesov na Yugo-Vostoke (Drying out of floodplain forests in the South-East), *Lesnoe khozyaistvo*, 1939, Vol. 11, pp. 38–55.
- Lositskii K.B., *Vosstanovlenie dubrav* (Restoration of oak forests), Moscow: Sel'khozizdat, 1963, 360 p.
- Rysin L.P., Vliyaniye lesnoi rastitel'nosti na estestvennoe vobnovlenie drevesnykh porod pod pologom lesa (Influence of forest vegetation on the natural regeneration of tree species under the forest canopy), In: *Estestvennoe vobnovlenie drevesnykh porod i kolichestvennyi analiz ego rosta* (Natural regeneration of tree species and quantitative analysis of its growth), Moscow: Nauka, 1970, pp. 7–53.
- Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A., Biomorphology: current status and prospects, *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, Vol. 8, No. 5, pp. 541–549.
- Serebryakov I.G., *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* (Ecological morphology plant), Moscow: Vysshaya shkola, 1962, 380 p.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I., Kvazisenil'nost' kak odno iz proyavlenii fitotsenoticheskoi tolerantnosti rastenii (Quasisenility as one of manifestations of phytocoenotic tolerance of the plants), *Zhurn. obshchei biologii*, 1984, Vol. 45, No. 2, pp. 216–225.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Sokhranit' estestvennye dubravy (Preserve natural oak forests), *Priroda*, 1988, No. 3, pp. 40–45.
- Stamenov M.N., Polivariantnost' gabitusa virginil'nykh i molodykh generativnykh osobei *Quercus robur* L. (Fagaceae) v fitotsenozakh basseina Verkhnei i Srednei Oki (Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the upper and middle Oka river), *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy*, 2020, Vol. XIV, No. 1, pp. 66–90.  
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- Stamenov M.N., Struktura tsenopopulyatsii *Quercus robur* L. (Fagaceae) v Yuzhnom Podmoskov'e (Structure of coenopopulations of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in southern Moscow region), *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, 2016, No. 2, pp. 87–99.  
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.206>
- Tyurin A.V., Dubravy voodokhrannoi zony i sposoby ikh vosstanovleniya (obshchii ocherk) (Oak forests of the water protection zone and methods for their restoration (research brief)), In: *Dubravy SSSR* (Oak forests), Moscow: Goslesbumizdat, 1949, Vol. 1, pp. 5–29.
- Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizen-gremel P., Manrique E., Dreyer E., The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity, *Trees*, 2002, Vol. 16, pp. 395–403.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.

УДК 630\*228.1:582.475.4

## ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ

© 2023 г. Н. И. Ставрова<sup>а, \*</sup>, В. В. Горшков<sup>а, b</sup>, П. Н. Катютин<sup>а, c</sup>

<sup>а</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 196376 Россия

<sup>b</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,  
Институтский пер., д. 5, литера У, Санкт-Петербург, 194021 Россия

<sup>c</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,  
Университетская наб., д. 7-9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*E-mail: NStavrova@binran.ru

Поступила в редакцию 14.03.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

На примере северотаежных сосновых (*Pinus sylvestris* L.) лесов западной части Кольского полуострова (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) изучена виталитетная структура средневозрастных древостоев в сообществах лишайниковой, лишайниково-зеленомошной и зеленомошной групп типов (12 постоянных пробных площадей). Установлено, что изученные древостои характеризуются преобладанием по числу умеренно и сильно ослабленных деревьев (суммарная доля 55–70%), по объему стволов – умеренно ослабленных и здоровых (суммарная доля – 50–75%). Значимыми факторами формирования виталитетной структуры средневозрастных сосновых древостоев является их густота, сумма площадей сечений древостоя и тип леса. Основной вклад в характер виталитетной дифференциации деревьев вносит густота древостоя. Выявлены три основных типа виталитетных спектров сосны, различающихся по величине индекса жизненного состояния древостоя.

*Ключевые слова:* сосна обыкновенная, древостой, виталитетная структура, северная тайга, Кольский полуостров.

DOI: 10.31857/S0024114823040113, EDN: XUNSNQ

Анализ жизненного состояния деревьев и виталитетной структуры древостоев лесобразующих видов является одной из актуальных научных задач не только для мониторинга и оценки различных видов антропогенного воздействия на лесные сообщества (Tveite, 1987; Алексеев В.А., 1990; Ярмишко, 1990, 1997; Черненкоова, 2002; Ярмишко и др., 2003; Dobbertin, 2005; Торлопова, Ильчуков, 2007; Kozlov et al., 2009; Augustaitis et al., 2010; Ставрова и др., 2010; Eichhorn, Roskams, 2013; Ярмишко, Игнатъева, 2019; Choi et al., 2021), но и для выявления закономерностей организации и динамики естественных лесных экосистем, развивающихся в отсутствие антропогенных нарушений (Бебия, 2000; Rötzer et al., 2005; Демидко, 2006; Кривец и др., 2008; Шорохова, 2013; Stavrova et al., 2020).

Идентификация разных виталитетных категорий деревьев в составе древостоев может осуществляться разными методами: на основе состояния крон и/или фитомассы хвои (Tveite, 1987; Алексеев В.А., 1989; Ярмишко, 1990, 1997; Roloff, 1991; Черненкоова, 1993; Solberg, 1999; Ярмишко и др., 2003; Manual ...,

2010; Михайлова и др., 2017; Катютин, Горшков, 2020), скорости роста в высоту и по диаметру, ценотического статуса (Oliver, Larson, 1996; Dobbertin, 2005; Dittmar, Elling, 2007; Горшков и др., 2021), некоторых параметров активности физиологических процессов (Torelli et al., 1999; Martínez-Trinidad et al., 2010; Johnstone et al., 2012; Михайлова и др., 2017). Наиболее часто исследователями применяется метод визуальной оценки, базирующийся на комплексе признаков, характеризующих состояние кроны и ассимиляционного аппарата, который при корректной количественной оценке и выделении оптимального числа категорий (обычно 3–6) дает надежный результат и обеспечивает сопоставимость данных для деревьев разного возраста и разной видовой принадлежности.

Закономерным этапом изучения жизненного состояния деревьев и древостоев является выявление природных и антропогенных факторов, его определяющих. В лесах европейского севера России анализ воздействия антропогенных факторов на состояние деревьев и древостоев, включаю-

**Таблица 1.** Таксационные характеристики древостоев сосны обыкновенной

ППП	Возраст, лет	Средние		N, экз. га <sup>-1</sup>	S, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>
		D <sub>1.3 м</sub> , см	H, м		
Сосновые лишайниковые редколесья					
1	220*	38.2	12.6	11	1.2
	71	9.6	8.0	1067	7.8
2	188*	34.2	12.0	13	1.2
	72	11.8	9.2	453	5.0
3	73	20.0	9.3	293	9.3
Сосняки лишайниковые					
4	315*	48.1	14.0	10	1.8
	72	13.0	10.1	1080	14.3
5	313*	35.6	17.7	40	4.0
	76	13.5	12.6	667	9.5
6	76	10.8	9.8	1670	15.4
Сосняки лишайниково-зеленомошные					
7	70	11.9	11.5	1156	12.9
8	103*	30.0	16.7	73	5.3
	81	17.6	15.0	420	10.2
9	69	15.9	12.0	655	13.1
Сосняки зеленомошные					
10	69	10.9	10.5	3110	29.0
11	70	14.5	14.6	1480	24.6
12	75	14.9	14.2	1610	28.1

Примечание: ППП – постоянная пробная площадь; \* – деревья дожарного происхождения; D<sub>1.3 м</sub> – диаметр на высоте 1.3 м; H – высота; N – число особей; S – сумма площадей сечений.

ший в большинстве случаев количественную оценку “доза-эффект”, представлен в многочисленных работах (Алексеев В.А., 1990; Алексеев А.С., 1990; Ярмишко, 1990, 1997, 2009; Черненкова, 2002; Цветков, Цветков, 2012; Ярмишко и др., 2003, 2005; Lyanguzova et al., 2018; Ярмишко, Игнатъева, 2019). В то же время влияние природных (экологических, ценологических) факторов на виталитетную дифференциацию особей в составе древостоев исследовано не так широко и подробно (Ярмишко и др., 2003; Торлопова, Ильчуков, 2007; Ставрова и др., 2010, 2016; Шорохова, 2013; Stavrova et al., 2020).

В соответствии с этим, целью настоящего исследования являлся анализ виталитетной структуры древостоев средневозрастных северотаежных сосновых лесов и ее связи с характеристиками сообществ.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на территории Кольского полуострова (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.) в сосновых лишайниковых редколесьях (Subpinetum cladinosum), сосновых лесах лишайниковой (Pinetum cladinosum), ли-

шайниково-зеленомошной (Pinetum hylacomiosocladinosum) и зеленомошной (Pinetum empetroso-myrttilosum) групп типов. Изученные лесные сообщества сформировались после катастрофических пожаров 1920–1930-х гг. и в настоящее время характеризуются отсутствием антропогенного воздействия в виде промышленного загрязнения, рубки леса, лесохозяйственных мероприятий и рекреационной деятельности.

В районе исследований лишайниковые, лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосновые леса распространены на верхних, средних и нижних частях склонов холмов, высоких речных террасах и равнинах, сложенных песчаными, ледниковыми и водно-ледниковыми отложениями. На этих почвообразующих породах, характеризующихся высокой водопроницаемостью и бедностью элементами питания, под сосновыми лесами и редколесьями формируются почвы, относящиеся к отделу Al-Fe-гумусовых почв: подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, средне скелетные (Шишов и др., 2004). Они отличаются коротким почвенным профилем (до 60 см) и накоплением оксалаторазводимых соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте при низком содержании в нем (от 1.5 до 5%) фульватного гумуса (Никонов, 1987; Переверзев, 2004).

Работа проводилась в 2010–2017 гг. на 12 постоянных пробных площадях (ППП) размером 0.10–0.15 га (3 ППП в лишайниковых редколесьях и по 3 ППП в сосняках лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных). В исследованных сообществах основу древесного яруса (деревья с диаметром ствола на высоте 1.3 м более 4 см) формируют особи послепожарного происхождения: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) (табл. 1) с участием березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника обыкновенная (*V. myrtillus* L.), водяника гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup). Мохово-лишайниковый ярус сформирован лишайниками рода *Cladonia* (кладонией звездчатой (*Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo), кладонией оленьей (*C. rangiferina* (L.) Nyl.), кладонией мягкой (*C. mitis* (Sandst.) Hustich.)) и зелеными мхами (плевроциумом Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt.) и дикранумом многоножковым (*Dicranum polysetum* Sw.)).

Категории жизненного состояния деревьев определялись глазомерно с учетом имеющихся рекомендаций (Алексеев В.А., 1989, 1990; Ярмишко, 1997; Методы ..., 2002; Ярмишко и др., 2003; Правила санитарной ..., 2020) на основе сравнения плотности кроны (которая понимается как степень заполненности объема кроны ассимиляционными органами) с плотностью кроны эталон-

ной особи. Эталонная особь характеризуется минимальным угнетением (отдельно стоящее дерево или дерево на краю лесного массива) и максимальной реализацией потенциальных возможностей роста и развития в данных условиях местопроизрастания. Плотность кроны эталонной особи, как максимальная для данного вида, принималась за единицу. Выделялось 5 категорий состояния: I – здоровые (неугнетенные) особи – относительная плотность кроны (CD) >75–100%, II – умеренно ослабленные (умеренно угнетенные) особи – CD >50–75%, III – сильно ослабленные (сильно угнетенные) особи – CD >25–50%, IV – усыхающие особи – CD >0–25%, V – сухие особи. При построении виталитетных спектров оценка участия деревьев разного состояния в составе древостоя проводилась как по числу особей, так и по объему стволов. Доля участия каждого дерева в формировании общего объема рассчитывалась на основе условной величины – произведения площади поперечного сечения ствола на высоте 1.3 м на высоту дерева.

Индекс жизненного состояния древостоев по числу особей рассчитывался как (Алексеев В.А., 1989, 1990; Ярмишко, 2003):

$$L_n = \sum_{i=1}^v k_i f_i,$$

где  $k_i$  – относительная плотность кроны, скорректированная по относительной массе хвои<sup>1</sup> особей разных категорий состояния: здоровые – 1.0; ослабленные – 0.66; сильно ослабленные – 0.43; усыхающие – 0.13; сухие – 0;  $f_i$  – доля участия особей  $i$ -той категории состояния по числу. Аналогичным образом рассчитывался индекс состояния древостоев по объему стволов ( $L_v$ ).

Обработка данных проводилась с использованием методов описательной статистики, регрессионного и дискриминантного анализов. Регрессионный анализ применялся для выявления динамики участия деревьев разных категорий состояния в составе древостоев по градиентам густоты древостоя, полноты древостоя и доли лишайников в напочвенном покрове; дискриминантный анализ – для выделения типов виталитетных спектров.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Виталитетные спектры, рассчитанные по числу особей*

В отдельных сообществах численная доля участия здоровых особей сосны обыкновенной варь-

ирует от 1 до 40%, умеренно ослабленных – от 13 до 43%, сильно ослабленных – от 19 до 49%, усыхающих – от 5 до 30%, сухих – от 1 до 19% (рис. 1). Наиболее высоким уровнем варибельности отличается участие особей крайних категорий состояния – здоровых и сухих (коэффициент вариации составляет соответственно 78 и 74%).

Обобщенный виталитетный спектр средневозрастных северотаежных сосновых лесов, рассчитанный по числу особей, характеризуется преобладанием умеренно ( $27 \pm 9\%$ ) и сильно ослабленных ( $34 \pm 10\%$ ) особей. Доля здоровых и усыхающих деревьев в среднем одинакова и составляет соответственно  $14 \pm 11\%$  и  $15 \pm 7\%$ . Наиболее низкую долю участия ( $7 \pm 5\%$ ) имеют сухие особи (табл. 2). Индекс жизненного состояния изученных древостоев, рассчитанный по числу особей ( $L_n$ ), в среднем составляет  $0.50 \pm 0.11$ , варьируя от 0.40 до 0.61 в разных типах сообществ.

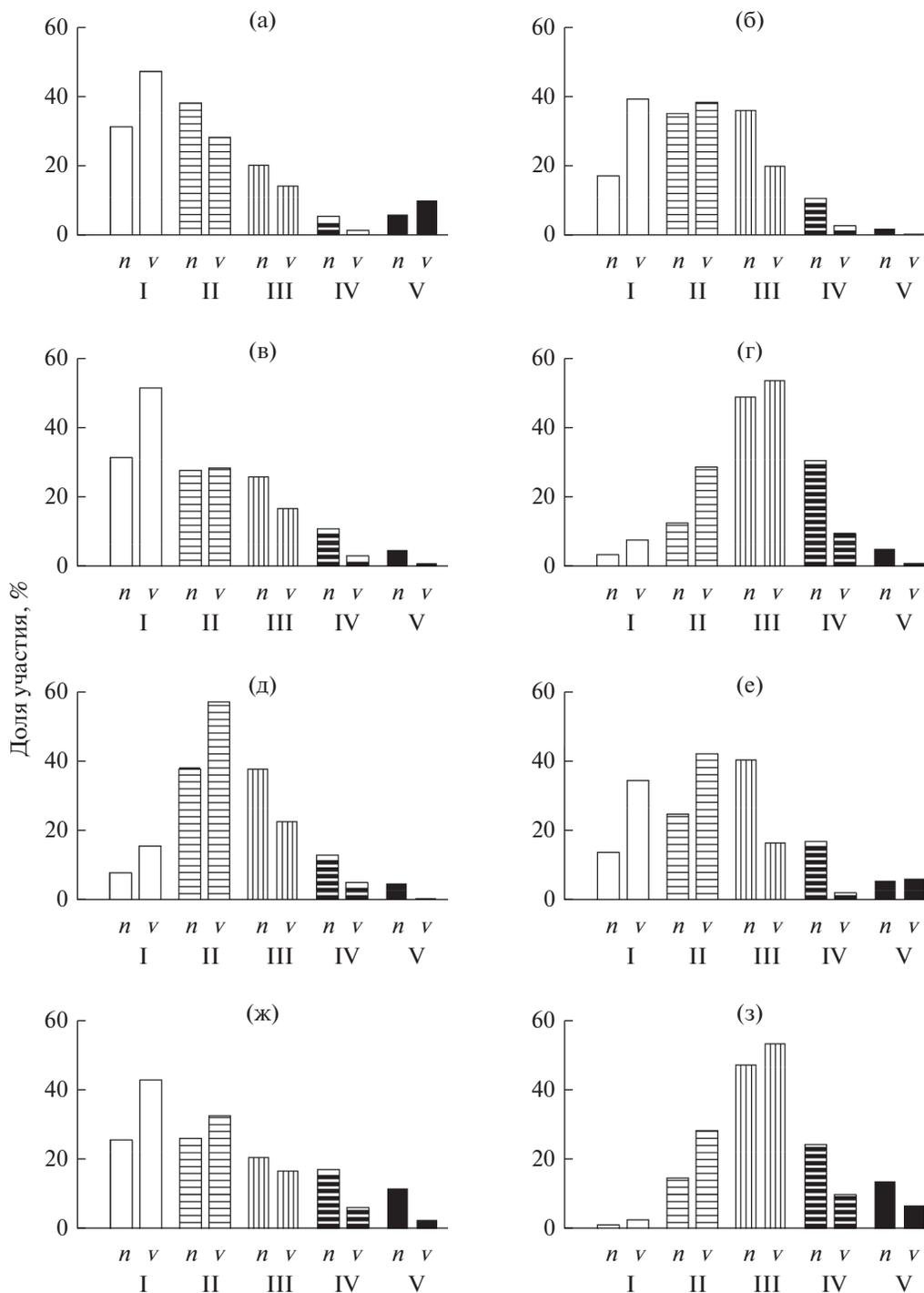
Анализ связи виталитетной структуры сосновых древостоев с их густотой, суммой площадей сечений и типологической принадлежностью сообществ показал следующее. Доля участия здоровых, а также суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных деревьев имеют достоверную отрицательную связь с густотой соснового древостоя. С наиболее высокой степенью точности эта связь может быть аппроксимирована экспоненциальным уравнением ( $r = -0.82$  и  $-0.84$ ,  $p < 0.001$ ), которое объясняет 68–70% дисперсии данных параметров. Участие сильно ослабленных деревьев не имеет достоверной связи с густотой соснового древостоя. Участие в составе древостоя усыхающих особей достоверно возрастает с увеличением его густоты, причем эта связь наиболее точно описывается сигмоидной функцией ( $r = -0.86$ ,  $p < 0.001$ ), которая объясняет 74% дисперсии. Индекс жизненного состояния изученных сосновых древостоев имеет с их густотой значимую отрицательную экспоненциальную связь ( $r = -0.84$ ,  $p < 0.001$ ), объясняющую 71% дисперсии этого интегрального параметра.

Характер кривых (экспоненциальная и сигмоидная) показывает, что скорость изменения доли участия здоровых, умеренно ослабленных и усыхающих особей с увеличением густоты древостоя непостоянна: сначала она является более высокой, а затем снижается. В частности, в интервале густоты от ~290 до 1400 экз. га<sup>-1</sup> доля здоровых особей снижается в среднем на 2.5% при увеличении густоты на 100 экз. га<sup>-1</sup>, а в интервале от 1400 до 3100 экз. га<sup>-1</sup> – лишь на 0.4%. Доля усыхающих возрастает в первом интервале на 1.2%, во втором – на 0.3%.

Связь доли участия здоровых деревьев с суммой площадей сечений соснового древостоя явля-

<sup>1</sup> Величины относительной плотности кроны выявлены на основе результатов специального исследования, в котором определялась масса ассимиляционных органов деревьев сосны обыкновенной разных категорий состояния (Катютин, Горшков, 2020).

<sup>2</sup> Среднее значение и стандартное отклонение.



**Рис. 1.** Виталитетная структура древостоев низкой (а, в, д, ж) и высокой (б, г, е, з) густоты в средневозрастных северо-таежных лишайниковых редколесьях (а – 293 экз. га<sup>-1</sup>, б – 1078 экз. га<sup>-1</sup>) и сосняках лишайниковых (в – 707 экз. га<sup>-1</sup>, г – 1670 экз. га<sup>-1</sup>), лишайниково-зеленомошных (д – 493 экз. га<sup>-1</sup>, е – 1156 экз. га<sup>-1</sup>), зеленомошных (ж – 1610 экз. га<sup>-1</sup>, з – 3110 экз. га<sup>-1</sup>). Примечание: *n* – число стволов; *v* – объем стволов; I – здоровые; II – ослабленные; III – сильно ослабленные; IV – усыхающие; V – сухие.

ется более слабой, чем с густотой. Более высокую точность аппроксимации дает экспоненциальная функция ( $r = -0.63$ ,  $p < 0.05$ ), объясняющая 40% дисперсии параметра. Суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных особей линейно связана

с суммой площадей сечений древостоя ( $r = -0.62$ ,  $p < 0.05$ ;  $R^2 = 39\%$ ). Доли участия умеренно и сильно ослабленных деревьев с суммой площадей сечений соснового древостоя не связаны. Участие усыхающих и сухих особей, а также их суммарная

**Таблица 2.** Средние значения участия (%) деревьев разных категорий состояния и индекс жизненного состояния в разных группах типов сосновых лесов

Категория состояния	Редколесья лишайниковые	Лишайниковые	Лишайниково-зеленомошные	Зеленомошные	В целом
Здоровые	$23 \pm 15^1$	$17 \pm 14$	$11 \pm 3$	$9 \pm 7$	$15 \pm 11$
	$39 \pm 7$	$33 \pm 22$	$21 \pm 11$	$15 \pm 10$	$27 \pm 16$
Ослабленные	$36 \pm 7$	$24 \pm 10$	$31 \pm 7$	$23 \pm 9$	$29 \pm 9$
	$36 \pm 7$	$30 \pm 2$	$49 \pm 8$	$36 \pm 10$	$38 \pm 10$
Сильно ослабленные	$31 \pm 10$	$36 \pm 11$	$38 \pm 2$	$32 \pm 14$	$34 \pm 10$
	$20 \pm 5$	$31 \pm 19$	$24 \pm 9$	$32 \pm 18$	$26 \pm 13$
Усыхающие	$7 \pm 3$	$19 \pm 10$	$14 \pm 3$	$21 \pm 4$	$15 \pm 7$
	$2 \pm 1$	$5 \pm 3$	$3 \pm 1$	$8 \pm 2$	$5 \pm 3$
Сухие	$3 \pm 3$	$5 \pm 1$	$6 \pm 3$	$15 \pm 4$	$7 \pm 5$
	$3 \pm 6$	$2 \pm 1$	$3 \pm 3$	$9 \pm 7$	$4 \pm 5$
Индекс	$0.61 \pm 0.07$	$0.51 \pm 0.13$	$0.50 \pm 0.03$	$0.40 \pm 0.07$	$0.50 \pm 0.11$
	$0.72 \pm 0.02$	$0.66 \pm 0.14$	$0.64 \pm 0.05$	$0.53 \pm 0.10$	$0.64 \pm 0.10$

Примечание. <sup>1</sup>Над чертой – по числу особей; под чертой – по объему стволов.

доля существенно зависят от суммы площадей сечений соснового древостоя. Для первых наиболее высокую точность аппроксимации дает сигмоидная функция ( $r = -0.79$ ,  $p < 0.01$ ), для вторых – линейная ( $r = 0.75$ ,  $p < 0.01$ ). Обе функции объясняют примерно 60–65% дисперсии этих параметров. Изменение суммарного участия усыхающих и сухих деревьев в зависимости от суммы площадей сечений древостоя наиболее точно отражает сигмоидная кривая ( $r = -0.88$ ,  $p < 0.001$ ), объясняющая ~80% дисперсии указанного параметра. Индекс жизненного состояния сосновых древостоев характеризуется экспоненциальным снижением по мере увеличения их полноты ( $r = -0.76$ ,  $p < 0.01$ ). Экспоненциальная функция объясняет 57% дисперсии величины индекса.

Характер кривых свидетельствует, что более быстрое изменение долей участия здоровых и усыхающих особей происходит в первой половине изученного интервала полноты древостоя (6–15 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>): при увеличении полноты на 1 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup> доля первых снижается на 1.6%, доля вторых возрастает на 1.1%. В интервале полноты древостоя 15–29 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup> соответствующие величины составляют 0.8 и 0.5%, т.е. являются в 2 раза более низкими. Численная доля сухих особей равномерно возрастает на всем изученном интервале полноты (от 6.3 до 29 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>).

С долей лишайников в составе мохово-лишайникового яруса имеет функциональную связь только доля сухих особей. Наиболее высокую точность аппроксимации показывает линейная функция ( $r = -0.88$ ,  $p < 0.001$ ), которая объясняет 77% дисперсии доли сухих деревьев. Таким образом, по мере увеличения доли лишайников в напочвенном покрове (и, соответственно, уменьше-

ния доли зеленых мхов) происходит последовательное снижение доли сухих деревьев в сосновом средневозрастном древостое.

На основе дискриминантного анализа выявлены три достоверно различающихся типа виталитетных спектров. В качестве индикаторного параметра была выбрана величина индекса жизненного состояния древостоя, рассчитанная по числу особей.

В качестве предикторов были опробованы следующие группы переменных: 1) густота древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса; 2) сумма площадей сечений древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса; 3) густота древостоя и сумма площадей сечений древостоя; 4) густота древостоя, сумма площадей сечений древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса. Необходимо отметить, что сумма площадей сечений является параметром, достоверно скоррелированным как с густотой древостоя ( $r = 0.81$ ,  $P < 0.001$ ), так и с долей лишайников ( $r = 0.74$ ,  $P < 0.01$ ). В то же время густота древостоя и доля лишайников в покрове не являются скоррелированными параметрами. Учитывая это, а также то, что первая группа переменных показала высокую точность дискриминации типов виталитетных спектров (для 1-ой и 2-ой дискриминирующих функций величина  $\chi^2$  равна соответственно 25.628 и 6.735;  $P = 0.000$  и 0.009), она была выбрана в качестве основной. Более высоким уровнем значимости во всех случаях отличалась 1-ая дискриминирующая функция, в которой переменной с более высоким значением коэффициента является густота древостоя.

**Таблица 3.** Характеристики выделенных типов виталитетных спектров средневозрастных северотаежных сосновых древостоев (по результатам дискриминантного анализа)

Параметр	Тип спектра		
	1	2	3
По числу			
Категории состояния			
I + II, %	$\frac{57 \pm 8^1}{48-70}$	$\frac{41 \pm 6}{33-47}$	$\frac{15.5 \pm 0.7}{15-16}$
IV, %	$\frac{9 \pm 4}{5-16}$	$\frac{16 \pm 4}{11-21}$	$\frac{27 \pm 3}{25-30}$
$L_n$	$\frac{0.60 \pm 0.06}{0.53-0.69}$	$\frac{0.47 \pm 0.05}{0.40-0.52}$	$\frac{0.35 \pm 0.02}{0.34-0.37}$
Характеристики сообществ			
Густота, экз. га <sup>-1</sup>	$\frac{697 \pm 333}{293-1090}$	$\frac{1082 \pm 494}{493-1613}$	$\frac{2390 \pm 1004}{1680-3100}$
Доля лишайников, %	$\frac{97 \pm 2}{94-100}$	$\frac{41 \pm 26}{10-65}$	$\frac{58 \pm 51}{22-94}$
По объему			
Категории состояния			
I + II, %	$\frac{75 \pm 3}{72-79}$	$\frac{70 \pm 6}{61-76}$	$\frac{40 \pm 11}{31-53}$
IV, %	$\frac{2.4 \pm 0.9}{1-3}$	$\frac{4 \pm 2}{2-6}$	$\frac{9 \pm 0}{9}$
$L_v$	$\frac{0.73 \pm 0.03}{0.70-0.77}$	$\frac{0.64 \pm 0.04}{0.60-0.69}$	$\frac{0.48 \pm 0.03}{0.45-0.51}$
Характеристики сообществ			
Густота, экз. га <sup>-1</sup>	$\frac{697 \pm 333}{293-1090}$	$\frac{982 \pm 509}{493-1613}$	$\frac{2087 \pm 883}{1480-3100}$
Доля лишайников, % <sup>2</sup>	$\frac{97 \pm 2}{94-100}$	$\frac{49 \pm 23}{15-65}$	$\frac{42 \pm 46}{10-94}$

Примечание. Категории состояния: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, IV – усыхающие. Индекс жизненного состояния:  $L_n$  – по числу особей,  $L_v$  – по объему стволов.  $S$  – сумма площадей сечений древостоя.

<sup>1</sup> Среднее значение и стандартное отклонение.

Виталитетный спектр 1-го типа отличается наиболее высокой суммарной долей здоровых и умеренно ослабленных деревьев (50–70%), наиболее низкой долей усыхающих особей (<10%) и наиболее высоким значением индекса состояния – в среднем 0.60 (табл. 3).

Значения факторов-предикторов позволяют заключить, что спектры этого типа свойственны лишайниковым редколесьям и соснякам лишайниковым (густота древостоя от ~300 до 1000 экз. га<sup>-1</sup>,

доля лишайников в напочвенном покрове – более 94%).

Спектр 2-го типа имеет более низкую долю особей двух высших категорий состояния (~30–50%), повышенную (10–20%) долю усыхающих особей и, как результат, более низкий индекс состояния, находящийся в интервале от 0.40 до 0.50 (табл. 3). Древостои сосны, которым свойственна виталитетная структура 2-го типа, отличаются довольно широкими диапазонами густоты (500–

1600 экз. га<sup>-1</sup>) и доли лишайников в напочвенном покрове (10–65%). Эти цифры показывают, что 2-ой тип виталитетной структуры характерен, прежде всего, для лишайниково-зеленомошных и зеленомошных северотаежных сосновых лесов.

Для спектра 3-го типа характерно наиболее низкое суммарное участие здоровых и умеренно ослабленных деревьев (<20%) при относительно высокой доле усыхающих (до 25–30%) и наиболее низкое значение индекса состояния – в среднем 0.35. Такие спектры характерны для густых северотаежных сосновых древостоев (1700–3000 экз. га<sup>-1</sup>), независимо от типологической принадлежности. В исследованной выборке сообществ таким типом спектра обладают наиболее густой сосняк лишайниковый и наиболее густой сосняк зеленомошный.

*Виталитетные спектры,  
рассчитанные по объему стволов*

В изученных сосновых древостоях виталитетные спектры, рассчитанные по объему стволов, имеют некоторые отличия от спектров, рассчитанных по числу особей. Доля участия здоровых деревьев в общем объеме в разных сообществах варьирует от 3 до 51%, доля ослабленных – от 28 до 58%, сильно ослабленных – от 14 до 53%, усыхающих – от 1 до 9%, сухих – от 0.5 до 17% (рис. 1). Вариабельность объемных долей особей низших категорий состояния (сильно ослабленных, усыхающих, сухих) является более высокой, чем вариабельность их долей по числу, для особей высших категорий состояния – здоровых и умеренно ослабленных, характерна обратная закономерность.

В обобщенном виталитетном спектре по объему четко выражено преобладание умеренно ослабленных деревьев ( $38 \pm 10\%$ ), средняя доля здоровых ( $27 \pm 16\%$ ) примерно в 2 раза выше, чем их доля по числу (табл. 2). Объемная доля сильно ослабленных ( $26 \pm 13\%$ ), усыхающих ( $5 \pm 3\%$ ) и сухих ( $4 \pm 5\%$ ) особей, напротив, ниже, чем их численная доля. Индекс жизненного состояния изученных древостоев, рассчитанный по объему стволов ( $L_v$ ), в среднем составил  $0.64 \pm 0.10$  (0.53–0.72), т.е. был заметно более высоким, чем индекс по числу стволов.

Объемная доля здоровых и суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных деревьев имеет довольно тесную отрицательную экспоненциальную связь ( $r = -0.79$  и  $-0.83$ ,  $p < 0.01$  и  $0.001$ ;  $R^2 = 62$  и  $69\%$  соответственно) с густотой соснового древостоя. Доли участия в общем объеме сильно ослабленных и усыхающих особей положительно связаны с густотой древостоя. У первых связь наиболее точно аппроксимируется линейной функцией ( $r = 0.71$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 50\%$ ), у вторых – сигмоидной ( $r = -0.70$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 50\%$ ).

Объемная доля участия умеренно ослабленных и сухих деревьев достоверной функциональной связи с густотой древостоя не имеет. Изменение величины индекса жизненного состояния сосновых древостоев, рассчитанного по объему стволов, в зависимости от их густоты наиболее точно аппроксимируется отрицательной экспоненциальной функцией ( $r = -0.77$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 60\%$ ).

Таким образом, объемная доля здоровых и усыхающих деревьев, так же, как их численная доля, в изученном интервале густоты древостоя изменяется с разной скоростью. Более быстро – в первой половине интервала (от 290 до 1400 экз. га<sup>-1</sup>): при увеличении густоты на 100 экз. га<sup>-1</sup> доля здоровых особей снижается в среднем на 2.7%, доля усыхающих возрастает на 0.5%. Во второй половине интервала (густота от 1400 до 3100 экз. га<sup>-1</sup>) соответствующая величина у здоровых особей составляет 0.8%, у усыхающих – 0.06%. В то же время доля сильно ослабленных деревьев равномерно увеличивается во всем исследованном интервале густоты.

Аналогичные тенденции прослеживаются в отношении связи долей участия деревьев разных категорий состояния с суммой площадей сечений соснового древостоя. Доля здоровых особей в общем объеме стволов, а также суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных имеют отрицательную экспоненциальную связь с полнотой древостоя, однако менее тесную ( $r = -0.68$  и  $-0.61$ ,  $p < 0.05$ ;  $R^2 = 46$  и  $38\%$  соответственно), чем с его густотой. Доля участия усыхающих особей в общем объеме стволов характеризуется положительной связью с полнотой древостоя. Связь может быть с одинаковой степенью точности аппроксимирована линейной и экспоненциальной функциями ( $r = 0.72$ – $0.73$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 52$ – $53\%$ ). Изменение суммарной объемной доли усыхающих и сухих деревьев по мере увеличения полноты древостоя в большей степени соответствует экспоненциальной кривой ( $r = 0.70$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 50\%$ ). Индекс жизненного состояния древостоев, рассчитанный по объему стволов, демонстрирует экспоненциальное снижение по мере увеличения полноты ( $r = -0.72$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 52\%$ ).

Доля здоровых особей в общем объеме стволов имеет положительную линейную связь с долей лишайников в напочвенном покрове ( $r = 0.63$ ,  $p < 0.05$ ;  $R^2 = 28\%$ ). Изменение объемной доли усыхающих ( $r = 0.65$ ,  $p < 0.05$ ;  $R^2 = 42\%$ ) и сухих ( $r = 0.72$ ,  $p < 0.01$ ;  $R^2 = 52\%$ ) деревьев наиболее точно описывает уравнение гиперболы: быстрое начальное снижение сменяется значительно более медленным.

Дискриминантный анализ выявил три типа виталитетных спектров, в целом соответствующих типам, выделяемым по числу особей. Инди-

каторным признаком являлась величина индекса жизненного состояния, рассчитанная по объему. Предикторами служили так же, как в случае спектров, рассчитанных по числу особей, густота древостоя и доля лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса. Для 1-ой и 2-ой дискриминирующих функций величина  $\chi^2$  равна соответственно 12.403 и 4.252;  $P = 0.015$  и  $0.039$ . На основе величин коэффициентов дискриминации можно заключить, что оба предиктора примерно в равной мере дискриминировали 3 выделенные группы виталитетных спектров.

В виталитетных спектрах, рассчитанных по объему стволов, суммарная доля здоровых и умеренно ослабленных деревьев оказалась в 1.5–2.5 выше, а усыхающих – в 3–4 раза ниже, чем в спектрах по числу особей (табл. 3). Это повлекло за собой соответствующее увеличение индекса жизненного состояния.

Результаты выполненного исследования показали, что в древостоях средневозрастных северотаежных сосновых лесов по числу преобладают умеренно и сильно ослабленные деревья, а основными виталитетными категориями деревьев, формирующими общий объем стволов, являются умеренно ослабленные и здоровые. Это согласуется со сделанными нами ранее выводами (Горшков и др., 2013; Ставрова и др., 2016) о характере виталитетной структуры древостоев лишайниковых северотаежных сосновых лесов, имеющих возраст от 80 до 380 лет.

В связи с этим следует упомянуть о высказанном еще в 60-х гг. прошлого века положении о том, что оптимальным путем развития особей древесных растений является развитие не на высоком, а на среднем уровне жизненности (Левин, 1966). Такие особи, развивающиеся в условиях “умеренного фитоценологического пресса”, способны пройти полный жизненный цикл, активно мобилизуя свой биологический потенциал и проявляя наибольшую жизнестойкость в условиях конкуренции. Согласно результатам специальных исследований, деревья 2–3 классов Крафта характеризуются наиболее эффективным использованием площади питания для ростовых процессов (Нагимов, 2000, цит. по Рогозин, 2019). Именно такие деревья в итоге должны формировать основу господствующего компонента ценопопуляций древесных растений. Данные целого ряда исследований, выполненных на примере разных лесобразующих видов – ели сибирской (*Picea obovate*) (Алексеев, Ярмишко, 1990; Ставрова и др., 2010), пихты сибирской (*Abies sibirica*) (Махатков, 1991), пихты кавказской (*Abies caucasica*) (Бебия, 2000), сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) (Демидко, 2011; Кривец и др., 2014), сосны обыкновенной (Шорохова, 2013), подтверждают этот вывод.

В то же время в некоторых работах указывается на преобладание в северо- и среднетаежных лесах разного возраста по числу и объему здоровых деревьев (Ярмишко, 1997; Торлопова, Ильчуков, 2007; Ярмишко, Игнатъева, 2019). Можно предположить, что имеющиеся расхождения обусловлены тем, что указанные исследования имели целью изучение влияния промышленного загрязнения на состояние сосновых древостоев и в соответствии с этим в них использовались несколько иные подходы к оценке жизненного состояния деревьев на незагрязненных территориях.

Для обоснования закономерности выявленного типа виталитетной структуры средневозрастных сосновых лесов логично обратиться к данным о возрастной динамике виталитетной структуры древостоев в процессе послепожарного восстановления северотаежных сосновых и елово-сосновых лесов Кольского полуострова. В молодых древостоях, сформировавшихся через 30–40 лет после пожара, абсолютно доминируют здоровые деревья (80–90%), через 50–60 лет их доля снижается до 50%, а доля умеренно ослабленных возрастает до 30% (Ярмишко и др., 2005). К 80-летнему возрасту виталитетное разнообразие особей сосны реализуется в полной мере: в его составе присутствуют деревья пяти разных категорий состояния, при этом доля участия здоровых особей не превышает в среднем 20%, а преобладающими по числу (60–70%) являются умеренно и сильно ослабленные (Горшков и др., 2013; Ставрова и др., 2016). Наличие выраженной тенденции повышения виталитетного разнообразия в возрастном ряду древостоев показано, в частности, на примере коренных северо- и среднетаежных сосняков в Республике Коми (Торлопова, Ильчуков, 2007), древостоев из пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii*) на территории Северной Америки (Binkley, 2004), сосны кедровой сибирской в кедровниках Горного Алтая (Демидко, 2006, 2011). При этом авторы сообщают о 2–3-кратном снижении объемной доли здоровых деревьев и 3–4-кратном увеличении суммарной доли ослабленных и сильно ослабленных с увеличением возраста древостоев.

Дифференциацию особей по скорости роста и биомассе, уровню конкурентоспособности и жизненности (степени доминирования) в процессе развития древостоя обычно связывают, с одной стороны, с возрастным изменением активности метаболизма и снижением устойчивости особей к вредителям и болезням, с другой (и наиболее часто) – с внутри- и межпопуляционным конкурентным взаимодействием (Nilsson, Gemmel, 1993; Касаткин и др., 2012; Das, 2012; Усольцев, 2013; Санников, Санникова, 2014). Кроме того, среди возможных причин иногда указывается неоднородность условий микроместообитаний в

пределах сообществ и генетические особенности особей (Демаков и др., 2013).

В экспериментальном исследовании, выполненном С.Н. Санниковым с соавторами (Санников и др., 2012), установлено, что корневая и световая конкуренция объясняют от 50 до 75% варьирования ростовых параметров молодого поколения хвойных, причем главную роль в дифференциации особей играет корневая конкуренция. В работе D. Coomes и R. Allen (2007) было показано, что конкуренция за питательные вещества влияет на деревья всех размеров, тогда как конкуренция за свет оказывает существенное влияние в основном на малоразмерные, наиболее угнетенные деревья.

Согласно имеющимся данным (Санникова, 1992; Санникова, Локосова, 2001), в одном и том же сообществе корненасыщенность верхних горизонтов почв является в 2–4 раза более низкой на редкостойных участках по сравнению с участками, отличающимися более высокой плотностью древостоя. Это свидетельствует о том, что такой параметр, как плотность древостоя, косвенно может отражать степень напряженности корневой конкуренции между особями древесных растений. Локальная плотность древостоя, выражаемая через расстояние между потенциально конкурирующими растениями, а также площадь питания часто используются при моделировании конкурентных отношений особей древесных растений, процессов роста и формирования структуры древостоев (Ястребов, Познанская, 1993; Mäkinen, 1997; Касаткин и др., 2012; Грабарник, Секретенко, 2015).

В сосновых лесах района исследований смыкание и перекрытие корневых систем деревьев наблюдаются уже в 25–30-летнем возрасте (Ярмишко, Цветков, 1987; Ярмишко, 1997), несмотря на разреженность северотаежных древостоев. Можно предполагать, что эти процессы ведут к последовательному увеличению напряженности корневой конкуренции, что не может с течением времени не отразиться на скорости роста и жизненном состоянии особей в составе древостоев. Результаты выполненного нами исследования показали, что в средневозрастных северотаежных сосновых лесах плотность древостоя является значимым фактором виталитетной дифференциации особей в его составе. Роль суммы площадей сечений древостоя в формировании виталитетной структуры изученных древостоев является, хотя и достоверной, но более слабой. С плотностью древостоя связано 65–70% дисперсии суммарной доли участия здоровых и умеренно ослабленных деревьев как по числу, так и по объему, в то время как с полнотой — 40–45%. Аналогичную закономерность демонстрирует и величина индекса жизненного состояния древостоев (соответственно 60–70% и 52–57%).

Проведенный анализ показал, что на исследованных градиентах плотности (290–3100 экз. га<sup>-1</sup>) и суммы площадей сечений (6.3–29.0 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>) сосновых средневозрастных древостоев доля участия деревьев разных категорий состояния, как правило, изменяется нелинейно как по числу, так и по объему. Более быстрое изменение долей участия здоровых и усыхающих деревьев (соответственно снижение и увеличение) происходит в первой половине исследованных интервалов плотности и полноты. Гораздо реже отмечается равномерное изменение доли участия особей определенной категории состояния.

Проведенный анализ показал, что типологические различия сообществ (определяемые по доле лишайников в общем покрытии мохово-лишайникового яруса) оказывают значимое влияние на виталитетную дифференциацию особей лесообразующих видов. В районе исследований разреженные сосновые сообщества лишайникового типа (особенно лишайниковые сосновые редколесья) по сравнению с сосняками зеленомошными отличаются более высоким уровнем жизненного состояния древостоев. Роль условий местообитания и типа леса подтверждается данными анализа виталитетной структуры северо- и среднетаежных сосновых древостоев в сообществах лишайниковой, зеленомошной и сфагновой группы типов на востоке Европейской России (Торлопова, Ильчуков, 2007). Согласно данным исследований, проведенных на территории Западной Сибири (Кривец и др., 2008, 2014), в разнотравных и крупнопоротниковых кедровых сообществах дренированных автоморфных местообитаний уровень жизненного состояния древостоев кедра сибирского является более высоким (по объему доминируют здоровые и ослабленные деревья), чем в полугидроморфных условиях, где основной объем формируют ослабленные и сильно ослабленные особи.

Вместе с тем, результаты выполненного исследования показали, что в средневозрастных северотаежных сосновых лесах тип виталитетного спектра сосны не связан строго с определенным типом леса и определенной плотностью древостоя, хотя эти параметры играют очень важную роль. По-видимому, характер виталитетной структуры зависит от большого комплекса факторов, среди которых, в частности, не только конкуренция, но и экспериментально обоснованное “партнерство” соседних деревьев в древостоях, не только общая плотность древостоя, но и особенности пространственного распределения особей (Рогозин, 2019).

## ВЫВОДЫ

1. В древостоях средневозрастных северотаежных сосновых лесов, независимо от их типологи-

ческой принадлежности, преобладающими по числу категориями являются умеренно и сильно ослабленные деревья (суммарная доля – от 55 до 70%), по объему стволов – умеренно ослабленные и здоровые (суммарная доля – 50–75%).

2. Изменение участия особей разных категорий состояния в древесном ярусе сосновых лесов по градиентам густоты (290–3100 экз. га<sup>-1</sup>) и суммы площадей сечений (6.3–29.0 м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>) древостоя имеет нелинейный характер: снижение доли здоровых и ослабленных деревьев и увеличение доли усыхающих и сухих в первой половине изученных интервалов является в 2–3 раза более быстрым, чем во второй половине.

3. Наиболее важным фактором, определяющим характер виталитетной структуры средневозрастных северотаежных сосновых древостоев, является его густота, с которой связано 60–70% варьирования величины индекса жизненного состояния.

4. Значимый вклад в формирование виталитетной дифференциации деревьев вносят сумма площадей сечений древостоя (50–60% варьирования индекса жизненного состояния) и тип леса.

5. Через 85–90 лет после пожара основные параметры виталитетной структуры северотаежных древостоев сосны уже близки к эталонным параметрам, характерным для малонарушенных и ненарушенных северотаежных лесов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Алексеев В.А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. 1990. Л., Наука. С. 38–53.
- Алексеев В.А., Ярмишко В.Т. Влияние атмосферного загрязнения с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северотаежных древостоев // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 105–115.
- Алексеев А.С. Анализ экологической структуры популяции *Picea abies* (Pinaceae) в условиях атмосферного загрязнения // Ботанический журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1277–1284.
- Бебия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н., Тумакова Е.А. Типы размерной и виталитетной структуры ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях северной тайги (Кольский п-ов) // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. № 4. С. 512–531.
- Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н., Лянгузов А.Ю. Радиальный прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в северотаежных лишайниковых сосновых лесах и редколесьях // Известия РАН. Серия биологическая. 2021. № 2. С. 200–210.
- Грбарник П.Я., Секретенко О.П. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 32–44.
- Демаков Ю.П., Исаев А.В., Нехаев И.Н. Характер освоения деревьями жизненного пространства в пойменных биогеоценозах // Научные труды государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. 2013. Вып. 6. С. 163–184.
- Демидко Д.А. Виталитетная структура ненарушенных древостоев кедрового сибирского в субальпийском подполюсе и на верхней границе леса в горном Алтае // Экология. 2006. № 5. С. 394–397.
- Демидко Д.А. Состояние кедровых древостоев Северо-Восточного Алтая и методы его оценки // Лесоведение. 2011. № 1. С. 19–27.
- Касаткин А.С., Бойко А.А., Колтунова А.И., Гаврилин Д.С. Радиальный прирост сосны обыкновенной в условиях конкуренции // Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 2012. № 2(34). С. 50–54.
- Катютин П.Н., Горшков В.В. Жизненное состояние, скорость роста и надземная фитомасса *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в средневозрастных северотаежных лесах // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56. № 2. С. 99–111.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Виталитетная структура древостоев кедрового сибирского *Pinus sibirica* Du Roi на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 225–231.
- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Чернова Н.А., Пац Е.Н., Керчев И.А. Комплексная характеристика биологического разнообразия кедровых лесов на южном пределе их распространения в Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2(26). С. 130–150.
- Левин Г.Г. Возрастные изменения у растений (анализ некоторых понятий и представлений) // Ботанический журн. 1966. Т. 51. № 12. С. 1774–1795.
- Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюллетень МОИП. 1991. Т. 96. № 4. С. 79–88.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Михайлова Т.А., Калугина О.В., Шергина О.В. Динамика состояния сосновых лесов Предбайкалья в условиях воздействия антропогенных факторов // Сибирский лесной журн. 2017. № 1. С. 44–55.
- Никонов В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л.: Наука, 1987. 142 с.
- Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. 2020 // Интернет-портал актуальных нормативно-правовых документов. <https://docs.cntd.ru/document/573053313>
- Рогозин М.В. Структура древостоев: конкуренция или партнерство? [Электронный ресурс]. Пермь: Пермский национальный исследовательский университет, 2019. 223 с. <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/mono/rogozin-struktura-drevostoev.pdf>
- Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценозосистема // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 25–34.

- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 281 с.
- Санникова Н.С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. 65 с.
- Санникова Н.С., Локосова Е.И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 73–94.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Picea obovata* и *Betula pubescens* в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Ботанический журн. 2010. Т. 95. № 11. С. 1550–1565.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Формирование структуры ценопопуляций лесобразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов // Труды Карельского НЦ РАН. Серия “Биогеография”. 2016. Т. 3. С. 10–28.
- Торлопова Н.В., Ильчуков С.В. Сосновые леса европейского Северо-Востока: структура, состояние, флористический комплекс. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 191 с.
- Усолицев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛУТУ, 2013. 556 с.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес. Архангельск: Изд-во Северного (Арктического) федерального университета, 2012. 312 с.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.
- Черненко Т.В. Различные аспекты дендроиндикации техногенного загрязнения // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. М.: Наука, 1993. С. 211–234.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 2004. 342 с.
- Шорохова Е.А. Взаимосвязь структурных показателей ценопопуляций сосны *Pinus sylvestris* L. в коренных северотаежных сосняках Карелии // Труды Карельского НЦ РАН. Серия Биогеография. 2013. № 6. С. 159–166.
- Ярмишко В.Т. Состояние сосновых древостоев // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. 1990. Л.: БИН РАН. С. 104–109.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ ХИМИИ СПбГУ, 1997. 210 с.
- Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2003. Т. 39. № 4. С. 1–19.
- Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И., Катютин П.Н. Многолетняя динамика виталитетной структуры древесного яруса хвойных лесов при разном уровне промышленного загрязнения на Кольском полуострове // Проблемы экологии растительных сообществ. СПб.: ВВМ, 2005. С. 58–70.
- Ярмишко В.Т. Динамика древесного яруса сосновых (*Pinus sylvestris* L.) лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ, 2009. С. 58–87.
- Ярмишко В.Т., Игнатъева О.В. Многолетний импактный мониторинг состояния сосновых лесов в центральной части Кольского полуострова // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 6. С. 658–668.
- Ярмишко В.Т., Цветков В.Ф. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова // Ботанический журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 496–505.
- Ястребов А.Б., Познанская А.А. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии // Ботанический журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 123–133.
- Augustaitis A., Šopauskiene D., Baužienė I. Direct and indirect effects of regional air pollution on the crown defoliation // Baltic Forestry. 2010. V. 16. P. 23–34.
- Binkley D.A. hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development // Forest Ecology and Management. 2004. № 190. P. 265–271.
- Choi Y., Chung H.I., Lim Ch-H., Lee J-H., Choi W.I., Jeon S.W. Multi-Model Approaches to the Spatialization of Tree Vitality Surveys: Constructing a National Tree Vitality Map // Forests. 2021. № 12. P. 1009–1025. <https://doi.org/10.3390/f12081009>
- Coomes D.A., Allen R.B. Effects of size, competition and altitude on tree growth // Journal of Ecology. 2007. V. 95. P. 1084–1097
- Das A. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests // Canadian Journal of Forest Research. 2012. V. 42. № 11. P. 1983–1995.
- Dittmar C., Elling W. Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria) // Dendrochronologia. 2007. V. 25. № 1. P. 37–56.
- Dobbertin M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review // European Journal of Forest Research. 2005. V. 124. № 4. P. 319–333. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>
- Eichhorn J., Roskams P. Assessment of Tree Condition // Forest Monitoring Methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia. Development in Environment Science. 2013. V. 12. P. 139–167. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098222-9.00008-X>
- Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M. Chlorophyll fluorescence of the trunk rather than leaves indicates visual vitality in *Eucalyptus saligna* // Trees – Structure and Function. 2012. V. 26. № 5. P. 1565–1576. <https://doi.org/10.1080/03071375.2013.783746>
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Plant Growth and Vitality // Impacts of Point Polluters on Terrestrial Biota. Environmental Pollution. V. 15. Dordrecht: Springer, 2009. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1_4)
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N., Bakkal I. Impact of Heavy Metals on Forest Ecosystems of the European North of Russia // Heavy Metals. 2018. <https://doi.org/10.5772/intechopen.73323>

Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests // UNECE, ICP Forest Programme Coordinating Centers. Hamburg, 2010. <http://www.icp-forest.org/Manual.htm>

Martínez-Trinidad T., Watson W.T., Arnold M.A., Lombardini L., Appel D.N. Comparing various techniques to measure tree vitality of live oaks // *Urban Forestry & Urban Greening*. 2010. V. 9. № 3. P. 199–203.

Mäkinen H. Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families // *Silva Fennica*. 1997. V. 31. № 1. P. 43–52.

Nilsson U., Gemmel P. Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1993. V. 8. P. 213–222.

Oliver C.D., Larson B.C. *Forest Stand Dynamics*. N.Y.: John Wiley & Sons, 1996. 543 p.

Roloff A. Crown Structure and Tree Vitality // Longhurst J.W.S. (eds) *Acid Deposition*. Springer, Berlin, Heidelberg., 1991. P. 193–213.

[https://doi.org/10.1007/978-3-642-76473-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-642-76473-8_13)

Rötzer T., Grote R., Pretzsch H. Effects of environmental changes on the vitality of forest stands // *Eur. J. Forest Research*. 2005. V. 124. P. 349–362. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0086-2>

Solberg S. Crown condition and growth relationships within stands of *Picea abies* // *Scandinavian J. Forest Research*. 1999. V. 14. № 4. P. 320–327.

<https://doi.org/10.1080/02827580050160510>

Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Bakkal I.J. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession // *Forests*. 2020. V. 11. № 5. P. 558.

<https://doi.org/10.3390/f11050558>

Torelli N., Shortle W.C., Cufar K., Ferlin F., Smith K.T. Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia // *Forest Pathology*. 1999. V. 29. № 3. P. 189–197.

Tveite B. Air Pollution and Forest Damage in Norway. In: Hutchinson T.C., Meema K.M. *Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems*. NATO ASI Series (Series G: Ecological Sciences). 1987. V. 16. Springer, Berlin, Heidelberg.

[https://doi.org/10.1007/978-3-642-70874-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-70874-9_4)

## Vitality Structure of the Middle-Aged Northern Taiga Pine Forest Stands

N. I. Stavrova<sup>1, \*</sup>, V. V. Gorshkov<sup>1, 2</sup>, and P. N. Katjutin<sup>1, 3</sup>

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute of the RAS, Professor Popov, st. 2, Saint-Petersburg, 197376 Russia

<sup>2</sup>Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln., 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

<sup>3</sup>Saint Petersburg State University, Universitetskaya emb., 7–9, Saint Petersburg, 199034 Russia

\*E-mail: NStavrova@binran.ru

On the example of the northern taiga pine (*Pinus sylvestris* L.) forests of the western Kola peninsula (67°30'–68°10' N, 33°57'–34°21' W) the vitality structure of the middle-aged forest stands was studied in the communities within the lichen, lichen-green moss and green moss groups of forest types (12 permanent sample plots). It has been established that the studied forest stands are characterized by a numerical predominance of moderately and severely weakened trees (total share of 55–70%), and of moderately weakened and healthy trees in terms of trunk volume (total share of 50–75%). The significant factors found to contribute into the formation of the middle-aged pine forest stands' vitality structure are their density, the sum of the basal areas and the forest type. The density of the forest stand is the main contributor to the nature of the trees' vitality differentiation. Three main types of pine vitality spectra were identified, differing in the value of the stand vitality index.

*Keywords:* Scots pine, forest stand, vitality structure, northern taiga, Kola peninsula.

### REFERENCES

Alekseev A.S., Analiz ekologicheskoi struktury populyatsii *Picea abies* (Pinaceae) v usloviyakh atmosfornogo zagryazneniya (Analysis of ecological structure of the *Picea abies* (Pinaceae) population growing under atmospheric pollution), *Botanicheskii zhurnal*, 1990, Vol. 75, No. 9, pp. 1277–1284.

Alekseev V.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.

Alekseev V.A., Nekotorye voprosy diagnostiki i klassifikatsii povrezhdennykh zagryazneniem lesnykh ekosistem (Issues of detection and classification of foest ecosystems disturbed by pollution), In: *Lesnye ekosistemy i atmosfornoe zagryazne-*

*nie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, pp. 38–53.

Alekseev V.A., Yarmishko V.T., Vliyanie atmosfornogo zagryazneniya dvuokis'yu sery s primes'yu tyazhelykh metall-ov na stroenie i produktivnost' severo-taizhnykh drevostoev (Influence of atmospheric pollution with sulfur dioxide with an admixture of heavy metals on the structure and productivity of northern taiga forest stands), In: *Lesnye ekosistemy i atmosfornoe zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, pp. 105–115.

Augustaitis A., Šopauskiene D., Bauziene I., Direct and indirect effects of regional air pollution on the crown defoliation, *Baltic Forestry*, 2010, Vol. 16, pp. 23–34.

Bebiya S.M., Differentsiatsiya derev'ev v lesu, ikh klassifikatsiya i opredelenie zhiznennogo sostoyaniya drevostoev

- (Differentiation of trees in the forest, their classification and determination of the vital state of forest stands), *Lesovedenie*, 2000, No. 4, pp. 35–43.
- Binkley D.A., Hypothesis about the interaction of tree dominance and stand production through stand development, *Forest Ecology and Management*, 2004, No. 190, pp. 265–271.
- Chernen'kova T.V., Razlichnye aspekty dendroindikatsii tekhnogenogo zagryazneniya (Various aspects of dendroindication of technogenic pollution), In: *Okhrana lesnykh ekosistem i ratsional'noe ispol'zovanie lesnykh resursov* (Protection of forest ecosystems and rational use of forest resources), Moscow: Nauka, 1993, pp. 211–234.
- Chernen'kova T.V., *Reaktsiya lesnoi rastitel'nosti na promyshlennoe zagryaznenie* (Response of forest vegetation to industrial pollution), Moscow: Nauka, 2002, 191 p.
- Choi Y., Chung H.I., Lim Ch-H., Lee J-H., Choi W.I., Jeon S.W., Multi-Model Approaches to the Spatialization of Tree Vitality Surveys: Constructing a National Tree Vitality Map, *Forests*, 2021, No. 12, pp. 1009–1025. <https://doi.org/10.3390/f12081009>
- Coomes D.A., Allen R.B., Effects of size, competition and altitude on tree growth, *Journal of Ecology*, 2007, Vol. 95, pp. 1084–1097
- Das A., The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests, *Canadian J. Forest Research*, 2012, Vol. 42, No. 11, pp. 1983–1995.
- Demakov Y.P., Isaev A.V., Nekhaev I.N., Kharakter osvoeniya derev'yami zhiznennogo prostranstva v poimennykh biogeotsenozakh (The character of life area development by trees in bottomland biogeocenosis), In: *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"* (Scientific papers of the State Nature Reserve "Bol'shaya Kokshaga"), Yoshkar-Ola: Izd-vo PGTU, 2013, Vol. 6, pp. 163–184.
- Demidko D.A., Sostoyanie kedrovyykh drevostoev Severo-Vostochnogo Altaya i metody ego otsenki (The state of Siberian pine forests in Northeastern Altai and methods for its assessment), *Lesovedenie*, 2011, No. 1, pp. 19–27.
- Demidko D.A., Vitality structure of undisturbed siberian stone pine stands in the subalpine belt and at the timberline in the Mountain Altai, *Russian J. Ecology*, 2006, Vol. 37, No. 5, pp. 359–362.
- Dittmar C., Elling W., Dendroecological investigation of the vitality of Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed mountain forests of the Northern Alps (South Bavaria), *Dendrochronologia*, 2007, Vol. 25, No. 1, pp. 37–56.
- Dobbertin M., Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review, *European J. Forest Research*, 2005, Vol. 124, No. 4, pp. 319–333. <http://dx.doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3>
- Eichhorn J., Roskams P., Assessment of Tree Condition, In: *Forest Monitoring Methods for terrestrial investigations in Europe with an overview of North America and Asia*, Development in Environment Science, 2013, Vol. 12, pp. 139–167. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-098222-9.00008-X>
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katjutin P.N., Lyanguzov A.Y., Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in lichen pine forests and woodlands of the northern taiga, *Biology Bulletin*, 2021, Vol. 48, No. 2, pp. 214–223.
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katyutin P.N., Tumakova E.A., Tipy razmernoi i vitalitetnoi struktury tsenopopulyatsii *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v usloviyakh severnoi taigi (Kol'skii p-ov) (Types of size and vitality structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in northern taiga (Kola Peninsula)), *Rastitel'nye resursy*, 2013, Vol. 49, No. 4, pp. 512–531.
- Grabarnik P.Y., Sekretenko O.P., Analiz gorizontol'noi struktury drevostoev metodami sluchainykh tochechnykh polei (Analysis of tree stand horizontal structure using random point field methods), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 32–44.
- Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M., Chlorophyll fluorescence of the trunk rather than leaves indicates visual vitality in *Eucalyptus saligna*, *Trees – Structure and Function*, 2012, Vol. 26, No. 5, pp. 1565–1576. <http://dx.doi.org/10.1080/03071375.2013.783746>
- Kasatkin A.S., Boiko A.A., Koltunova A.I., Gavrilin D.S., Radial'nyi prirost sosny obyknovЕННОI v usloviyakh konkurentzii (Radial increment of Scotch pine under the conditions of competition), *Izvestiya Orenburgskogo gos. agrarnogo universiteta*, 2012, No. 2(34), pp. 50–54.
- Katyutin P.N., Gorshkov V.V., Zhiznennoe sostoyanie, skorost' rosta i nadzemnaya fitomassa *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v srednevozrastnykh severotaezhnykh lesakh (Vitality, growth speed and aboveground biomass of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in Middle-aged North taiga forests), *Rastitel'nye resursy*, 2020, Vol. 56, No. 2, pp. 99–111.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E., Plant Growth and Vitality, In: *Impacts of Point Polluters on Terrestrial Biota*, Environmental Pollution, Vol. 15, Dordrecht: Springer, 2009. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2467-1_4)
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Chernova N.A., Pats E.N., Kerchev I.A., Kompleksnaya kharakteristika biologicheskogo raznoobraziya kedrovyykh lesov na yuzhnom predele ikh rasprostraneniya v Zapadnoi Sibiri (A complex description of Siberian stone pine forests biodiversity at the southern border of their outreach in West Siberia (Russia)), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2014, No. 2(26), pp. 130–150.
- Krivets S.A., Bisirova E.M., Demidko D.A., Vitalitetnaya struktura drevostoev kedra sibirskogo *Pinus sibirica* Du Tour na yugo-vostoke Zapadnoi Sibiri (Vitality structure of Siberian stone pine stands in the southeast of Western Siberia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Prilozhenie № 7, ser. Biologicheskie nauki (biologiya, pochvovedenie, lesovedenie)*, 2008, No. 313, pp. 225–231.
- Levin G.G., Vozrastnye izmeneniya u rastenii (analiz nekotorykh ponyatii i predstavlenii) (Age changes in plants), *Botanicheskii zhurnal*, 1966, Vol. 51, No. 12, pp. 1774–1795.
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N. and Bakal I., Impact of Heavy Metals on Forest Ecosystems of the European North of Russia, *Heavy Metals*, 2018. <https://doi.org/10.5772/intechopen.73323>
- Makhatkov I.D., Polivariantnost' ontogeneza pikhty sibirskoi (Ontogenic multiplicity of Siberian fir), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 1991, Vol. 96, No. 6, pp. 79–88.
- Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*, UNECE, ICP Forest Programme Coordinating Centers, Hamburg, 2010, available at: <http://www.icp-forest.org/Manual.htm>
- Martínez-Trinidad T., Watson W.T., Arnold M.A., Lombardini L., Appel D.N., Comparing various techniques to

- measure tree vitality of live oaks, *Urban Forestry & Urban Greening*, 2010, Vol. 9, No. 3, pp. 199–203.
- Mäkinen H., Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families, *Silva Fennica*, 1997, Vol. 31, No. 1, pp. 43–52.
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Mikhailova T.A., Kalugina O.V., Shergina O.V., Dinamika sostoyaniya osnovnykh lesov Predbaikal'ya v usloviyakh vozdeistviya antropogennykh faktorov (The dynamics of pine forests in Prebaikalia under anthropogenic impact), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 1, pp. 44–55.
- Nikonov V.V., *Pochvoobrazovanie na severnom predele osnovnykh biogeotsenozov* (Soil development on the northern limit of pine biogeocoenoses), Leningrad: Nauka, 1987, 141 p.
- Nilsson U., Gemmel P., Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition, *Scandinavian J. Forest Research*, 1993, Vol. 8, pp. 213–222.
- Oliver C.D., Larson B.C., *Forest Stand Dynamics*, N.Y.: John Wiley & Sons, 1996, 543 p.
- Pereverzev V.N., *Lesnye pochvy Kol'skogo poluostrova* (Forest soils of Kola Peninsula), Moscow: Nauka, 2004, 232 p.
- Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh. 2020* (Rules of sanitary safety in forests), available at: <https://docs.cntd.ru/document/573053313>
- Rogozin M.V., *Struktura drevostoev: konkurenciya ili partnerstvo?* (The structure of the forest: competition or partnership?), Perm: PGNIU, 2019, 223 p., available at: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/mono/rogozin-struktura-drevostoev.pdf>
- Roloff A., Crown Structure and Tree Vitality, In: *Acid Deposition*, Springer, Berlin, Heidelberg, 1991, pp. 193–213. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-76473-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-642-76473-8_13)
- Rötzer T., Grote R., Pretsch H., Effects of environmental changes on the vitality of forest stands, *Eur. J. Forest Research*, 2005, Vol. 124, pp. 349–362. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0086-2>
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Les kak podzemno-somknutaya dendrotsenoekosistema (Forest as Underground-Closed Dendrocenocoecosystem), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 1, pp. 25–34.
- 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.
- Sannikova N.S., Lokosova E.I., Mikroekosistemnyi analiz strukturno-funktional'nykh svyazei v lesnykh biogeotsenozakh (Microecosystem analysis of structural and functional relationships in forest biogeocoenoses), In: *Geneticheskie i ekologicheskie issledovaniya v lesnykh ekosistemakh* (Genetic and ecological studies in forest ecosystems), Ekaterinburg: UrO RAN, 2001, pp. 73–94.
- Sannikova N.S., *Mikroekosistemnyi analiz tsenopopulyatsii drevesnykh rastenii* (Microecosystem analysis of coenopopulations of woody plants), Ekaterinburg: UrO RAN, 1992, 65 p.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikomena, 2004, 342 p.
- Shorokhova E.A., Vzaimosvyaz' strukturnykh pokazatelei tsenopopulyatsii sosny *Pinus sylvestris* L. v korennykh severotaezhnykh sosnyakakh Karelii (Relationship between characteristics of Scots pine *Pinus sylvestris* L. population structure in northern boreal Scots pine stands in Karelia), *Trudy Karel'skogo NTs RAN. Seriya Biogeografiya*, 2013, No. 6, pp. 159–166.
- Solberg S., Crown condition and growth relationships within stands of *Picea abies*, *Scandinavian J. Forest Research*, 1999, Vol. 14, No. 4, pp. 320–327. <http://dx.doi.org/10.1080/02827580050160510>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Dinamika vitalitetnoi struktury tsenopopulyatsii *Picea obovata* i *Betula pubescens* v protsesse poslepozharnykh suksessii severotaezhnykh elovykh lesov (Dynamics of vitality structure of *Picea obovata* and *Betula pubescens* coenopopulations during postfire succession in northern taiga spruce forest), *Botanicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 95, No. 11, pp. 1550–1565.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Formirovanie struktury tsenopopulyatsii lesoobrazuyushchikh vidov v protsesse poslepozharnogo vosstanovleniya severotaezhnykh lesov (Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, Vol. 3, pp. 10328.
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Bakkal I.I., The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession, *Forests*, 2020, Vol. 11, No. 5, p. 558. <https://doi.org/10.3390/f11050558>
- Torelli N., Shortle W.C., Cufar K., Ferlin F., Smith K.T., Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia, *Forest Pathology*, 1999, Vol. 29, No. 3, pp. 189–197.
- Torlopova N.V., Il'chukov S.V., *Sosnovye lesa evropeiskogo Severo-Vostoka: struktura, sostoyanie, floristicheskii kompleks* (Pine forests in Northeastern Europe: structure, health, and floristic complex), Ekaterinburg: Izd-vo IB Komi NTs UrO RAN, 2007, 191 p.
- Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V., *Promyshlennoe zagryaznenie okruzhayushchei sredy i les* (Industrial pollution of environment and forest), Arkhangelsk: Izd-vo SAFU, 2012, 315 p.
- Tveite B., Air Pollution and Forest Damage in Norway. In: *Effects of Atmospheric Pollutants on Forests, Wetlands and Agricultural Ecosystems*, NATO ASI Series (Series G: Ecological Sciences), 1987, Vol. 16, Berlin, Heidelberg: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-70874-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-70874-9_4)
- Usol'tsev V.A., *Produksionnye pokazateli i konkurentnye ot-nosheniya derev'ev. Issledovanie zavisimosti* (Production and competitive relations of trees: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 553 p.
- Yarmishko V.T., Dinamika drevesnogo yarusa osnovnykh (*Pinus sylvestris* L.) lesov (Tree layer dynamics in pine (*Pinus sylvestris* L.) forests), In: *Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-Zapada Rossii* (Dynamics of forest communities in North-western Russia), Saint Petersburg: VVM, 2009, pp. 58–87.
- Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Katyutin P.N., Mnogoletnyaya dinamika vitalitetnoi struktury drevesnogo yarusa khvoinykh lesov pri raznom urovne promyshlennogo zagryazneniya na Kol'skom poluostrove (Long-term dynamics of the vitality structure of the tree layer of coniferous

forests at different levels of industrial pollution on the Kola Peninsula), In: *Problemy ekologii rastitel'nykh soobshchestv* (Issues of ecology of plant communities), Saint Petersburg: VVM, 2005, pp. 58–70.

Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Vitalitetnaya struktura *Pinus sylvestris* L. v lesnykh soobshchestvakh s raznoi stepen'yu i tipom antropogennoi narushennosti (Kol'skii poluostrov) (*Pinus sylvestris* L. vital state structure in the tree layer of pine forest with different degree and type of anthropogenic disturbance (Kola peninsula)), *Rastitel'nye resursy*, 2003, Vol. 39, No. 4, pp. 1–19.

Yarmishko V.T., Ignateva O.V., Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula, *Biology Bulletin*, 2019, Vol. 46, No. 6, pp. 636–645.

Yarmishko V.T., *Sosna obyknovennaya i atmosfernoie zagryaznenie na Evropeiskom Severe* (The Scots pine and the atmospheric contamination in North Europe), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SpbGU, 1997, 210 p.

Yarmishko V.T., Sostoyanie sosnovykh drevostoev (The state of pine stands), In: *Vliyanie promyshlennogo atmosfernogo zagryazneniya na sosnovye lesa Kol'skogo poluostrova* (Influence of industrial atmospheric pollution on pine forests of the Kola Peninsula), Leningrad: BIN RAN, 1990, pp. 104–109.

Yarmishko V.T., Tsvetkov V.F., Stroenie, zapasy i raspredelenie v pochve kornevykh sistem rastenii v soobshchestvakh sosnovykh molodnyakov Kol'skogo poluostrova (Structure, reserves and distribution in soil of root systems in plants of young pine stands of Kolsky Peninsula), *Botanicheskii zhurnal*. 1987, Vol. 72, No. 4, pp. 496–505.

Yastrebov A.B., Poznanskaya A.A., Analiz vliyaniya drevostoya na podrost v sosnovykh borakh Karelii (The analysis of the impact of the tree stand of the regrowth in pine forests of Karelia), *Botanicheskii zhurnal*, 1993, Vol. 78, No. 4, pp. 123–133.

УДК 630\*116.64+504.7

## ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ЗАПАСЫ УГЛЕРОДА ФИТОМАССЫ И ПОДСТИЛКИ В ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ЮГА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ<sup>1</sup>

© 2023 г. В. В. Каганов<sup>a, \*</sup>, Д. Г. Замолодчиков<sup>a, b</sup>, А. С. Мостовая<sup>a</sup><sup>a</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32, Москва, 117997 Россия<sup>b</sup>Высшая школа экономики, Покровский бульвар, д. 11, Москва, 109028 Россия

\*E-mail: saganss@rambler.ru

Поступила в редакцию 22.10.2022 г.

После доработки 22.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Современное глобальное изменение климата все более усиливает свои проявления, воздействуя на антропогенные и природные системы. Биоклиматические модели прогнозируют значительные сдвиги границ биомов, в том числе сокращение доли лесов на лесостепных территориях. Этот процесс может сказаться и на запасах углерода. Цель работы состояла в оценке воздействия климата и его изменений на величины и изменения запасов углерода в фитомассе древостоя по данным повторных обследований постоянных пробных площадей. В южных областях Европейской территории России было выбрано 8 лесных объектов, в которых устроены пробные площади. На пробных площадях проведены повторные обследования в 2010–2011, 2014–2015, 2019–2020 гг. Запасы углерода живой и сухостойной части древостоя оценены методом расчета по таксационным характеристикам. Запасы углерода подстилки определены весовым методом. Проведен анализ метеорологической информации по метеостанциям, наиболее близким к объектам исследования. Среднегодовая температура за 1991–2020 гг. возросла по сравнению с 1961–1990 гг. на 1.13°C, что в 2.5 раза больше, чем в среднем по планете. Годовые суммы осадков при этом уменьшились с 448.2 мм до 445.4 мм. Среднее значение гидротермического коэффициента Г.Т. Селянинова за май–сентябрь в 1961–1990 гг. составляло 0.85, а в 1991–2020 гг. 0.79. Запас углерода фитомассы древостоя в исследованных лесных насаждениях варьировал от  $38.5 \pm 7.4$  т С га<sup>-1</sup> до  $270.6 \pm 52.8$  т С га<sup>-1</sup>. При повторных обследованиях были выявлены как увеличения, так и уменьшения запасов углерода фитомассы, составлявшие за пятилетний интервал от  $-23.8$  до  $31.9$  т С га<sup>-1</sup>. Сравнение запасов углерода фитомассы с климатическими характеристиками выявило статистически достоверную связь с ГТК за май–сентябрь. Однако сравнение изменений фитомассы с изменениями среднегодовой температуры, годовых осадков и ГТК за май–сентябрь не выявило значимых зависимостей. Отсутствие значимых связей изменений углерода фитомассы с изменениями климатических параметров может определяться устойчивостью лесных экосистем, обеспечивающей сохранение их функций на временных интервалах в несколько лет.

*Ключевые слова:* лесные культуры, лесополосы, нагорные дубравы, запас углерода, фитомасса, сухостой, подстилка, изменения климата.

DOI: 10.31857/S0024114823050030, EDN: OLEWBU

Современное глобальное изменение климата все более усиливает свои проявления, воздействуя на антропогенные и природные системы. Эти проявления существенно различаются в разных регионах Земного шара и даже в пределах одной страны, особенно если речь идет о таких крупных государствах, как Российская Федерация. Согласно Докладу Росгидромета (Доклад об особенностях климата ..., 2022), наиболее сильно

за последние 45 лет температура воздуха выросла в арктической зоне Центральной и Восточной Сибири (примерно на 3.6–4.5°C). Вторая область интенсивного потепления в России представлена южной половиной Европейской территории России (ЕТР), в которой температура с 1976 г. возросла на 2.3–3.6°C. Для этой территории за тот же период характерно постоянство осадков, что приводит к ухудшению гидротермических условий (Valentini et al., 2020). Дополнительным неблагоприятным фактором являются засухи и волны жары, частота которых в России увеличивается.

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке РНФ № 22-27-00641 “Климатические эффекты масштабного лесоразведения в аридных регионах России”.

Отмеченные климатические тенденции создают проблемы для сельского хозяйства в рассматриваемом регионе, который является основной житницей страны в силу широкого распространения наиболее плодородных черноземных почв. Из древесных пород в регионе доминирует дуб черешчатый, представленный массивами нагорных, пойменных и байрачных лесов, а также многочисленными лесными культурами. Дуб часто используют в полезащитных лесополосах вместе с вязом приземистым, ясенем обыкновенным, кленом остролистым и липой мелколистной. Климатические тенденции должны сказываться и на лесных насаждениях, во всяком случае, во многих публикациях отмечается ухудшение состояния лесополос в связи с климатическими вариациями (Убугунов и др., 2017; Сапанов, Сиземская, 2020; и др.). Биоклиматические модели на фоне будущего потепления прогнозируют уменьшение площадей лесов и увеличение распространения травяных экосистем на лесостепных территориях (Mátyás et al., 2014; и др.). Изменения соотношений площадей лесных и травяных экосистем может сказаться и на балансе углерода, сдвинув его в сторону источника при постепенной деградации лесных насаждений. Поскольку изменения климата на юге ЕТР зашли достаточно далеко, можно ожидать, что негативные последствия потепления для баланса углерода в лесных насаждениях юга ЕТР могут быть заметны уже сейчас. Цель настоящей работы состоит в оценке воздействия климата и его изменений на величины и изменения запасов углерода в фитомассе древостоя по данным повторных обследований постоянных пробных площадей.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

**Объекты исследования** — постоянные пробные площади в лесных насаждениях южных регионов ЕТР. Система площадок наблюдения была создана в 2010–2014 гг. (Каганов, 2012), расширялась и дополнялась в 2015–2021 гг. Большая часть пробных площадей расположена в лесных культурах, но имеются и участки лесов естественного происхождения.

*Объект “Пенза”* (52.964325° с.ш., 45.043398° в.д.) представляет собой северный участок государственной защитной лесной полосы Пенза–Белая Калитва, которая была создана в конце 1940-х–начале 1950-х гг. в рамках работ по т.н. Сталинскому плану преобразования природы 1948 г. Располагается объект в Пензенском р-не Пензенской обл., к югу от г. Пензы. Насаждение состоит из трех лесных полос шириной 60 м и расстоянием между лесополосами 300 м. На различных участках лесополосы был использован широкий ассортимент древесных пород, посадка осуществлялась рядами по 10–12 рядов в одной линии лесополосы.

Пробные площади расположены в северной части восточной и центральной линий, главными породами являются липа мелколиственная, ясень обыкновенный, дуб черешчатый, клен остролистый, единично встречаются береза повислая и яблоня лесная.

*Объект “Лес на Ворскле”* (50.614014° с.ш., 35.975512° в.д.) находится в Борисовском р-не Белгородской обл. и является одним из участков ГПЗ “Белогорье”. Лесной массив представляет собой нагорную лесостепную дубраву (Рыжков, 2001). Участок исследований расположен в юго-восточной части насаждения на плакорном местоположении. Постоянная пробная площадь размером 125 × 80 м (1 га) была организована В.Н. Сукачевым в 1935 г. (Карандина, 1949) в условно-коренном старовозрастном лесу с доминированием дуба черешчатого. К моменту заложения ПП возраст дубов оценивался в 300 лет, участок являлся эталоном старовозрастных лесостепных дубрав. По данным последних описаний (2019 г.), доминирующее положение в древостое как по составу, так и по запасу стволовой древесины занял клен остролистый, доля дуба черешчатого в запасе растущих деревьев сократилась до 30%. Наряду с кленом остролистым и дубом черешчатым в составе древостоя отмечаются липа мелколиственная, вяз гладкий и клен полевой.

*Объект “Шипов лес”* (50.665486° с.ш., 40.356237° в.д.) также является одной из нагорных дубрав лесостепной зоны. Лесной массив располагается в Бутурлиновском и Павловском р-нах Воронежской обл. Лес имеет естественное происхождение, однако из-за высокой ценности дубовой древесины и ее широкого использования для нужд флота и народного хозяйства значительная часть леса неоднократно вырубалась в XVIII и XIX вв., эксплуатация насаждения продолжается и в настоящее время. Наряду с использованием дубрав естественного происхождения, с XIX в. в Шиповом лесу проводились широкомасштабные опыты по созданию лесных культур (Бугаев, Мусиевский, 2000). Главной породой Шипового леса является дуб черешчатый, породами-спутниками — липа мелколиственная, ясень обыкновенный, груша лесная, клены остролистый и полевой. Точки наблюдения располагаются в 67 квартале Красного лесничества.

*Объект “Каменная степь”* (51.028983° с.ш., 40.726155° в.д.) располагается в Таловском р-не Воронежской обл. на территории природного заказника “Каменная степь”, вошедшего в состав Воронежского заповедника. Данный объект был организован в конце XIX в., как один из трех научно-исследовательских участков “Особой экспедиции” В.В. Докучаева. В качестве точки наблюдения участка была использована лесная полоса № 40, высаженная в 1903 г. лесничим Н.А. Михай-

ловым. Насаждение располагается на водораздельном участке в виде широкой ленты длиной 725 м и шириной до 130 м, ориентированной с севера на юг. Центральная часть лесной полосы имела разделение на 12 опытных участков, которые представляли собой разнообразные варианты смещения дуба черешчатого с другими древесными породами. На площадках наблюдения, расположенных в южной части лесонасаждения, главной породой является дуб черешчатый, в качестве сопутствующих пород отмечаются клен остролистный, вяз гладкий и липа мелколистная.

*Объект “Шемякинская лесная дача (ЛД)”* (50.692741° с.ш., 41.643708° в.д.) представляет собой массив естественного байрачного леса с многочисленными лесными культурами, созданными в XIX–XX вв. Насаждение располагается на склонах и по дну двух глубоких балок. Объект находится в Урюпинском р-не Волгоградской обл. В середине XX в. Шемякинская лесная дача была объявлена памятником природы. Главной породой в насаждении является дуб черешчатый, к настоящему времени в центральной части массива сохранились участки с уникальными для степной зоны экземплярами дубов возрастом до 250 лет. Дубы, произрастающие в нижней части склонов и по тальвегу балок, имеют высоту более 30 м, подгонными породами выступают клен остролистный, ясень обыкновенный, липа мелколистная и клен полевой. На различных участках лесных культур находятся опыты по влиянию разных типов рубок на состояние дубового древостоя. Площадка наблюдения располагается в одной из наиболее продуктивных частей насаждения и находится в 24 выделе 36 квартала.

*Объект “Козловская ЛД”* (50.971120° с.ш., 44.345609° в.д.) располагается в Руднянском р-не Волгоградской обл. Пробные площади находятся в центральной части массивного лесного насаждения, которое представляет собой одну из т. н. “Генковских” лесополос, посаженную в начале XX в. по проекту лесовода Н.К. Генко. Насаждение имеет форму ломаной линии, располагающейся на водоразделе рек Терсы и Щелкана. Протяженность лесополосы составляет около 7 км, ширина более 600 м. В середине XX в. большая часть лесополосы была вырублена, однако центральная часть массива была оставлена в качестве эталона. В составе древесного яруса доминирующее положение занимает клен остролистный, также встречаются дуб черешчатый и ясень обыкновенный.

*Объект “Джаныбек”* (49.396748° с.ш., 46.802071° в.д.) находится на территории Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН, расположенного на государственной границе между Российской Федерацией и Республикой Казахстан, российская часть стационара относится к Палласовскому р-ну Волгоградской обл.

Стационар был создан в 1950-е гг. в качестве масштабного опыта по выращиванию лесных насаждений в условиях глинистой полупустыни северной части Прикаспийской низменности. В ходе работ были созданы разнообразные по конструкции и породному составу лесные культуры, многие из которых, несмотря на экстремальные условия, сохранились до настоящего времени (Сапанов, 2003). Пробная площадь находится на казахской части стационара на территории т.н. “Дендропарка на падине” – массивного насаждения, созданного в естественном понижении рельефа, имеющем более благоприятные почвенно-гидрологические условия для произрастания древесно-кустарниковой растительности. На пробной площади древостой представлен чистой культурой дуба черешчатого.

*Объект “Баскунчак”* (48.056326° с.ш., 46.896931° в.д.) находится в Ахтубинском р-не Астраханской обл. на участке “Зеленый сад” Государственного природного заповедника “Богдинско-Баскунчакский”. Насаждения представляют собой лесные культуры, созданные в 1930-е и 1960-е гг. на территории Богдинской опытной станции ВНИАЛМИ. Здесь изучался рост разнообразных древесных пород в полупустыне, проводились опыты по созданию лесополос разной конструкции, устойчивых к экстремальным климатическим условиям. Насаждения, в которых находятся пробные площади, представлены узкими лесополосами из вяза приземистого, на одной из площадок единично встречается дуб черешчатый. Вследствие конструкции лесных полос пробные площади имеют меньшие размеры, чем на более северных объектах.

**Методы полевых работ.** Для выбора мест закладки пробных площадей использовали метод ключевых участков. Обследование лесных насаждений проводили в три этапа: в камеральных условиях с использованием актуальных спутниковых снимков, на местности с использованием БПЛА для облета интересующей части насаждения, на местности маршрутным методом для наземного обследования выбранных участков. Выбирали наиболее представительные участки лесных массивов с усредненными для данной части объекта породно-возрастной структурой и жизненным состоянием древостоя. На выбранных таким образом ключевых участках выполняли отграничение постоянной пробной площади размером 50 × 50 м (0.25 га), для измерения углов и сторон пробной площади были использованы бус-соль геодезическая БГ-1 и мерные ленты, на местности углы закреплялись деревянными вешками, вдоль границ натягивался шпагат белого цвета. На пробных площадях определялись параметры древостоя методом сплошной перечислительной таксации. К измерениям принимали деревья с диаметром ствола на высоте 1.3 м ≥ 8 см,

для измерений использовали таксационную вилку Mantax-80. Высоты измеряли для выборки деревьев одной породы от 15 до 100% (в зависимости от количества деревьев), к измерениям принимались экземпляры разных ступеней толщины. Для измерений использовали ультразвуковой высотомер-угломер VERTEX-IV с переменной горизонтальной базой и отражателем.

На большей части пробных площадей также выполняли учет лесной подстилки. Сбор подстилки проводили в середине вегетационного сезона (июль–август) с использованием металлической рамки  $50 \times 50$  см в 5-кратной повторности (по углам и в центре пробной площади). Собранные образцы высушивались до постоянной массы при температуре  $105^\circ\text{C}$  и взвешивали.

**Метеорологическая информация**, использованная для оценки климата и его изменений в регионе исследований, получена по ближайшей к каждому из объектов метеорологической станции сети Росгидромета при помощи интернет-ресурса “Погода и климат” (2022). Названия и коды ВМО метеостанций, включенных в анализ, таковы: Пенза (27962), Готня (34202), Новый Оскол (34213), Каменная Степь (34139), Урюпинск (34240), Рудня (34262), Эльтон (34476), Верхний Баскунчак (34579). Доступная метеоинформация включала среднемесячные температуры воздуха и месячные суммы осадков за период наблюдений, который по разным станциям составлял от 87 до 173 лет. Это дало возможность рассчитать средние годовые температуры и средние годовые суммы осадков для периодов, соответствующих климатическим нормам 1961–1990 и 1991–2020 гг., а также для интервала 2011–2020 гг., характеризующего климат в период между повторными обследованиями пробных площадей. Помимо средних значений температуры и осадков, для указанных временных интервалов были рассчитаны значения тренда, т.е. угла наклона линейной регрессии. Тренд показывает изменение параметра за один год.

Для совместной характеристики условий увлажнения и температуры был использован гидрометрический коэффициент Г.Т. Селянинова (ГТК). Этот коэффициент рассчитывается по уравнению (1):

$$K = 10R/\Sigma t, \quad (1)$$

где  $R$  – сумма осадков, мм;  $\Sigma t$  – сумма среднесуточных температур. ГТК широко используется в агрономии для оценки климата и определения целесообразности выращивания тех или иных сельскохозяйственных культур. По величине ГТК выделяют следующие зоны: избыточного увлажнения ( $>1.3$ ), обеспеченного увлажнения (1.0–1.3), засушливая (0.7–1.0), сухая (0.5–0.7), нужна ирригация ( $<0.5$ ).

**Обработку данных** (вычисление средних значений, расчет запасов древесины, запасов углерода и т.д.) проводили в пакете Microsoft Office Excel 2010. Расчет запасов стволовой древесины выполнялся по формуле:

$$M = \Sigma GH_{\text{cp}} F_{\text{cp}}, \quad (2)$$

где  $M$  – объемный запас древесины,  $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ ;  $\Sigma G$  – сумма площадей сечения,  $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$ ;  $H_{\text{cp}}$  – средняя высота, м;  $F_{\text{cp}}$  – среднее видовое число элемента леса, взятое по справочнику (Загребев и др., 1992).

Для расчета запасов углерода в фитомассе и сухостое использована система конверсионных коэффициентов “запас-фитомасса”, представленная в работе Д.Г. Замолдчикова и др. (1998). В этой системе коэффициент для конверсии объемного запаса стволовой древесины в фитомассу ствола представлен постоянным числом, а коэффициенты для ветвей, листвы и подземной фитомассы представлены степенными функциями от среднего диаметра и средней высоты. Порядок расчета включал: 1) выбор значения конверсионного коэффициента для ствола; 2) расчет конверсионных коэффициентов для ветвей, листвы, корней; 3) вычисление фитомассы каждой фракции по произведению объемного запаса древесины на соответствующий конверсионный коэффициент; 4) оценка суммарной фитомассы путем суммирования по фракциям. При расчете массы сухостоя использовался тот же подход, но фитомасса листвы была принята равной нулю. Расчет неопределенности базировался на стандартных ошибках конверсионных коэффициентов из работы Д.Г. Замолдчикова и др. (1998), дальнейшие вычисления вели в соответствии с правилами преобразования погрешностей. Для пересчета из сухой массы органического вещества в содержание углерода для всех фракций использован единый коэффициент 0.5.

При пересчете сухой массы подстилки в углерод использован типовой коэффициент 0.37 (Честных и др., 2007). Оценка неопределенности углерода подстилки проведена на основе стандартной ошибки средних значений.

Сравнение средних значений осуществляли по парному критерию Стьюдента. Перед тестом Стьюдента проводили проверку равенства дисперсий по критерию Фишера. Достоверность связей между переменными оценивали по значимости отличия коэффициента корреляции от нуля. Статистические проверки проводили в пакете Statsoft Statistica 10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для всех рассматриваемых метеостанций климатическая норма 1991–2020 гг. характеризуется заметно более высокими температурами в срав-

**Таблица 1.** Характеристики климата и его изменения по метеостанциям региона исследования

Параметр	Период	Пенза	Готня	Новый Оскол	Каменная Степь	Урюпинск	Рудня	Эльтон	Верхний Баскунчак
Среднегодовая температура, °С	1961–1990	4.67	6.13	6.81	6.02	6.28	6.38	8.01	8.50
	1991–2020	5.90	7.36	7.80	7.33	7.59	7.46	9.10	9.66
	2011–2020	6.31	8.00	8.36	7.90	8.06	7.76	9.45	10.09
Тренд среднегодовой температуры, °С год <sup>-1</sup>	1961–1990	0.018	0.004	–0.007	0.004	0.003	0.004	0.006	0.001
	1991–2020	0.056	0.078	0.070	0.076	0.063	0.052	0.057	0.061
	2011–2020	0.107	0.150	0.155	0.152	0.105	0.103	0.117	0.101
Годовые осадки, мм	1961–1990	547.2	615.0	510.9	506.6	454.2	409.8	273.3	268.5
	1991–2020	547.6	596.9	521.7	508.1	422.8	428.7	260.3	276.7
	2011–2020	536.9	550.6	562.6	505.0	397.0	430.4	249.9	252.3
Тренд годовых осадков, мм год <sup>-1</sup>	1961–1990	–3.0	4.5	0.9	1.5	1.5	9.4	2.8	1.2
	1991–2020	–1.0	–3.3	–0.7	–0.5	–2.4	–0.1	–2.1	–2.0
	2011–2020	–17.9	0.8	–16.0	–11.2	–5.0	–2.7	–2.1	0.6
Коэффициент Селянинова за май–сентябрь	1961–1990	1.13	1.22	1.01	0.99	0.84	0.81	0.42	0.37
	1991–2020	1.03	1.11	1.04	0.91	0.78	0.74	0.36	0.36
	2011–2020	0.96	0.96	0.93	0.86	0.69	0.66	0.33	0.33
Тренд коэффициента Селянинова за май–сентябрь, год <sup>-1</sup>	1961–1990	0.004	–0.001	–0.004	0.002	–0.004	0.000	–0.001	0.004
	1991–2020	–0.001	–0.002	0.000	–0.003	0.000	–0.001	0.000	0.000
	2011–2020	–0.003	0.005	0.005	–0.007	0.000	–0.004	0.005	0.004

нении с нормой 1961–1990 гг. (табл. 1). Наибольшее отличие отмечено в Каменной степи и Урюпинске (1.31°С), наименьшее – в Новом Осколе (0.99°С), в среднем по всем станциям 1.18°С. Таким образом, в регионе присутствует общая тенденция к потеплению, причем оно идет в 2.5 раза быстрее, чем в целом по планете, где разница между климатическими нормами составила 0.48°С (Climate at glance ..., 2022). Тренды роста температуры для нормы 1961–1990 гг. невелики и варьируют от –0.007 до 0.018°С год<sup>-1</sup>. Для нормы 1991–2020 гг. эти тренды составляют от 0.052 до 0.078°С год<sup>-1</sup>, а для периода 2011–2020 гг. от 0.101 до 0.155°С год<sup>-1</sup>. Такое изменение трендов означает, что скорость потепления увеличивается по мере приближения к современности, что хорошо известно и для других регионов планеты (Climate Change ..., 2021).

Изменения годовых сумм осадков между климатическими нормами более разнообразны, чем температуры. Отмечены как уменьшения осадков (например, по станции Урюпинск с 454.2 до 422.8 мм), так и увеличения (например, по станции Рудня с 409.8 до 428.7 мм). В среднем по всем станциям годовая сумма осадков немного уменьшилась: с 448.2 мм в 1961–1990 гг. до 445.4 мм в 1991–2020 гг. Заметно более сухим периодом оказалось десятилетия 2011–2020 гг., в нем осадков в среднем по всем станциям было 435.6 мм. Поскольку для рассматриваемых станций характерны как увеличе-

ния, так и уменьшения осадков в сравнении по климатическим нормам, тренды осадков имеют как положительные, так и отрицательные значения. Наиболее высокие отрицательные тренды (до –17.9 мм год<sup>-1</sup>) присутствуют в 2011–2020 гг., но и в этот период у некоторых станций отмечаются тренды к увеличению осадков (Готня, Верхний Баскунчак).

ГТК Селянинова по рассматриваемым станциям варьирует в высоких пределах: от 1.22 (обеспеченное увлажнение) до 0.33 (нужна ирригация). Среднее значение ГТК по станциям в 1961–1990 гг. составляло 0.85, а в 1991–2020 гг. 0.79. Десятилетие 2011–2020 гг. характеризуется самым малым средним значением ГТК (0.71). Добавим, что в это десятилетие гидротермические условия по станциям Пенза, Готня, Новый Оскол перешли из “обеспеченного увлажнения” в “засушливые”, а по станциям Урюпинск и Рудня из “засушливых” в “сухие”. Рост засушливости климата в последние десятилетия отмечается как для сельскохозяйственной зоны России в целом (Доклад об особенностях ..., 2022), так и для многих регионов юга Европейской России (Безуглова и др., 2015; Петров и др., 2016; Парфенова, Дашкевич, 2021; и др.). Отметим, что тренды ГТК для рассмотренных временных периодов для разных метеостанций могут быть как отрицательными, так и положительными. Более того, средний по всем станциям тренд ГТК за 2011–2020 гг. положителен (0.001 год<sup>-1</sup>).

Доминирующие породы исследуемых лесных насаждений представлены в четырех случаях дубом черешчатым, в двух случаях кленом остролистным, по одному случаю липой мелколистной и вязом приземистым (табл. 2). На доминирующую породу приходилось от 47.2 до 100% запаса древесины, случаев смены доминирующей породы при повторных учетах отмечено не было. Средние высоты доминирующей породы варьировали от 6.9 м (объект “Баскунчак”, вяз приземистый, 2010 г.) до 37.6 м (объект “Шипов лес”, дуб черешчатый, 2015 г.). Как правило, высота доминирующей породы увеличивалась при повторных обследованиях, однако имеются и исключения, в частности, уменьшение средней высоты доминирующей породы отмечено на объекте “Каменная степь” (дуб, 37.6 м в 2015 г. и 35.7 в 2020 г.). Отмеченное снижение высоты не привело к снижению среднего диаметра (47.4 и 49.7 см соответственно). Максимальное увеличение средней высоты доминирующей породы (2.8 м) отмечено у дуба черешчатого на объекте “Шемякинская ЛД” за 2014–2019 гг.

Суммарный запас насаждений, как правило, увеличивался при повторных учетах. Максимальное пятилетнее увеличение запаса составило 80.6 м<sup>3</sup> на “Шемякинской ЛД” за 2014–2019 гг., что соответствует чистому текущему приросту 16.1 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. Найденная величина выглядит слишком высокой, но она согласуется с уже упомянутым увеличением средней высоты и среднего диаметра на этой пробной площади. Далее по величине пятилетнего изменения запаса следуют “Козловская ЛД” (26.1 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, 2010–2015 гг.), “Лес на Ворскле” (19.6 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, 2014–2019 гг.), “Козловская ЛД” (15.3 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, 2015–2020 гг.). На других ПП были зарегистрированы заметные снижения суммарного запаса, в частности, в “Джаныбеке” (–50.8 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, 2010–2015 гг.), “Каменной степи” (–33.4 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, 2010–2015 гг.), “Баскунчаке” (–21.7 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, 2010–2015 гг.). Эти снижения могут быть связаны с неструктивными нарушениями, возникавшими в насаждениях за межучетный период. В частности, на “Баскунчаке” в июне 2014 г. произошел степной пожар, распространившийся и на лесные посадки, что привело к усилению отпада деревьев, выгоранию сухостоя и подстилки.

Запасы углерода фитомассы древостоя варьируют между исследованными объектами (табл. 3) от 38.5 ± 7.4 т С га<sup>-1</sup> (“Джаныбек”, 2015 г.) до 270.6 ± 52.8 т С га<sup>-1</sup> (“Каменная степь”, 2010 г.). Отношение между максимальным и минимальным значением углерода фитомассы древостоя близко к 7. В научной литературе имеется ряд оценок углерода древостоев в степной и лесостепной зонах ЕТР. В работе Ю.Г. Чендева и др. (2013) определены экосистемные запасы углерода (включая почву) в лесополосах трех ключевых участков:

Стрелецкая степь, Ямская Степь, Каменная степь. Запас углерода древостоя составил соответственно 69.9, 44.9, 116.2 т С га<sup>-1</sup>. Эти оценки вполне укладываются в приводимый нами диапазон. Однако наше и цитируемое значение для Каменной степи различаются более чем в два раза. Причина связана с различием исходных вариантов закладки лесополос. В работе Н.Ф. Каплиной и Н.Ю. Кулаковой (2021) приводятся данные по двум вариантам нагорных дубрав в Теллермановском лесничестве Воронежской обл. Надземная фитомасса снытево-осоковой дубравы составляла 105 т С га<sup>-1</sup>, а солонцевой всего 14.5 т С га<sup>-1</sup>. В цитируемой работе основой оценки фитомассы являются сведения по оригинальным модельным деревьям, и степень подразделения фитомассы на фракции высока (например, для ствола это луб, заболонь, ядро, кора).

В работе В.И. Таранкова и Л.М. Степочкина (2005) использованы данные по 12 пробным площадям в культурах дуба Моховского лесничества Орловской обл., что обеспечило возможность построения “углеродной” таблицы хода роста. Согласно ей, максимального запаса углерода фитомассы (112–113 т С га<sup>-1</sup>) культуры дуба достигают в возрасте 85–110 лет, а далее они постепенно снижают запас углерода до 93.4 т С га<sup>-1</sup> к возрасту 170 лет. Отметим серию работ молодых представителей Воронежской лесотехнической академии, в которых рассматривались углеродные характеристики лесополос, нагорных и байрачных дубрав в различных лесничествах и ООПТ Воронежской и Курской областей (Караванская, 2005; Свиридов, 2007; Шишкин, 2009; Терехов, 2012). Запасы углерода фитомассы древостоя согласно этим исследованиям были в пределах 60–150 т С га<sup>-1</sup> с приблизительной средней оценкой 100 т С га<sup>-1</sup>. Из наших насаждений к цитируемым оценкам близки объекты “Пенза”, “Козловская ЛД”, “Джаныбек”.

В работе В.В. Мороза (2013) представлены запасы углерода в надземной фитомассе деревьев дуба для полезащитных степей Украины. Наличие детальных табличных данных позволяет применить их к нашей таксационной информации и сравнить оценки, полученные на основе альтернативных методик. Для “Пензы” (2010 г.) запас углерода надземной фитомассы насаждения по нашей оценке составил 121.8 ± 25.6 т С га<sup>-1</sup>, по методу В.В. Мороза (2013) – 117.6 т С га<sup>-1</sup>, для “Козловской ЛД” (2010 г.) – 121.1 ± 24.9 и 113.2 т С га<sup>-1</sup>, для “Джаныбека” (2010 г.) – 106.7 ± 21.4 и 100.3 т С га<sup>-1</sup> соответственно. Следует отметить хорошее совпадение оценок. Осуществить проверку для других объектов не удалось, поскольку таблицы в работе В.В. Мороза (2013) заканчиваются на диаметре 30 см.

Таблица 2. Таксационные характеристики живой и сухостойной части древостоя на ПП

Объект; возраст древостоя при 1-м учете, лет	Год учета	Порода	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Густота, шт. га <sup>-1</sup>	Сумма G, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	
Пенза 59	2011	Липа	21.0	20.2	540	18.70	178.5	
		Дуб	22.4	21.8	160	6.31	69.1	
		Ясень обыкн.	25.1	23.9	164	8.11	90.5	
		Клен острол.	17.9	20.1	168	4.23	40.2	
		Дуб сухой	14.6	19.5	40	0.67	6.6	
		Ясень сухой	12.7	12.0	16	0.20	1.2	
	2016	Липа	21.5	21.1	536	19.46	193.2	
		Дуб	22.4	21.6	108	4.26	51.5	
		Ясень обыкн.	26.0	22.5	160	8.49	89.6	
		Клен острол.	18.2	19.8	172	4.47	41.1	
		Дуб сухой	17.4	20.2	52	1.24	12.6	
		Ясень сухой	19.5	20.0	20	0.60	5.6	
		Липа сухая	14.8	20.0	4	0.07	0.7	
		Клен сухой	8.1	18.2	4	0.02	0.2	
	2020	Липа	22.4	21.0	544	21.44	211.7	
		Дуб	26.1	22.8	84	4.49	46.2	
		Ясень обыкн.	27.3	22.7	152	8.90	86.3	
		Клен острол.	18.4	19.3	176	4.68	42.4	
		Дуб сухой	16.8	20.3	76	1.68	15.7	
		Ясень сухой	15.9	16.5	28	0.56	4.1	
		Клен сухой	8.3	14.6	4	0.02	0.1	
Лес на Ворскле 380 (по дубу)		2014	Клен острол.	34.2	27.6	222	20.39	255.9
			Дуб	102.3	35.2	10	8.22	135.4
		2019	Липа	52.9	29.9	15	3.30	44.9
	Вяз		10.8	10.9	2	0.02	0.1	
	Клен полевой		10.8	10.9	1	0.01	0.05	
	Дуб сухой		99.5	35.2	4	3.11	51.5	
	Клен сухой		28.9	25.6	9	0.59	6.9	
	Клен острол.		33.8	28.0	230	20.64	265.5	
	Дуб		108.8	36.3	9	8.37	141.6	
	Липа		52.9	30.2	16	3.52	48.5	
Шипов лес 190–200 (по дубу)	2014	Вяз	9.6	12.0	2	0.01	0.1	
		Клен полевой	9.9	10.0	5	0.04	0.2	
	2014	Дуб сухой	99.5	35.2	4	3.11	51.5	
		Клен сухой	48.2	32.8	5	0.91	13.6	
		Дуб	60.2	32.6	131	37.29	574.3	
		Клен полевой	12.4	14.9	189	2.28	16	
		Клен острол.	25.7	20.9	98	5.08	49.6	
		Груша	11.4	8.9	18	0.18	0.9	
		Липа	25.7	19.4	22	1.14	10.2	
		Ясень	18.5	21.9	4	0.11	1	
Дуб сухой	49.2	31.3	15	2.85	41.1			
Клен сухой	13.1	16.8	15	0.20	1.5			
Груша сухая	9.6	8.5	7	0.05	0.2			

Таблица 2. Продолжение

Объект; возраст древостоя при 1-м учете, лет	Год учета	Порода	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Густота, шт. га <sup>-1</sup>	Сумма G, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>
Каменная степь 107	2019	Дуб	61.2	32.8	127	37.36	580.3
		Клен полевой	13.1	14.6	167	2.25	16.1
		Клен острол.	25.8	20.1	109	5.70	54.4
		Груша	12	9	11	0.12	0.6
		Липа	27.2	16.8	11	0.64	5.1
		Ясень	20.1	23.8	4	0.13	1.3
		Дуб сухой	0	0	0	0.00	0
		Клен сухой	8.8	10.5	0	0.00	0.4
		Груша сухая	8	8.2	4	0.02	0.1
	2010	Дуб	44.7	36.0	200	31.39	527.5
		Клен острол.	19.6	18.8	360	10.86	97.9
		Вяз	19.3	11.8	4	0.12	0.7
		Дуб сухой	30.0	32.0	12	0.85	12.8
		Клен сухой	14.9	16.5	12	0.21	1.7
	2015	Дуб	47.4	37.6	152	26.82	468.5
		Клен острол.	20.7	22.4	348	11.71	123.6
		Вяз	18.1	11.8	4	0.10	0.6
		Дуб сухой	37.7	34.5	56	6.25	101.2
		Клен сухой	10.4	17.5	4	0.03	0.3
2020	Дуб	49.7	35.7	144	27.94	465.9	
	Клен острол.	22.1	22.9	328	12.58	135.3	
	Вяз	0.0	0.0	0	0.00	0	
	Дуб сухой	36.8	34.0	4	0.43	6.8	
	Клен сухой	9.7	19.7	4	0.03	0.3	
Шемякинская ЛД 105-120	2014	Дуб	51.5	34.3	157	32.70	528.1
		Липа	36.9	27.8	11	1.18	14.5
		Клен острол.	13.2	20.3	4	0.05	0.5
		Дуб сухой	39.5	29.3	4	0.49	6.1
	2019	Дуб	54.6	37.1	150	35.12	607.5
Липа		37.7	28.6	11	1.23	15.7	
Клен острол.		13.5	22.7	4	0.06	0.5	
Дуб сухой		40.2	36.8	7	0.89	7.7	
Козловская ЛД 106	2010	Клен острол.	28.9	22.6	444	29.13	308.3
		Дуб	38.6	25.3	8	0.94	11.1
		Клен сухой	19.9	20.2	64	1.99	15.9
		Дуб сухой	28.3	18.5	4	0.25	2.2
	2015	Клен острол.	30.0	24.7	412	29.12	333.7
		Дуб	40.1	25.1	8	1.01	11.8
		Клен сухой	20.5	22.4	64	2.11	23
		Дуб	27.9	17.0	4	0.24	2
	2020	Клен острол.	30.8	25.7	392	29.21	347.4
		Дуб	42.0	26.1	8	1.11	13.4
Клен сухой		27.0	25.4	20	1.15	13.5	
Дуб сухой		0.0	0.0	0	0.00	0	

Таблица 2. Окончание

Объект; возраст дровостоя при 1-м учете, лет	Год учета	Порода	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Густота, шт. га <sup>-1</sup>	Сумма G, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>
Джаныбек 50	2010	Дуб	22.8	14.4	1024	41.81	286.2
		Дуб сухой	17.3	13.5	256	6.02	98.5
	2015	Дуб	24.3	14.8	608	28.20	235.4
		Дуб сухой	18.1	14.2	400	10.29	138.5
Баскунчак 60	2010	Вяз призем.	18.5	6.9	624	16.77	109.3
		Вяз сухой	11.6	4.1	320	3.38	10.5
	2015	Вяз призем.	19.0	8.4	900	25.52	87.6
		Вяз сухой	16.3	7.7	571	11.92	35.1
	2020	Вяз призем.	21.2	8.8	643	22.70	91.1
		Вяз сухой	15.0	7.8	700	12.37	21.5

Таблица 3. Запасы углерода в дровостое и подстилке на ПП

Объект	Год учета	Запас углерода, т С га <sup>-1</sup>			
		дровостой			подстилка
		живой	сухостой	итого	
Пенза	2011	155.8 ± 29.0	4.2 ± 0.5	160.0 ± 29.5	5.2 ± 0.3
	2016	151.0 ± 28.6	9.6 ± 1.6	160.6 ± 30.2	3.2 ± 0.5
	2020	152.7 ± 29.2	10.3 ± 1.7	163.0 ± 30.9	3.4 ± 0.8
Лес на Ворскле	2014	176.7 ± 36.1	22.0 ± 4.9	198.7 ± 41.0	NA
	2020	184.8 ± 37.7	24.5 ± 5.5	209.3 ± 43.2	NA
Шипов лес	2014	261.0 ± 54.9	17.6 ± 3.6	278.6 ± 58.5	NA
	2019	262.9 ± 55.4	0.3 ± 0.0	263.2 ± 55.5	NA
Каменная степь	2010	270.6 ± 52.8	6.8 ± 0.9	277.3 ± 53.8	7.3 ± 0.1
	2015	257.4 ± 50.0	44.7 ± 8.6	302.0 ± 58.6	7.0 ± 0.9
	2020	257.0 ± 50.7	3.2 ± 0.6	260.2 ± 51.3	7.6 ± 1.4
Шемякинская ЛД	2014	219.9 ± 45.6	2.6 ± 0.5	222.5 ± 46.1	NA
	2019	251.8 ± 52.4	3.4 ± 0.6	255.2 ± 53.0	NA
Козловская ЛД	2010	141.0 ± 27.0	8.6 ± 1.2	149.6 ± 28.1	13.9 ± 1.9
	2015	153.0 ± 29.2	16.2 ± 2.9	169.2 ± 32.1	12.0 ± 1.7
	2020	159.5 ± 30.4	6.2 ± 1.1	165.7 ± 31.6	8.4 ± 0.3
Джаныбек	2010	126.9 ± 24.2	45.9 ± 6.3	172.8 ± 30.5	NA
	2015	103.0 ± 19.9	65.4 ± 11.7	168.4 ± 31.6	NA
Баскунчак	2010	47.7 ± 9.2	4.7 ± 0.7	52.4 ± 9.9	4.5 ± 0.2
	2015	38.5 ± 7.4	15.9 ± 3.0	54.4 ± 10.4	2.1 ± 0.6
	2020	39.2 ± 7.7	9.9 ± 1.8	49.2 ± 9.5	1.5 ± 0.4

Примечание: NA – определений не было.

Запасы углерода в сухостое исследованных объектов варьируют от  $0.29 \pm 0.04$  (“Шипов лес”, 2020 г.) до  $65.4 \pm 11.7$  (“Джаныбек”, 2015 г.) т С га<sup>-1</sup> (табл. 3), т.е. отношение между минимальным и максимальным значением составляет 224. Высокая вариабельность запасов углерода сухостоя в значительной степени контролируется антропо-

генным воздействием, поскольку очистка леса от сухостойных деревьев проводится организациями, осуществляющими управление лесными насаждениями. В частности, снижение запаса сухостоя в “Шиповом лесу” от 2014 к 2019 г. произошло в результате прочистки 2019 г., осуществленной участковым лесничеством. Сходная ситуация имела



Рис. 1. Схема расположения объектов исследования. (1) Пенза, (2) Лес на Ворскле, (3) Каменная степь, (4) Шипов лес, (5) Шемякинская ЛД, (6) Козловская ЛД, (7) Джаныбек, (8) Баскунчак.

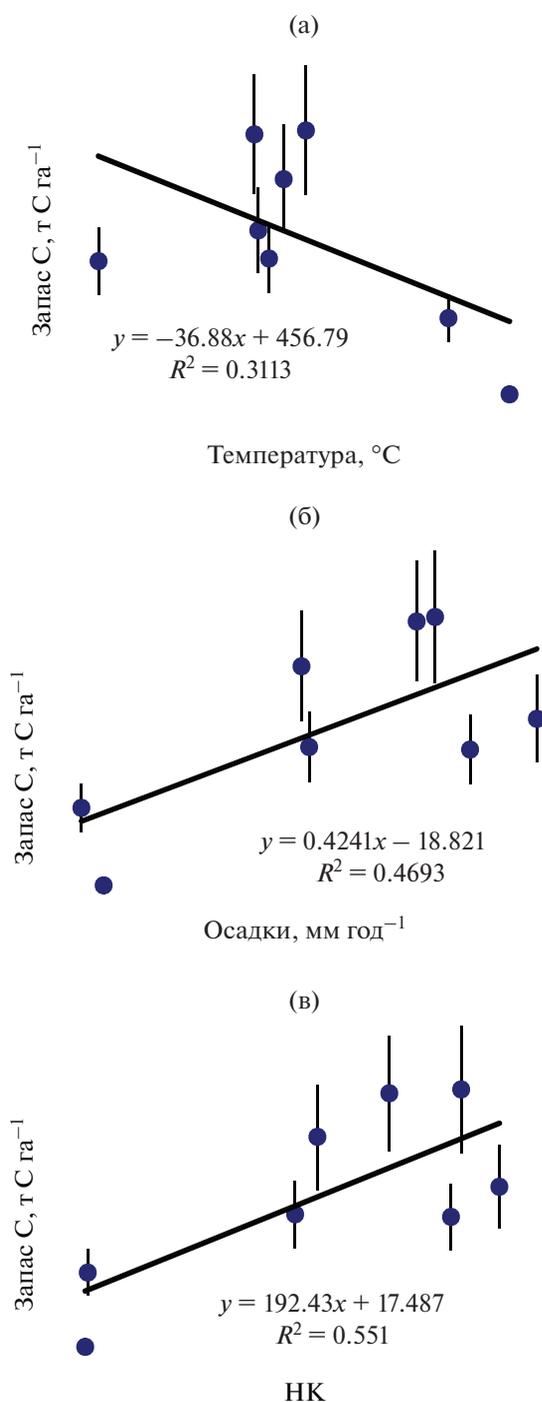
место и в “Каменной степи” в период 2015–2020 гг. В то же время отмечаются и заметные увеличения запаса углерода сухостоя, например, “Каменная степь”, 2010–2015 гг., “Баскунчак”, 2010–2015 гг. Эти ситуации, как правило, связаны с гибелью части древостоя в результате нарушения, например, пожара. Доля углерода сухостоя от суммарного (с сухостоем) запаса углерода древостоя варьирует от 0.1 до 38.8%, в среднем составляя 10.4%. Согласно данным Национального кадастра парниковых газов (Национальный доклад ..., 2022), доля углерода мертвой древесины от суммы живого древостоя и мертвой древесины составляет в Воронежской обл. 16.9%, в Пензенской обл. 17.6%, в Волгоградской обл. 14.6%. Цитируемые значения вполне сопоставимы с приводимыми в настоящей статье, если учесть, что первые включают и углерод валежной древесины.

К сожалению, авторам статьи удалось организовать определения запасов подстилки лишь на четырех исследовательских объектах (табл. 3). Содержание углерода варьировало по объектам от  $1.5 \pm 0.4$  т С га<sup>-1</sup> (“Баскунчак”, 2020 г.) до  $13.9 \pm 1.9$  т С га<sup>-1</sup> (“Козловская ЛД”, 2010 г.). Вполне сопоставимы с указанными оценки запаса углерода подстилки (в перерасчете из массы в углерод), проведенные другими авторами: 5.1–6.3 т С га<sup>-1</sup> в дубравах Воронежской обл. (Каплина, Кулакова, 2021) и 1.6–7.1 т С га<sup>-1</sup> в дубравах Орловской обл.

(Таранков, Степочкин, 2005). Несколько меньший диапазон 0.8–2.5 т С га<sup>-1</sup> найден для других вариантов нагорных и пойменных дубрав Воронежской обл. (Караванская, 2005).

Средние по четырем объектам значения углерода подстилки убывают с каждым последовательным учетом: 7.7 (2010 г.), 6.1 (2015 г.), 5.2 (2020 г.) т С га<sup>-1</sup>. Отмеченные различия не являются статистически значимыми в связи с малым объемом выборки. Во многих источниках отмечается, что именно углеродный пул подстилки наиболее быстро реагирует на изменения климата (Berg, McLaugherty, 2020; Столбовой, 2022). При этом для бореальных лесов модели прогнозируют заметное уменьшение пула подстилки за счет активизации разложения при увеличении температуры. В то же время исследования полуаридных местообитаний показывают, что уменьшение осадков оказывается более существенным, чем увеличение температуры, и приводит к увеличению пула подстилки (Prieto et al., 2019). Наши данные по динамике запасов подстилок не вполне укладываются в типовую картину, поскольку тренд на аридизацию присутствует, но запасы подстилки демонстрируют тенденцию к уменьшению. Это противоречие создает интересный аспект для будущих исследований.

Рассмотрим зависимости запаса углерода фитомассы древостоя от ключевых климатических



**Рис. 2.** Связь углерода фитомассы древостоя исследованных объектов с климатическими параметрами: (а) – среднегодовой температурой; (б) – годовой суммой осадков; (в) – ГТК по Г.Т. Селянину за май–сентябрь.

факторов. Для этого сравним углерод древостоя по состоянию на 2014–2016 гг. (этот временной срез включает данные по всем объектам) с климатическими условиями за 1991–2020 гг. (рис. 2). Связь углерода фитомассы с температурой отри-

цательна, но статистически незначима ( $P = 0.15$ ). В рассматриваемой зоне увеличение температуры ведет к уменьшению влагообеспеченности и увеличению проблем с транспортом воды в кроны высоких деревьев. Вполне логично, что связь углерода фитомассы с осадками положительная, поскольку увеличение осадков увеличивает влагообеспеченность. Однако эта связь тоже статистически незначима. Отсутствие значимости связи углерода фитомассы с температурой и осадками определяется небольшим объемом выборки, а также значительной долей необъясненной дисперсии, формируемой, в частности, эдафическими условиями (нагорные и пойменные дубравы, искусственные насаждения на ранее безлесных участках) и другими факторами (возраст и породный состав лесного насаждения, различия в воздействии среднегодовых и сезонных погодных параметров). Наиболее тесная положительная связь углерода фитомассы отмечена с ГТК, характеризующим совместное действие температуры и осадков во влагообеспеченности растений. Эта связь оказывается статистически значимой ( $P = 0.035$ ) даже для имеющейся выборки.

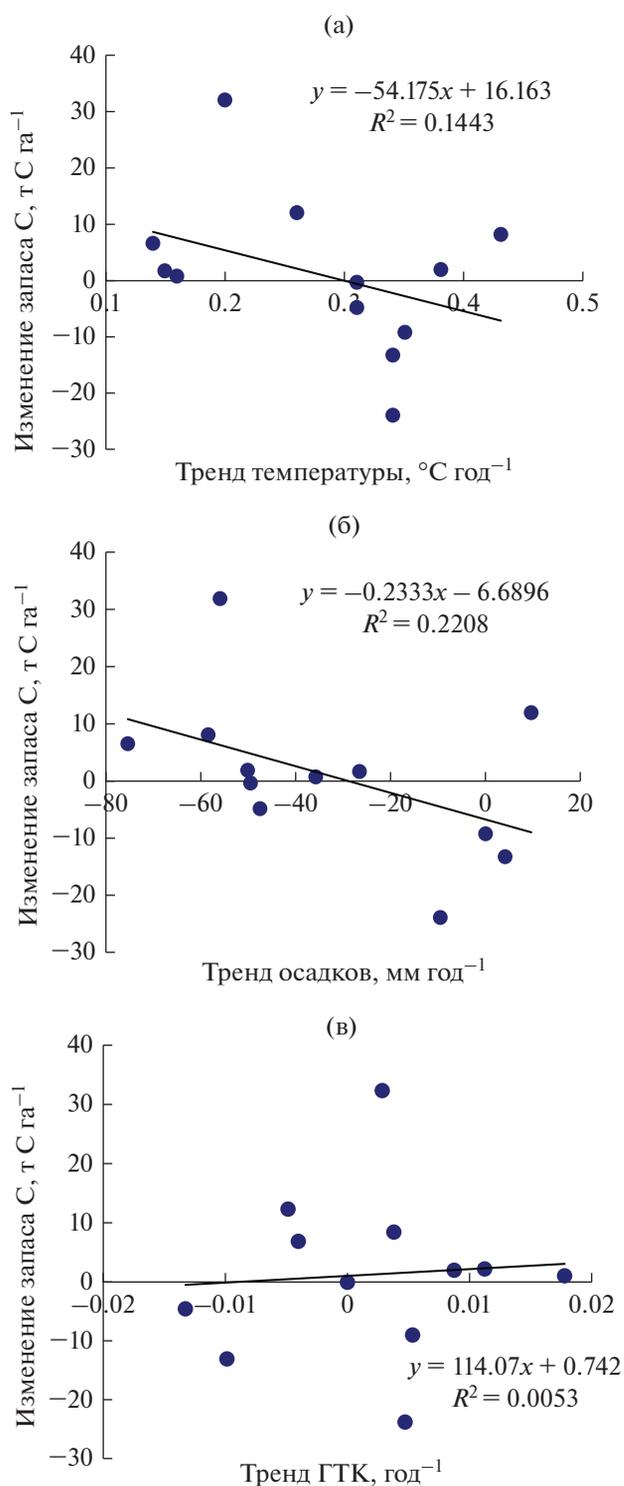
Выявлению климатических зависимостей фитомассы деревьев дуба посвящена работа В.А. Усольцева и др. (2020). Основу для анализа представила большая выборка (500) модельных деревьев дуба из России, Венгрии, Болгарии, Чехии, Украины, Японии. Построены нелинейные регрессионные уравнения, включающие в качестве независимых переменных не только климатические, но и т.н. структурные переменные, то есть параметры дерева, а именно возраст, диаметр ствола и высоту. Показано, что в умеренно сухих районах (годовая сумма осадков около 400 мм) увеличение температуры приводит к увеличению фитомассы. Этот вывод не согласуется с результатом нашего исследования (рис. 2а), а авторы цитируемой работы сами отмечают отсутствие соответствия с ранее построенными моделями для хвойных древесных пород (Усольцев и др., 2019; Usoltsev et al., 2019). Добавим, что в обсуждаемой работе независимой переменной служит средняя температура января, в то время как согласно нашим данным по станциям средняя январская температура статистически не связана со среднегодовой температурой ( $P = 0.21$ ).

Примененный выше подход к описанию величин запасов фитомассы как функции климатических параметров вполне традиционен и используется во множестве исследований. Существенно более редки попытки выявить изменение фитомассы древостоев под действием идущих климатических изменений. Для решения этой задачи было проведено сравнение пятилетних изменений углерода фитомассы в последовательных учетах (например, изменение от 2010 к 2015 г., или от 2014 к 2019 г.) с трендами климатических пара-

метров, то есть коэффициентами при независимой переменной в линейном регрессионном уравнении. Как и в случае с фитомассой, в анализ включили среднегодовую температуру, годовую сумму осадков и ГТК за май–сентябрь. Сразу отметим, что ни одна из рассмотренных связей не была статистически значимой ( $P$  от 0.112 до 0.823), потому строгий вывод из проведенного анализа состоит в том, что достоверных воздействий изменения климата на запас углерода древостоя найти не удалось. Однако полученные графические представления данных все же заслуживают обсуждения.

Можно отметить слабую сопряженность снижения углерода фитомассы с повышением температуры (рис. 3а). Эта ситуация вполне соответствует обнаруженной для зависимости углерода фитомассы от температуры (рис. 2а), более того, даже коэффициенты регрессионных уравнений достаточно близки. Сопряженность изменений углерода фитомассы с изменением осадков выглядит необычно (рис. 3б): уменьшение осадков (именно этот вариант изменения осадков преобладает) приводит к изменению фитомассы в сторону увеличения. Эта сопряженность полностью противоположна представленной на рис. 2а. Наконец, изменения углерода фитомассы и изменения ГТК не демонстрируют никакой сопряженности (рис. 3в). Возможные объяснения найденных антиинтуитивных сопряженностей могут быть связаны с более сложными зависимостями изменений фитомассы от погодных условий, в которых могут быть вовлечены внутрисезонные взаимодействия.

Кроме того, важный аспект связан с высокой устойчивостью лесов (по сравнению с другими типами экосистем) к поддержанию своих функций на фоне изменений внешних условий (Пузаченко, Скулкин, 1981; Пузаченко, Сандлерский, 2009; и др.). Отсутствие значимых сопряженностей между изменениями фитомассы и изменениями климатических параметров означает, что последние не выходят за пределы вариаций, которые могут быть сглажены механизмами саморегуляции лесных экосистем. Нужны либо более длительные (в сравнении с рассмотренным пятилетним периодом), либо более масштабные по амплитуде климатические изменения, например, длительные засухи. В частности, в Баргузинской котловине в 2016 г. была зарегистрирована гибель лесополос из сосны обыкновенной и тополя бальзамического после длительной засухи 2015 г. (Убугунов и др., 2017). В Северном Прикаспии период 2000–2009 гг. оказался крайне неблагоприятен для лесовываивания из-за теплых зим, повторяющихся засух, уменьшения общего количества снега, что привело к массовому усыханию лесных культур (Сапанов, Сиземская, 2020).



**Рис. 3.** Связь изменения углерода фитомассы древостоя исследованных объектов с изменением климатических параметров: (а) – среднегодовой температуры; (б) – годовой суммы осадков; (в) – ГТК по Г.Т. Селянину за май–сентябрь.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные климатические изменения усиливают свои проявления. В исследуемом регионе, охватывающим лесные насаждения в Пензенской, Белгородской, Воронежской, Волгоградской и Астраханской областях, рост среднегодовой температуры воздуха от нормы 1961–1990 гг. к норме 1991–2020 гг. составил  $1.13^{\circ}\text{C}$ , что в 2.5 раза больше, чем в среднем по планете. Годовые суммы осадков при этом уменьшились с 448.2 мм до 445.4 мм. Среднее значение гидротермического коэффициента Г.Т. Селянинова за май–сентябрь в 1961–1990 гг. составляло 0.85, а в 1991–2020 гг. – 0.79. Запас углерода фитомассы древостоя в исследованных лесных насаждениях варьировал от  $38.5 \pm 7.4 \text{ т С га}^{-1}$  до  $270.6 \pm 52.8 \text{ т С га}^{-1}$ . При повторных обследованиях, проведенных раз в 4–5 лет (2010–2011, 2014–2015, 2019–2020 гг.) были выявлены как увеличения, так и уменьшения запасов углерода фитомассы, составлявшие за пятилетний интервал от  $-23.8$  до  $31.9 \text{ т С га}^{-1}$ . Сравнение запасов углерода фитомассы с климатическими характеристиками выявило статистически достоверную связь с ГТК за май–сентябрь. Однако сравнение изменений фитомассы с изменениями среднегодовой температуры, годовых осадков и ГТК за май–сентябрь не выявило значимых зависимостей. Вероятно, отсутствие значимых связей определяется устойчивостью лесных экосистем, обеспечивающей сохранение их функций на временных интервалах в несколько лет.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук О.В. Честных (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за участие и помощь в проведении полевых работ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безуглова О.С., Голозубов О.М., Полуян Д.И. Региональные особенности процессов опустынивания в Ростовской области // Аридные экосистемы. 2015. Т. 21. № 1 (62). С. 17–21.
- Бугаев В.А., Мусиевский А.Л. Шипов лес. История и современность // Лесное хозяйство. 2000. № 5. С. 22–24. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2021 г. М.: Росгидромет, 2022. 104 с.
- Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., Гусев Н.Н., Мошкалева А.Г. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
- 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.
- Каганов В.В. Изменение экосистемных запасов углерода при облесении в степной и полупустынной зонах Европейской части России // Проблемы региональной экологии. 2012. № 4. С. 7–12.
- Каплина Н.Ф., Кулакова Н.Ю. Фитомасса и запасы углерода и азота в контрастных по продуктивности нагорных дубравах южной лесостепи // Аридные экосистемы. 2021. Т. 27. № 1 (86). С. 35–42.
- Караванская Н.В. Биоразнообразие и потоки углерода в дубравах Центральной лесостепи. Автореф. дис. ... канд. сельхоз. наук. Воронеж, ВГЛТА, 2005. 20 с.
- Карандина С.Н. Растительность стационара в липово-дубовом лесу // Ученые записки ЛГУ. 1949. Т. 2. Вып. 19 (№ 92). С. 13–36.
- Мороз В.В. Определение надземных компонентов фитомассы и накопления углерода в полезащитных дубовых лесополосах Украины // Лесохозяйственная информация. 2013. № 1. С. 26–29.
- Национальный доклад о кадастре антропогенных выбросов из источников и абсорбции поглотителями парниковых газов не регулируемых Монреальским протоколом за 1990–2019 гг. Часть 2. М., 2022. 111 с.
- Парфенова А.В., Дашкевич Л.В. Аридизация климата Ростовской области // Экология. Экономика. Информатика. Серия: Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. 2021. Т. 1. № 6. С. 131–138.
- Петров К.М., Бананова В.А., Лазарева В.Г., Унагаев А.С. Региональные особенности глобального процесса опустынивания в Северо-Западном Прикаспии // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 49–62.
- Погода и климат. 2022. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 21.11.2022)
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 276 с.
- Рыжков О.В. Состояние и развитие дубрав Центральной лесостепи (на примере заповедников Центрально-Черноземного и “Лес на Ворскле”). Тула: Гриф и К, 2001. 182 с.
- Сандлерский Р.Б., Пузаченко Ю.Г. Термодинамика биогеоценозов на основе дистанционной информации // Журн. общей биологии. 2009. Т. 70. № 2. С. 121–142.
- Сапанов М.К. Экология лесных насаждений в аридных регионах. Тула: Гриф и К, 2003. 248 с.
- Сапанов М.К., Сиземская М.Л. Климатогенные ограничения аридного лесовыращивания // Лесоведение. 2020. № 1. С. 46–54.
- Свиридов Д.Г. Депонирование углерода дубовыми насаждениями Центрального Черноземья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, ВГЛТА, 2007. 19 с.
- Столбовой В.С. Влияние потепления климата на баланс углерода в лесных почвах России // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2022. Вып. 111. С. 5–29. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2022-111-5-29>
- Таранков В.И., Степочкин Л.М. Особенности депонирования углерода культурами дуба черешчатого Моховского лесничества Орловской области // Лесоведение. 2005. № 6. С. 38–43.
- Терехов В.И. Эколого-лесоводственные основы повышения углероддепонирующей функции байрачных дубрав Курской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, ВГЛТА, 2012. 19 с.
- Убузунов В.Л., Гунин П.Д., Бажа С.Н., Дробышев Ю.И., Убузунова В.И. Иссущение почв как показатель опустынивания лесостепных экосистем Баргузинской котловины // Аридные экосистемы. 2017. Т. 23. № 3 (72). С. 17–31.

- Усолицев В.А., Ковязин В.Ф., Цепордей И.С. Увеличение вклада климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы деревьев дуба на территории Евразии в связи с отклонением модели от аллометрии // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020. № 233. С. 39–59.
- Усолицев В.А., Цепордей И.С., Часовских В.П. Фитомасса деревьев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // Сибирский лесной журн. 2019. № 1. С. 44–56.
- Чендев Ю.Г., Соэр Т.Д., Холл Р.Б., Петин А.Н., Новых Л.Л., Заздравных Е.А., Чевердин Ю.И., Тищенко В.В., Филатов К.И. Оценка запасов и баланса органического углерода в экосистемах лесополос Восточно-Европейской лесостепи // Проблемы региональной экологии. 2013. № 4. С. 7–14.
- Честных О.В., Лыжин В.А., Кокшарова А.В. Запасы углерода в подстилках лесов России // Лесоведение. 2007. № 6. С. 114–121.
- Шишкин А.И. Особенности структурно-функциональной организации дубрав центральной лесостепи. Автореф. дис. ... канд. сельхоз. наук. Воронеж, ВГЛТА, 2009. 18 с.
- Berg B., McLaugherty C. Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Fourth Edition. Switzerland: Springer Nature, 2020. 342 p.
- Climate at a Glance: Global Time Series. NOAA National Centers for Environmental information, 2002. URL: // www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/climate-at-a-glance/global/time-series (дата обращения: 21.11.2022)
- Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for Policymakers. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2021. 32 p.
- Mátyás C., Sun G. Forests in a water limited world under climate change // Environmental Research Letters. 2014. V. 9. Paper No. 085001. 10 p.
- Prieto I., Almagro M., Bastida F., Querejeta J. Altered leaf litter quality exacerbates the negative impact of climate change on decomposition // J. Ecology. 2019. V. 107. P. 2364–2382.
- Usoltsev V.A., Zukow W., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // Ecological Questions. 2019. V. 30 (2). P. 57–67.
- Valentini R., Zamolodchikov D., Reyer C., Noce S., Santini M., Lindner M. Climate change in Russia – past, present and future // Russian Forests and Climate Change. What Science Can Tell Us 11. European Forest Institute, 2020. P. 45–52.

## Climate Affecting the Carbon, Phytomass and Litter Stocks in Forest Stands of the South of the European Russia

V. V. Kaganov<sup>1, \*</sup>, D. G. Zamolodchikov<sup>1, 2</sup>, and A. S. Mostovaya<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

<sup>2</sup>High School of Economy, Pokrovsky blvd, 11, Moscow, 109028 Russia

\*E-mail: saganss@rambler.ru

Modern global climate change manifests in an ever intensifying fashion, affecting anthropogenic and natural systems. Bioclimatic models predict significant shifts in biome boundaries, including a reduction in the forests' proportion in the forest-steppe areas. This process can also affect carbon stocks. The aim of the work was to assess the impact of climate and its changes on the values and their changes of the phytomass' carbon stocks of forest stands according to the data of repeated surveys of permanent sample plots. In the southern regions of the European Russia, 8 forests were selected and trial plots were set up. Repeated surveys were carried out on the test plots in 2010–2011, 2014–2015, 2019–2020. The carbon reserves of the living and the dead components of forest stands were calculated according to taxation characteristics. The litter carbon stocks were determined by the gravimetric method. The meteorological information analysis was carried out using data from the meteorological stations closest to the objects of study. Average annual temperature for 1991–2020 increased compared to 1961–1990. by 1.13°C, which is 2.5 times more than the global average. At the same time, annual precipitation decreased from 448.2 mm to 445.4 mm. The average value of the G.T. Selyaninov's hydrothermal coefficient for May–September during the 1961–1990 period was 0.85, and 0.79 during the 1991–2020 period. The stock of the phytomass carbon in the studied forest stands varied from  $38.5 \pm 7.4 \text{ t C ha}^{-1}$  to  $270.6 \pm 52.8 \text{ t C ha}^{-1}$ . Repeated surveys revealed both increases and decreases in phytomass carbon stocks, which ranged from  $-23.8$  to  $31.9 \text{ t C ha}^{-1}$  over a five-year interval. The phytomass carbon stocks and climatic characteristics analysis revealed a statistically significant correlation with the HTC for May–September. However, comparison of changes in phytomass with changes in the average annual temperature, annual precipitation and HTC for May–September did not reveal significant dependencies. The absence of significant correlations between changes in phytomass carbon and climatic parameters' changes can be determined by the forest ecosystems' stability, which ensures the preservation of their functions over several years intervals.

**Keywords:** forest crops, shelter belts, highland oak forests, carbon stock, phytomass, dead wood, forest litter, climate change.

**Acknowledgements:** The work has been carried out with the financial support from the RSF grant № 22-27-00641 "Climate's impact on the large-scale forest growing in arid areas of Russia".

## REFERENCES

- Berg B., McClaugherty C., *Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*, Switzerland: Springer Nature, 2020, 342 p.
- Bezuglova O.S., Golozubov O.M., Poluyan D.I., Regional'nye osobennosti protsessov opustynivaniya v Rostovskoi oblasti (Regional features of desertification processes in Rostov oblast'), *Aridnye ekosistemy*, 2015, Vol. 21, No. 1 (62), pp. 17–21.
- Bugaev V.A., Musievskii A.L., Shipov les. Istoriya i sovremennost' (Shipov forest. History and the present time), *Lesnoe khozyaistvo*, 2000, No. 5, pp. 22–24.
- Chendev Y.G., Soer T.D., Khol R.B., Petin A.N., Novykh L.L., Zazdravnykh E.A., Cheverdin Y.I., Tishchenko V.V., Filatov K.I., Otsenka zapasov i balansa organicheskogo ugleroda v ekosistemakh lesopolos Vostochno-Evropeiskoi lesostepi (Estimation of stocks and balance of organic carbon in ecosystems of forest belts of the East European forest-steppe), *Problemy regional'noi ekologii*, 2013, No. 4, pp. 7–14.
- Chestnykh O.V., Lyzhin V.A., Koksharova A.V., Zapasy ugleroda v podstilkakh lesov Rossii (The carbon reserves in litters of forests in Russia), *Lesovedenie*, 2007, No. 6, pp. 114–121.
- Chishkin A.I., *Osobennosti strukturno-funktional'noi organizatsii dubrav tsentral'noi lesostepi. Avtoref. diss. kand. sel'khoz. nauk* (Features of the structural and functional organization of oak forests of the central forest-steppe. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Voronezh: VGLTA, 2009, 18 p.
- Climate at a Glance: Global Time Series. NOAA National Centers for Environmental Information*, 2002, available at: <http://www.ncei.noaa.gov/access/monitoring/climate-at-a-glance/global/time-series> (November 21, 2022)
- Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Summary for Policymakers*, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2021. 32 p.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2021 god* (Report on climate features in the Russian Federation for 2021), Moscow: Rosgidromet, 2022, 104 p.
- <http://www.pogodaiklimat.ru/> (November 21, 2022)
- Kaganov V.V., Izmenenie ekosistemnykh zapasov ugleroda pri oblesenii v stepnoi i polupustynnoi zonakh Evropeiskoi chasti Rossii (Changes in ecosystem carbon stocks in the afforestation of the steppe and semidesert zones of European Russia), *Problemy regional'noi ekologii*, 2012, No. 4, pp. 7–12.
- Kaplina N.F., Kulakova N.Y., Fitomassa i zapasy ugleroda i azota v kontrastnykh po produktivnosti nagornykh dubravakh yuzhnoi lesostepi (Phytomass and stocks of carbon and nitrogen in the upland oak groves contrasting in productivity in the southern forest-steppe), *Aridnye ekosistemy*, 2021, Vol. 27, No. 1 (86), pp. 35–42.
- Karandina S.N., Rastitel'nost' statsionara v lipovo-dubovom lesu (Vegetation of the station in the linden-oak forest), *Uchenye zapiski LGU*, 1949, Vol. 2, Issue 19 (No. 92), pp. 13–36.
- Karavanskaya N.V., *Bioraznoobrazie i potoki ugleroda v dubravakh Tsentral'noi lesostepi. Avtoref. diss. kand. sel'khoz. nauk.* (Biodiversity and carbon fluxes in oak forests of the Central Forest-Steppe. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Voronezh: VGLTA, 2005, 20 p.
- Mátyás C., Sun G., Forests in a water limited world under climate change, *Environmental Research Letters*, 2014, Vol. 9, Paper No. 085001, 10 p.
- Moroz V.V., Opredelenie nadzemnykh komponentov fitomassy i nakopleniya ugleroda v polezashchitnykh dubovykh lesopolosakh Ukrainy (Modeling and identification of phytomass components and accumulation of carbon in shelterbelts of Ukraine), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2013, No. 1, pp. 26–29.
- Natsional'nyi doklad o kadastrе antropogennykh vybrosov iz istochnikov i absorbtсии poglotitelyami parnikovykh gazov ne reguliruemyykh Monreal'skim protokolom za 1990–2019 gg.* (National report on the inventory of anthropogenic emissions from sources and removals by sinks of greenhouse gases not controlled by the Montreal Protocol for 1990–2019), Moscow, 2022, Part 2, 111 p.
- Parfenova A.V., Dashkevich L.V., Aridizatsiya klimata Rostovskoi oblasti (Aridization of the climate of the Rostov region), *Ekologiya. Ekonomika. Informatika. Seriya: Sistemnyi analiz i modelirovanie ekonomicheskikh i ekologicheskikh sistem*, 2021, Vol. 1, No. 6, pp. 131–138.
- Petrov K.M., Bananova V.A., Lazareva V.G., Unagaev A.S., Regional'nye osobennosti global'nogo protsessа opustynivaniya v Severo-Zapadnom Prikaspii (Regional manifestation of global desertification in northwest Precaspian region), *Biosfera*, 2016., Vol. 8, No. 1, pp. 49–62.
- Prieto I., Almagro M., Bastida F., Querejeta J., Altered leaf litter quality exacerbates the negative impact of climate change on decomposition, *J. Ecology*, 2019, Vol. 107, pp. 2364–2382.
- Puzachenko Y.G., Skulkin V.S., *Struktura rastitel'nosti lesnoi zony SSSR* (Structure of vegetation in the forest zone of USSR), Moscow: Nauka, 1981, 276 p.
- Ryzhkov O.V., *Sostoyanie i razvitiye dubrav Tsentral'noi lesostepi (na primere zapovednikov Tsentral'no-Chernozemnogo i "Les na Vorskle")* (State and development of oak forests of the Central forest-steppe (case study of the Central Chernozemny and "Forest on Vorskla" reserves)), Tula: Grif i K, 2001, 182 p.
- Sandlerskii R.B., Puzachenko Y.G., Termodinamika biogeotsenozov na osnove distantsionnoi informatsii (Thermodynamics of biogeocoenoses based on the remote sensing data), *Zhurnal obshchei biologii*, 2009, Vol. 70, No. 2, pp. 121–142.
- Sapanov M.K., *Ekologiya lesnykh nasazhdenii v aridnykh regionakh* (Ecology of wood plantings in arid regions), Tula: Grif i K, 2003, 248 p.
- Sapanov M.K., Sizemskaya M.L., Climatogenic restrictions of arid forestry, *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, Vol. 13, No. 7, pp. 788–794.
- Stolbovoi V.S., Vliyanie potepleniya klimata na balans ugleroda v lesnykh pochvakh Rossii (Climate warming impact on the carbon balance in forest soils in Russia), *Byulleten' Pochvennogo instituta imeni V.V. Dokuchaeva*, 2022, Vol. 111, pp. 5–29.
- Sviridov D.G., *Deponirovanie ugleroda dubovymi nasazhdeniyami Tsentral'nogo Chernozem'ya. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Carbon Sequestration by Oak Plantations in the Central Chernozem Region. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGLTA, 2007, 19 p.

- Tarankov V.I., Stepochkin L.M., Osobennosti deponirovaniya ugleroda kul'turami duba chereshchatogo Mokhovskogo lesnichestva Orlovskoi oblasti (Specific features of carbon deposition by *Quercus robur* plantations at the Mokhovskii forestry of Orel oblast), *Lesovedenie*, 2005, No. 6, pp. 38–43.
- Terekhov V.I., *Ekologo-lesovodstvennye osnovy povysheniya uglerododeponiruyushchei funktsii bairachnykh dubrav Kurskoi oblasti. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Ecological and silvicultural bases for increasing the carbon sequestration function of ravine oak forests in the Kursk region. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGLTA, 2012, 19 p.
- Ubugunov V.L., Gunin P.D., Bazha S.N., Drobyshev Y.I., Ubugunova V.I., Issushenie pochv kak pokazatel' opustynivaniya lesostepnykh ekosistem Barguzinskoj kotloviny (Soil desiccation as an indicator of desertification of the forest-steppe ecosystems of the Barguzin depression), *Aridnye ekosistemy*, 2017, Vol. 23, No. 3 (72), pp. 17–31.
- Usol'tsev V.A., Kovyazin V.F., Tsepordei I.S., Uvelichenie vkladа klimaticheskikh peremennykh v ob'yasnenie izmenchivosti biomassy derev'ev duba na territorii Evrazii v svyazi s otkloneniem modeli ot allometrii (Increasing contribution of climate variables to the explanation of *Quercus* spp. single-tree biomass variability in Eurasia as related to model deviation from allometry), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2020, No. 223, pp. 39–59.
- Usol'tsev V.A., Tsepordei I.S., Chasovskikh V.P., Fitomassa derev'ev dvukhvoinykh sosen Evrazii: additivnye modeli v klimaticheskikh gradientakh (Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 1, pp. 44–56.
- Usoltsev V.A., Zukow W., Osmirko A.A., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P., Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia, *Ecological Questions*, 2019, Vol. 30 (2), pp. 57–67.
- Valentini R., Zamolodchikov D., Reyer C., Noce S., Santini M., Lindner M., Climate change in Russia – past, present and future, In: *Russian Forests and Climate Change. What Science Can Tell Us 11. European Forest Institute*, 2020, pp. 45–52.
- Zagreev V.V., Sukhikh V.I., Shvidenko A.Z., Gusev N.N., Moshkalev A.G., *Obshcheyuznyye normativy dlya taksatsii lesov* (All-Union norms of forest taxation), Moscow: Kolos, 1992, 494 p.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N., Opre-delenie 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.

УДК 631.962.6

## ВОССТАНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖАХ В ЛЕСОСТЕПИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

© 2023 г. Н. М. Ковалева<sup>а</sup> \*, Р. С. Собачкин<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачевы СО РАН, Академгородок, д. 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

\*E-mail: nk-75@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2021 г.

После доработки 30.03.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Видовое богатство залежных земель лесостепной зоны Красноярского края насчитывает 64 вида со- судистых растений из 50 родов и 19 семейств. Ведущие семейства ценофлоры: бобовые (*Leguminosae*) (10 видов или 16%), сложноцветные (*Compositae*) (10 или 16%), мятликовые (*Poaceae*) (9 или 14%), розоцветные (*Rosaceae*) (7 или 11%). Основу флоры залежей составили мезофиты (69%) с незначи- тельным участием мезоксерофитов (17%) и мезогигрофитов (9%). Среди эколого-ценотических групп наибольшее участие принимали виды лугово-лесного разнотравья и злаков (34%), рудераль- ные (22%) и лесостепные (14%). Надземная фитомасса травяного покрова зависела от возраста за- лежи ( $p < 0.001$ ) и густоты соснового подроста ( $p < 0.05$ ). Разнотравно-кострецовые залежи являлись наиболее продуктивными среди залежей лесостепной зоны ( $1.14 \pm 0.11 - 2.02 \pm 0.25$  т га<sup>-1</sup>). Разно- травно-злаковые залежи, испытывающие на себе существенное эдификаторное влияние сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (густота 29.6 тыс. шт. га<sup>-1</sup> в пересчете в крупный подрост), имели наименьшую надземную фитомассу ( $0.23 \pm 0.06$  т га<sup>-1</sup>). Залежные участки возрастом 7–18 лет активно возобновляются древесной растительностью, где густота сосны обыкновенной варьировала в широких пределах от 0.9 до 29.6 тыс. шт. га<sup>-1</sup> в пересчете в крупный подрост. Установлено, что при увеличении густоты сосны обыкновенной происходит снижение числа видов, видового разнообра- зия, видовой насыщенности, а также проективного покрытия травяного покрова ( $p < 0.001$ ).

*Ключевые слова:* сосна обыкновенная, залежь, лесостепь, видовое разнообразие, надземная фитомасса, эколого-ценотические группы.

DOI: 10.31857/S0024114823040058, EDN: XRSXRS

Изучение процессов формирования расти- тельных сообществ на залежных землях позволя- ет оценить современные тенденции динамики растительного покрова. Проблема изучения зале- жей является не только сельскохозяйственной, эко- номической, но и экологической (Csecserits et al., 2011; Prishchepov et al., 2013; Kuebbing et al., 2014; Kämpf et al., 2016; Knapp et al., 2016). Залежь — природная экосистема, которая не использо- валась для возделывания сельскохозяйственных культур более года и выведена из оборота, где происходит восстановление природной экоси- стемы посредством естественных сукцессионных процессов или в результате искусственной ре- культивации (Люри и др., 2010). При выводе сель- скохозяйственных территорий из использования на месте агроценозов возникают постагрозенные фитоценозы, характеризующиеся совершенно разным составом и структурой растительности. Восстановление растительного покрова на зале- жях протекает по типу вторичных сукцессий, от- носящихся к сингенетическим сменам раститель-

ности (Титлянова и др., 1993; Зайченко, Хакимя- нова, 1999). Сукцессия залежной растительности зависит от климатических и эдафических условий местности, характера растительности, окружаю- щей залежь, размеров залежного участка, дли- тельности его обработки, от мощности гумусово- го горизонта, засоренности и культуры предше- ственника, характера обработки и типа почвы, характера использования залежи (Szabo, Prach, 2009; Давыдова и др., 2012; Сорокина и др., 2016).

По данным Управления Росреестра по Крас- ноярскому краю, площадь сельхозугодий составила 4921.7 тыс. га<sup>-1</sup>, в том числе в тыс. га: пашни — 2966.2, залежи — 125.5, сенокосы — 669.2, пастби- ща — 1145.7. Не используется 1136.6 тыс. га<sup>-1</sup> ранее распаханых земель, которые фактически явля- ются разновозрастными залежными землями (Государственный доклад ..., 2016). Исследова- ния, посвященные изучению растительности за- лежных земель в Сибири, немногочисленны: это работы Л.М. Черепнина (1953), А.А. Титляновой, Н.П. Косых (2000), Ю.П. Ковалевой (2005),

Таблица 1. Характеристика травяного покрова на залежных землях Красноярской лесостепи

№ ПП	Тип залежи	Видовая насыщенность (видов м <sup>-2</sup> )	Индекс Шеннона (H)	Индекс Бергера-Паркера (D)	Проективное покрытие, %	Надземная фитомасса, т га <sup>-1</sup>	Густота подраста в пересчете в крупный, тыс. шт. га <sup>-1</sup>
Возраст залежи (3–5 лет)							
1.	Бурьянистая	9.2 ± 0.66	2.77	0.24	72	1.00 ± 0.41	–
2.	Бурьянистая	8.0 ± 0.32	2.85	0.24	56	0.76 ± 3.6	–
Возраст залежи (7–11 лет)							
3.	Разнотравно-мятликовая	7.8 ± 0.97	3.04	0.19	57	0.47 ± 0.02	3.8
4.	Разнотравно-кострецовая	9.4 ± 0.81	2.86	0.24	56	1.14 ± 0.11	4.0
5.	Разнотравно-кострецовая	5.8 ± 0.66	2.57	0.29	58	1.86 ± 0.34	18.4
6.	Разнотравно-кострецовая	5.2 ± 0.20	2.56	0.29	56	2.02 ± 0.25	–
Возраст залежи (15–18 лет)							
7.	Разнотравно-злаковая	7.2 ± 0.58	2.86	0.23	57	0.68 ± 0.07	1.1
8.	Разнотравно-злаковая	9.8 ± 0.20	2.78	0.26	48	0.74 ± 0.08	2.4
9.	Разнотравно-злаковая	6.8 ± 0.66	2.82	0.25	52	0.25 ± 0.12	7.2
10.	Разнотравно-злаковая	5.6 ± 0.24	2.36	0.36	36	0.23 ± 0.06	29.6
11.	Бурьянистая	9.2 ± 0.58	2.64	0.26	51	1.01 ± 0.19	–
12.	Бурьянистая	10.2 ± 0.58	2.81	0.24	61	0.97 ± 0.33	0.9

В.В. Токавчука, О.А. Сорокиной (2009), О.А. Сорокиной с соавторами (2016), О.А. Сорокиной (2018). Цель исследования – оценка видового богатства залежных земель, находящихся на разных стадиях постагрогенной сукцессии в лесостепной зоне Красноярского края.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в 2016–2017 гг. в лесостепной зоне Красноярского края Емельяновского района (56°20′–56°24′, 92°48′–92°58′). Емельяновский административный район по агроклиматическому районированию относится к Красноярскому лесостепному равнинному округу, который представляет собой подгорную наклонную равнину, где абсолютные высоты колеблются в пределах 300–350 м. Климат района прохладный, умеренно-увлажненный, средняя годовая температура составляет 1.8°C. Безморозный период длится не более 85 дней. Среднегодовое количество осадков 360 мм (Агроклиматический справочник ..., 1961).

Красноярская лесостепь является одной из “островных” в южной земледельческой части Красноярского края, по площади занимает 504 тыс. га<sup>-1</sup>. Лесная растительность Красноярской лесостепи представлена 2 типами (лиственными и хвойными лесами), 3 группами (мелколиственными, светлохвойными и темнохвойными лесами) и 6 формациями. Преобладают березовые (береза повислая (*Betula pendula* Roth.)), осиново-березовые и осиновые (осина обыкновенная (*Populus tremula* L.)) леса, расположенные среди полей и по склонам сопков и увалов различной крутизны. Ближе к окраинам лесостепей появляются сосновые (сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.)), реже лиственные (лиственница сибирская (*Larix sibirica*)), по долинкам рек – заболоченные березовые (береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.)) и еловые (ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.)) долинские леса (Антипова, 2008). В Красноярской лесостепи преобладают серые лесные почвы (39%), широко распространены черноземы (36%), 11% составляют дерново-подзолистые почвы, на долю интразональных почв приходится 15% (Сорокина и др., 2016).

Объектами исследования являлись залежные участки возрастом 3–18 лет, вышедшие из-под сельскохозяйственного использования, спонтанно зарастающие сосной обыкновенной, а также без ее участия (табл. 1). Возраст залежей устанавливался по возрасту возобновления, информации местных органов самоуправления и опросу местных жителей.

Видовое богатство, видовую насыщенность и проективное покрытие травяного покрова на залежах оценивали на учетных площадках размером 1 × 1 м (по 10 штук), равномерно размещенных на пробных площадях (ПП) по общепринятой методике (Понятовская, 1964). Методом укусов (на этих же площадках) отбирали надземную фитомассу живого напочвенного покрова рамкой 25 × 25 см с последующим разбором по видам, высушиванием до абсолютно-сухого со-

стояния и определением массовой доли каждого вида в укосе. Для видовой насыщенности и надземной фитомассы приведены стандартные отклонения. Для экологической характеристики видов использованы таблицы Н.В. Степанова (1994).

Структурное разнообразие залежей оценивалось по соотношению эколого-ценотических групп (ЭЦГ). Принадлежность видов травяно-кустарничкового яруса к эколого-ценотическим группам (ЭЦГ) определялась в соответствии с классификациями ЭЦГ Т.Н. Буториной (1963), Н.И. Молоковой (1992), Д.И. Назимовой с соавторами (2012). Под ЭЦГ понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанных с разными типами сообществ. Номенклатура сосудистых растений приведена согласно The Plant List (2013). Для статистической обработки применяли однофакторный дисперсионный анализ. Влияние исследуемого фактора определяли по статистической значимости критерия Фишера. Кластерный анализ проводился с использованием программы StatSoft Statistica 6.0.

Для оценки видового разнообразия залежей применен индекс Шеннона ( $H$ ):

$$H = -\sum p_i \ln p_i,$$

где  $p_i$  – относительное обилие каждого вида (Шмидт, 1984),

и индекс Бергера-Паркера ( $D$ ):

$$D = p_{\max},$$

где  $p_{\max}$  – относительная значимость наиболее обильного вида (Berger, Parker, 1970).

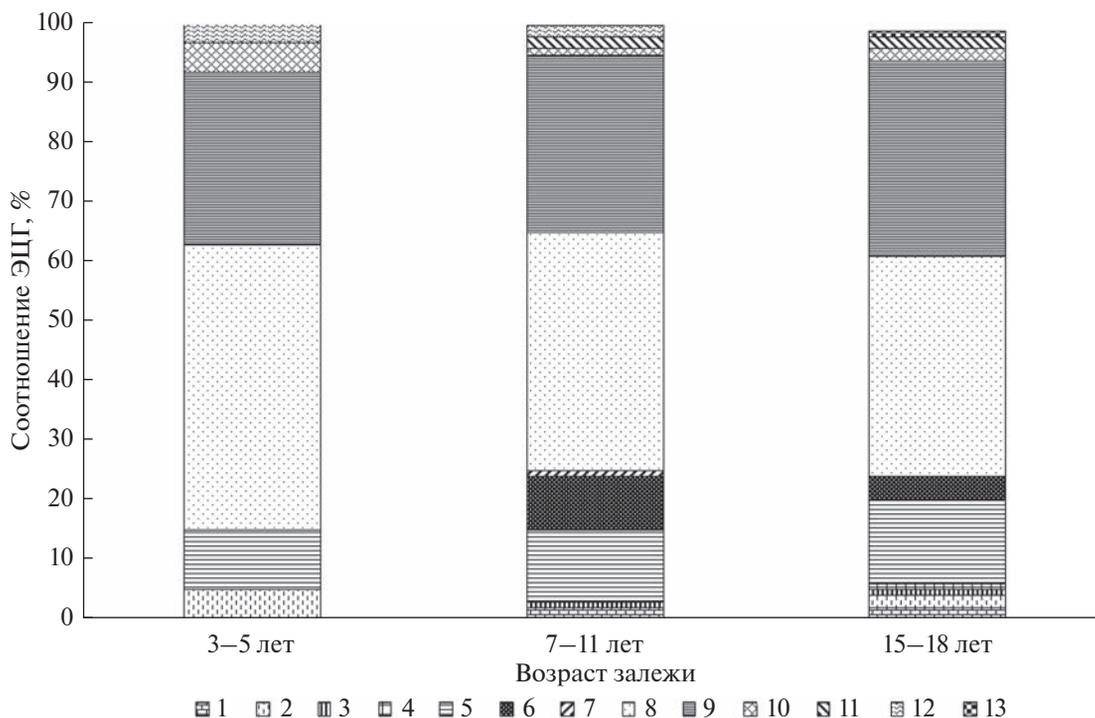
Для оценки структуры возобновления древесных видов на каждой пробной площади проведен сплошной пересчет подроста с разделением на высотные группы (мелкий – подрост высотой 0.1–0.5, средний – 0.6–1.5, крупный – 1.6 м и более). Всходы определяли как однолетние древесные растения, самосев – как древесные растения в возрасте до двух лет. Всходы и самосев учитывали отдельно от подроста. Учет деревьев на пробных площадях проводился по диаметрам на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Для определения общего количества подроста применяли коэффициенты пересчета мелкого и среднего подроста в крупный согласно Правилам лесовосстановления (Министерство природных ресурсов ..., 2007). Для мелкого подроста использовали коэффициент 0.5, среднего – 0.8, крупного – 1.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое богатство залежей лесостепной зоны Красноярского края представлено 64 видами травянистых растений, которые относятся к 50 родам и 19 семействам, что составило 5.5% от общего числа видов сосудистых растений, выявленных в Красноярской лесостепи (Антипова, 2016). По

числу видов преобладали семейства: бобовые (10 видов или 16%), сложноцветные (10 или 16%), мятликовые (9 или 14%), розоцветные (7 или 11%), гвоздиковые (*Caryophyllaceae*) (6 или 9%) и яснотковые (*Lamiaceae*) (5 или 8%). Основу ценофлоры залежей составляли мезофиты, представленными подавляющим большинством видов (69%). Доминантами среди них выступали: василек скабиозовый (*Centaurea scabiosa* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), тимopheевка луговая (*Phleum pratense* L.), кипрей узколистный (*Epilobium angustifolium* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum campyloides* G.E. Haglund), подорожник средний (*Plantago media* L.) Незначительная роль принадлежала мезоксерофитам (17%): кострецу безостому (*Bromus inermis* Leyss.), бедренцу камнеломке (*Pimpinella saxifraga* L.), доннику желтому (*Melilotus officinalis* (L.) Pall.), полыни горькой (*Artemisia absinthium* L.), а также мезогигрофитам (9%): шлемнику обыкновенному (*Scutellaria galericulata* L.), сосюрье мелкоцветковой (*Saussurea parviflora* (Poir.) DC.), полевице гигантской (*Agrostis gigantea* Roth). Среди эколого-ценотических групп (ЭЦГ) преимущественное положение на залежах лесостепной зоны занимали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (34%), с наибольшей встречаемостью – подорожник средний, тимopheевка луговая, мятлик луговой, тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.). Доля рудеральных видов составила 22% от общего числа со значительным вкладом вьюнка полевого (*Convolvulus arvensis* L.), одуванчика лекарственного, пастернака посевного (*Pastinaca sativa* L.). Доля лесостепных и луговых видов незначительна (14 и 8% соответственно).

Начальная стадия постагрогенной сукцессии (возраст залежей 3–5 лет) в лесостепной зоне представлена бурьянистым типом, на залежах выявлено 32 вида травянистых растений из 26 родов и 11 семейств. Ведущими семействами являлись бобовые (22%) и сложноцветные (17%). Большинство видов на залежах представлено мезофитами (59%), где доминировали пастернак посевной, тысячелистник обыкновенный, одуванчик лекарственный (табл. 2). На ранней стадии постагрогенной сукцессии значительное участие в сложении травяного покрова принимали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (38%), рудеральные (25%) и лесостепные (16%) (рис. 1). Видовая насыщенность составила 8.0–9.2 видов  $m^{-2}$ , индекс Шеннона – 2.77–2.85, проективное покрытие травяного яруса на залежах варьировало от 56 до 76% (табл. 1). Основную долю в надземной фитомассе (61%) составили рудеральные виды – пастернак посевной, полынь горькая со значительным вкладом лесостепных (25%) – мятлика узколистного (*Poa angustifolia* L.), костреца безостого (рис. 2).



**Рис. 1.** Спектр эколого-ценотических групп (ЭЦГ) на залежах разного возраста. 1 – адвентивная, 2 – боровая, 3 – борowo-степная, 4 – борowo-таежная, 5 – лесостепная, 6 – луговая, 7 – лугово-лесное крупнотравье, 8 – лугово-лесное разнотравье и злаки, 9 – рудеральная, 10 – светлохвойная, 11 – сегетальная, 12 – степная, 13 – темнохвойная.

Залежные участки возрастом 7–11 лет в лесостепной зоне Красноярского края характеризовались большим видовым богатством, чем залежи начальной стадии постагрогенной сукцессии, где выявлено 46 видов травянистых растений из 37 родов и 15 семейств. Как и на начальной стадии постагрогенной сукцессии, ведущими семействами являлись бобовые (17%) и сложноцветные (15%), увеличилась доля видов из семейства розоцветные (13%). Подавляющее большинство видов на залежах представлено мезофитами (71%). Как и на начальной стадии постагрогенной сукцессии, на залежах доминировали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (41%), рудеральные (26%) и лесостепные (13%) виды. В надземной фитомассе отмечено пре-

обладание лесостепных видов (46%) – костреца безостого и видов лугово-лесного разнотравья и злаков (30%) – мятлика сибирского (*Poa sibirica*) (рис. 2). На залежах данного возраста отмечено возобновление древесной растительности (табл. 1).

В лесостепной зоне залежи в возрасте от 7 до 11 лет относятся к двум типам – разнотравно-мятликовому (ПП 3) и разнотравно-кострецовому (ПП 4–6). В травяном покрове разнотравно-мятликовых залежей выявлено 26 видов из 22 родов и 11 семейств. Ведущими семействами являлись бобовые (19%), сложноцветные и гвоздиковые (по 15%). Разнотравно-мятликовые залежи характеризовались наименьшим индексом Берге-

**Таблица 2.** Характеристика травяного покрова залежей в зависимости от возраста

Возраст залежи, лет	Доминантная микрогруппировка	Доминанты и содоминанты	Число видов
3–5	Бурьянистая	Пастернак посевной, тысячелистник обыкновенный, полынь горькая, одуванчик лекарственный	32
7–11	Разнотравно-кострецовая	Кострец безостый, тимopheевка луговая, одуванчик лекарственный	35
	Разнотравно-мятликовая	Мятылик луговой, подорожник средний, люцерна посевная	26
15–18	Разнотравно-злаковая	Мятылик луговой, подорожник средний, одуванчик лекарственный	41
	Бурьянистая	Василек скабиозовый, кипрей узколистный	34

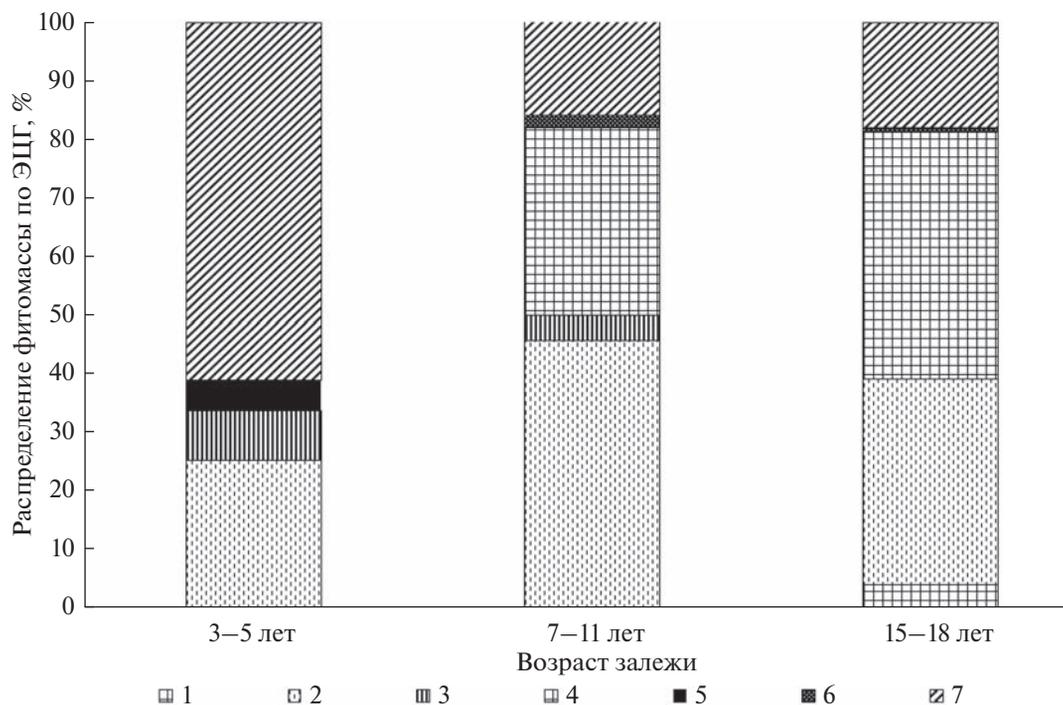


Рис. 2. Распределение надземной фитомассы по ЭЦГ. 1 – адвентивная, 2 – лесостепная, 3 – луговая, 4 – лугово-лесное разнотравье и злаки, 5 – светлехвойная, 6 – сегетальная, 7 – рудеральная.

ра-Паркера ( $D = 0.19$ ), что показывает увеличение видового разнообразия ( $H = 3.04$ ) (табл. 1). В травяном покрове преобладали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (46%), а также рудеральные (27%).

Видовое богатство разнотравно-кострецовых залежей (ПП 4–6) варьировало от 17 до 21 вида (табл. 1). Всего на трех залежных участках выявлено 35 видов цветковых растений из 32 родов и 15 семейств. В напочвенном покрове преобладали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (40%), рудеральные (26%) и лесостепные (17%). Видовая насыщенность варьировала в широких пределах от 5.2 (ПП 6) до 9.4 видов  $m^{-2}$  (ПП 4). Проективное покрытие травяного яруса составило 56–58%, где доминировал лесостепной вид – кострец безостый (табл. 2). Разнотравно-кострецовые залежи (ПП 4 и 5) с наличием подроста сосны обыкновенной (с густотой 4.0 и 17.1 тыс. шт.  $га^{-1}$  соответственно) характеризовались высоким участием видов лугово-лесного разнотравья и злаков (тимофеевка луговая, подорожник средний) – 47% и рудеральных (одуванчик лекарственный, репешок волосистый (*Agrimonia pilosa* Ledeb.), звездчатка злаковидная (*Stellaria graminea* L.)) – 35%. На залежах без участия сосны обыкновенной (ПП 6) преобладали виды: лесостепные, лугово-лесное разнотравье и злаки и рудеральные (по 24% в каждой), луговые (18%).

Видовое богатство залежей возрастом 15–18 лет насчитывает 47 видов травянистых расте-

ний из 39 родов и 16 семейств. Ведущими семействами являлись бобовые (19%), сложноцветные (15%) и мятликовые (13%). Как и на залежах более раннего возраста, в травяном покрове преобладали мезофиты (70%). Наибольшее участие в сложении травяного покрова принимали виды лугово-лесного разнотравья и злаки (34%), рудеральные (26%) и лесостепные (15%) (рис. 1). Наибольшая доля в надземной фитомассе представлена видами лугово-лесного разнотравья и злаков (42%) и лесостепными (35%) (рис. 2).

В лесостепной зоне залежи возрастом 15–18 лет относятся к двум типам – разнотравно-злаковому и бурьянистому (табл. 2). Видовое богатство разнотравно-злаковых залежей (ПП 7–10) насчитывает 37 видов, относящихся к 30 родам и 13 семействам, где доминировали мятлик луговой, подорожник средний, одуванчик лекарственный (табл. 2). По числу видов преобладали семейства бобовых (24%), сложноцветных (16%) и мятликовых (14%). Основная доля видов относится к лугово-лесному разнотравью и злакам (43%), рудеральным (32%) и лесостепным (19%) (рис. 1). Видовая насыщенность разнотравно-злаковых залежей варьировала от  $5.6 \pm 0.24$  до  $9.8 \pm 0.20$  видов  $m^{-2}$  в зависимости от густоты подроста ( $p < 0.001$ ). Залежный участок (ПП 10), испытывающий на себе максимальное эдификаторное влияние сосны обыкновенной (густота 29.6 тыс. шт.  $га^{-1}$  в пересчете в крупный подрост), характеризовался низкими показателями: видового богатства (14 видов), видо-

вой насыщенности ( $5.6 \pm 0.24$  видов  $m^{-2}$ ) и проективного покрытия (36%) травяного покрова. Индекс Бергера-Паркера был наибольшим среди исследуемых залежных участков ( $D = 0.36$ ), что говорит об уменьшении разнообразия и увеличении степени доминирования одного вида (табл. 2). Разнотравно-злаковые залежи (ПП 7–9) с меньшей плотностью сосны обыкновенной ( $1.1–7.2$  тыс. шт.  $га^{-1}$ ) характеризовались наибольшим видовым богатством (19–21 видов), видовым разнообразием ( $H = 2.78–2.86$ ) и видовой насыщенностью ( $6.8 \pm 0.66–9.8 \pm 0.20$  видов  $m^{-2}$ ) (табл. 1). Проективное покрытие травяного покрова разнотравно-злаковых залежей варьировало от 36 до 57% в зависимости от плотности подроста сосны обыкновенной ( $p < 0.001$ ). В травяном покрове доминировали виды лугово-лесного разнотравья и злаков – подорожник средний, мятлик луговой, а также рудеральные виды – одуванчик лекарственный, осот полевой (*Sonchus arvensis* L.).

Исследования показали, что разнотравно-злаковые залежи в результате антропогенного влияния (пожаров) могут переходить в бурьянистый тип (ПП 11 и 12). Видовое богатство бурьянистых залежей составило 34 вида из 32 родов и 15 семейств. Наиболее представлены семейства: сложноцветные (18%), розоцветные (15%), бобовые, подорожниковые (*Plantaginaceae*) и мятликовые (по 9% каждое). В результате пирогенного фактора на залежах снизилась доля видов лугово-лесного разнотравья и злаков (29%), увеличилась доля рудеральных (32%) и лесостепных видов (25%). Общее проективное покрытие травяного яруса составило 51–61%, где доминировали василек скабиозовый, иван-чай узколистный (табл. 2).

Исследуемые залежные участки расположены в непосредственной близости от экспериментального хозяйства Института леса им. В.Н. Сукачева “Погорельский бор”. По данным К.С. Бугаевой (2009), в типологическом отношении лесная растительность “Погорельского бора” представлена условно-коренными типами леса – сосняками разнотравно-зеленомошными, бруснично-разнотравно-зеленомошными, а также березняками осочково-разнотравными. На территории “Погорельского бора” выявлено 177 видов высших сосудистых растений, относящихся к 136 родам и 43 семействам (Бугаева, 2009). Автор отмечает в количественном спектре ЭЦГ “Погорельского бора” преобладание видов лугово-лесного разнотравья, крупнотравья и злаков (52%), а также борových, борово-таежных, борово-степных видов, которые в совокупности составляют 32%, что является специфической особенностью боров подтаежной и лесостепной зон. О принадлежности “Погорельского бора” к лесостепной зоне говорит и участие лесостепных видов (5%).

Установлено, что число видов, выявленных на залежах лесостепной зоны, составляет 47% от общего числа видов сосудистых растений, установленных в экспериментальном хозяйстве “Погорельский бор”. На залежах так же, как и на территории “Погорельского бора”, в спектре ЭЦГ преобладали виды лугово-лесного разнотравья. Кроме того, вследствие антропогенной нагрузки отмечена высокая представленность рудеральных видов как на молодых залежах, так и на залежах более поздней стадии постагрогенной сукцессии (рис. 1).

Важным аспектом в проблеме залежей является изучение продуктивности растительного сообщества как современного фактора, влияющего на почвообразование. Данные о запасах надземной и подземной фитомассы дают представление о количестве растительного вещества, участвующего в биологическом круговороте, а также раскрывают пути приспособления различных экосистем к изменяющимся факторам воздействия (Сорокина и др., 2016). Исследования, посвященные структуре и запасам фитомассы залежных земель в Сибири, немногочисленны (Титлянова, Косых, 2000; Ковалева, 2005; Сорокина и др., 2016; Сорокина, 2018).

По данным Ю.П. Ковалевой (2005), запас растительного вещества на залежах возрастом 3–12 лет Койбальской степи Минусинской котловины (Красноярский край) варьирует от 2.7 до 4.2 т  $га^{-1}$ . Наименьшая надземная фитомасса характерна для бурьянистой стадии (возраст залежей 3–4 года), наибольшая фитомасса – для корневищной стадии постагрогенной сукцессии (возраст залежей 5–7 лет). В исследованиях О.А. Сорокиной с соавторами (2016) приведены данные по изучению залежей Красноярского природного округа, где видовое богатство разновозрастных залежей оценивается в 16 видов травянистых растений с преобладанием разнотравья и злаков. По данным авторов, фитомасса травянистых видов на чистых и зарастающих лесом залежах варьирует от 2.3 до 6.3 т  $га^{-1}$  воздушно-сухой массы. В структуре фитомассы залежей преобладает разнотравный компонент.

При сравнении полученных данных с данными О.А. Сорокиной с соавторами (2016) установлено, что залежи лесостепной зоны Красноярского края характеризуются более низкой продуктивностью (табл. 1). Надземная фитомасса травяного покрова на начальной стадии постагрогенной сукцессии (залежи возрастом 3–5 лет) варьировала в незначительных пределах от  $0.76 \pm 3.6$  до  $1.00 \pm 0.41$  т  $га^{-1}$ . Основную долю в фитомассе (61%) составляли рудеральные виды – пастернак посевной, полынь горькая со значительным участием лесостепных видов (25%) – мятлика узколистного, костреца безостого (рис. 2).

Фитомасса залежных участков возрастом 7–11 изменялась в широких пределах и зависела от ти-

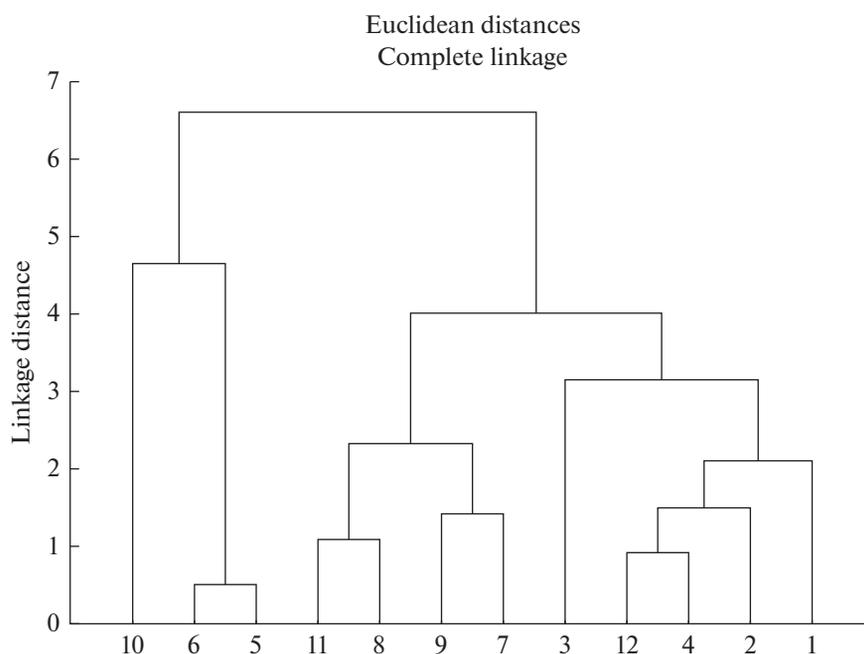


Рис. 3. Дендрограмма, построенная методом полных связей. 1–12 – номера пробных площадей.

па растительного покрова и густоты подроста (табл. 1). По сравнению с начальной стадией постагрогенной сукцессии на залежах отмечено снижение рудеральных видов (рис. 2). Разнотравно-кострецовые залежи являлись наиболее продуктивными среди залежей лесостепной зоны. Надземная фитомасса травяного покрова варьировала от  $1.14 \pm 0.11$  (ПП 4) до  $2.02 \pm 0.25$  т га<sup>-1</sup> (ПП 6), где основной вклад приходился на кострец безостый и мятлик сибирский (72–95% от общей фитомассы). Надземная фитомасса залежей разнотравно-мятликового типа характеризовалась низкими значениями ( $0.47 \pm 0.02$  т га<sup>-1</sup>), где основная доля приходилась на мятлик луговой. Также существенный вклад в фитомассу вносили люцерна посевная (*Medicago sativa* L.) и подорожник ланцетный (*Plantago lanceolata* L.), которые относятся к адвентивному и рудеральному компонентам.

Надземная фитомасса травяного покрова на залежах более позднего возраста (15–18 лет) варьировала в широких пределах от  $0.23 \pm 0.06$  до  $1.01 \pm 0.19$  т га<sup>-1</sup>. Разнотравно-злаковые залежи, испытывающие на себе существенное эдификаторное влияние сосны обыкновенной (ПП 9 и 10), имели наименьшую надземную фитомассу ( $0.23 \pm 0.06$  и  $0.25 \pm 0.12$  т га<sup>-1</sup> соответственно) (табл. 1). Надземная фитомасса залежных участков (ПП 7 и 8) с меньшей густотой сосны обыкновенной (1.1 и 2.4 тыс. шт. га<sup>-1</sup> соответственно) характеризовалась более высокими значениями  $0.68 \pm 0.07$ – $0.74 \pm 0.08$  т га<sup>-1</sup> (табл. 1). Надземная фитомасса травяного покрова бурьянистых залежей была выше, чем на разнотравно-мятликовых

залежах ( $0.97 \pm 0.33$ – $1.01 \pm 0.19$  т га<sup>-1</sup>), основная доля фитомассы приходилась на кипрей узколистный, василек скабиозовый, кострец безостый, мятлик луговой.

Анализ сходства флор залежей, проведенный на основе кластерного анализа, показал, что исследуемые залежные участки образуют три кластера (рис. 3). Первый кластер малочисленный, куда вошли три залежи (ПП 5, 6 и 10). Данные залежные участки характеризовались низкими показателями видового богатства (14–17 видов), видовой насыщенности (5.2–5.8 видов м<sup>-2</sup>) и индекса Шеннона ( $H = 2.36$ – $2.57$ ) среди исследуемых участков. В данном кластере наиболее близки между собой ПП 5 и 6. Обе залежи относились к разнотравно-кострецовому типу, отличаясь друг от друга наличием основного подроста (табл. 1). ПП 10 (разнотравно-злаковая залежь) имела схожие характеристики травяного яруса, отличалась от двух предыдущих низкими значениями проективного покрытия и надземной фитомассы травяного покрова.

Во второй кластер вошли четыре залежи (ПП 7–9 и 11), возраст которых составлял от 15 до 18 лет. Три залежи (ПП 7–9) относились к разнотравно-злаковому типу, ПП 11 – залежь с признаками пожара, представленная бурьянистой растительностью. Залежные сообщества второго кластера характеризовались более высокими показателями видового богатства (18–21 вид), видовой насыщенности (7.2–9.8 видов м<sup>-2</sup>) и видовым разнообразием ( $H = 2.64$ – $2.86$ ), чем залежи первого кластера (табл. 1).

Таблица 3. Структура возобновления сосны обыкновенной на залежах

№ ПП	Средние показатели			Фактическая густота, тыс. шт. га <sup>-1</sup>		
	диаметр, см	высота, м	возраст, лет	до 0.5 м	0.6–1.5 м	1.6 м и более
3	—	0.9 ± 0.2	6	—	4.7	—
4	2.5 ± 0.6	1.9 ± 0.4	7	—	3.1	1.5
5	2.3 ± 0.3	1.7 ± 0.2	10	—	3.6	15.5
7	3.0 ± 1.1	2.1 ± 0.3	6	0.2	0.9	0.3
8	3.1 ± 0.9	2.4 ± 0.4	8	—	1.5	1.2
9	6.3 ± 2.3	5.6 ± 0.8	14	—	—	7.2
10	2.3 ± 1.1	2.4 ± 0.5	10	—	7.0	24.0
12	3.4 ± 2.0	3.0 ± 0.8	10	—	—	0.9

Третий кластер образуют четыре залежи, возраст которых варьировал в широких пределах от 5 до 18 лет. Три залежных участка (ПП 1, 2 и 12) в данном кластере относились к бурьянистому типу, ПП 4 – к разнотравно-кострецовому. Залежи, вошедшие в третий кластер, имели схожие характеристики травяного покрова с залежами второго кластера. Так, видовое богатство на залежах составило 20–21 вид, видовая насыщенность – 8.0–10.2 видов м<sup>-2</sup> и индекс Шеннона ( $H = 2.77–2.86$ ) (табл. 1). В данном кластере наиболее близки между собой ПП 4 и 12, несмотря на то, что залежи относились к разным типам (разнотравно-кострецовому и бурьянистому), на участках отмечены похожие характеристики травяного покрова (табл. 1).

Основным источником обсеменения исследуемых залежных участков являются прилегающие спелые древостои с господством сосны обыкновенной в составе (9–10 с примесью березы). Этим объясняется преобладание сосны обыкновенной в структуре возобновления и отсутствие других древесных пород. На залежах возрастом 3–5 лет отмечено отсутствие древесной растительности (ПП 1 и 2). Возобновление на залежах возрастом 7–11 лет разнотравно-мятликового (ПП 3) и разнотравно-кострецового (ПП 4–6) типов характеризуется наличием соснового подроста, густота которого варьирует от 3.8 до 18.4 тыс. шт. га<sup>-1</sup> в пересчете в крупный подрост. Подрост сосны обыкновенной на залежных участках разнотравно-мятликового типа относился к категории среднего по высоте (табл. 3), со средним возрастом 6 лет и фактической густотой 4.7 тыс. шт. га<sup>-1</sup>. Возобновление на залежах разнотравно-кострецового типа было представлено крупным подростом сосны обыкновенной высотой 1.6 м и более (более 70% от общего количества подроста), подрост средней категории составил 30% при среднем возрасте 10 лет.

Возобновление на залежах возрастом 15–18 лет разнотравно-злакового (ПП 7–10) и бурьянистого (ПП 12) типов представлено сосной обыкновенной в широком диапазоне густоты (от 0.9 до 29.6 тыс. шт. га<sup>-1</sup> в пересчете в крупный).

Подрост сосны обыкновенной на разнотравно-злаковых залежах относился преимущественно к категории крупного с фактической густотой деревьев от 0.3 до 24.0 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, густота среднего по высоте подроста варьировала от 0.9 до 7.0 тыс. шт. га<sup>-1</sup> (табл. 3). Наименьшая фактическая густота подроста на залежах в возрасте 15–18 лет отмечена на бурьянистой стадии постагрогенной сукцессии, она составила 0.9 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, подрост характеризовался как крупный (высотой 1.6 м и более). Установлено, что при увеличении густоты сосны обыкновенной отмечено снижение числа видов, видового разнообразия, видовой насыщенности, а также проективного покрытия травяного покрова ( $p < 0.001$ ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесостепной зоне Красноярского края на залежах возрастом от 5 до 18 лет выявлено 64 вида травянистых растений, относящихся к 50 родам и 19 семействам. По числу видов преобладали семейства: бобовые, сложноцветные, мятликовые, розоцветные, гвоздиковые, яснотковые. Основу ценофлоры залежей составляли мезофиты (69%) с незначительным участием мезоксерофитов (17%) и мезоигрофитов (9%). Среди эколого-ценотических групп преимущественное положение на залежах занимали виды лугово-лесного разнотравья и злаков (34%) и рудеральные (22%) с незначительной долей лесостепных (14%) и луговых (8%). При увеличении возраста залежи увеличивается доля лесостепных видов, доля рудеральных остается высокой.

Величина надземной фитомассы травяного покрова зависела от возраста залежи ( $p < 0.001$ ), а также от густоты соснового подроста ( $p < 0.05$ ). Разнотравно-кострецовые залежи являлись наиболее продуктивными среди залежей лесостепной зоны ( $1.14 \pm 0.11–2.02 \pm 0.25$  т га<sup>-1</sup>). Разнотравно-злаковые залежи, испытывающие на себе существенное эдификаторное влияние сосны обыкновенной, имели наименьшую надземную фитомассу ( $0.23 \pm 0.06–0.25 \pm 0.12$  т га<sup>-1</sup>).

На залежных участках возрастом 7–18 лет отмечено возобновление древесной растительности, где густота сосны обыкновенной варьировала в широких пределах от 0.9 до 29.6 тыс. шт. га<sup>-1</sup> в пересчете в крупный подрост. Средний возраст подроста сосны обыкновенной изменялся от 6 до 14 лет, средняя высота деревьев варьировала от 0.9 ± 0.2 до 5.6 ± 0.8 м. Установлено, что при увеличении густоты сосны обыкновенной происходит снижение числа видов, видовой разнообразия, видовой насыщенности, а также проективного покрытия травяного покрова ( $p < 0.001$ ).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 268 с.
- Антипова Е.М. Флора северных лесостепей Средней Сибири: автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.00.05. Томск: Томский государственный университет, 2008. 35 с.
- Антипова Е.М. Растительность северных лесостепей Средней Сибири. Красноярск: КГПУ им. В.П. Астафьева, 2016. 296 с.
- Бугаева К.С. Структура и динамика лесной растительности Погорельского бора: Красноярская лесостепь: автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.16, 03.00.05. Красноярск, 2009. 18 с.
- Буторина Т.Н. Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: АН СССР, 1963. С. 30–52.
- Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2015 году. Красноярск. 2016. 314 с. URL: [http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/Sostoianie\\_OS/2015/Gos.doklad\\_sost\\_ohrane\\_okr\\_sredi\\_KK\\_2015.pdf](http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/Sostoianie_OS/2015/Gos.doklad_sost_ohrane_okr_sredi_KK_2015.pdf) (дата обращения: 14.03.2016).
- Давыдова О.Ю., Будажапов Л.В., Тайсаев Т.Т., Куликов Г.Г. Ботанический состав и стадии зарастания залежей в аридных условиях Бурятии // Вестник Бурятского государственного университета. 2012. № 2. С. 247–250.
- Зайченко О.А., Хакимзянова Ф.И. Восстановление залежной растительности в степях Южно-Минусинской котловины // География и природные ресурсы. 1999. № 4. С. 57–62.
- Ковалева Ю.П. Структура и динамика запасов растительного вещества в залежных экосистемах степной зоны, находящихся на различных стадиях восстановления // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем: Матер. Всерос. конф. Иркутск, 2005. С. 326–329.
- Люри Д.И., Горячкин С.В., Каравалева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 426 с.
- Министерство природных ресурсов Российской Федерации. Приказ от 16 июля 2007 г. № 183 “Об утверждении Правил лесовосстановления”. URL: <https://normativ.kontur.ru/document?moduleId=1&documentId=224952> (дата обращения: 11.01.2021).
- Молокова Н.И. Эколого-ценотический анализ и феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса: (На примере гумидных районов Саян): автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16; 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1992. 16 с.
- Назимова Д.И., Дробушевская О.В., Данилина Д.М., Конавалова М.Е., Кофман Г.Б., Бугаева К.С. Биоразнообразие и динамика низкогорных лесов Саян: региональный и локальный уровни // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 131–172.
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 209–289.
- Сорокина О.А., Токавчук В.В., Рыбакова А.Н. Постагрогенная трансформация серых почв залежей. Красноярск: КГАУ, 2016. 239 с.
- Сорокина О.А. Оценка запасов фитомассы и плодородия серых почв залежей // Почвы и окружающая среда. 2018. Том 1. №3. С. 170–179.
- Степанов Н.В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Красноярск: Изд-во Красноярского гос. ун-та, 1994. 108 с.
- Титлянова А.А., Афанасьев Н.А., Наумова Н.Б., Андриевский В.С., Артамонова В.С., Булавко Г.И., Гантимурова Н.И., Косинова Л.Ю., Косых Н.П., Мироничева-Токарева Н.П., Мордкович Г.Д., Наумов А.В., Напрасникова Е.В., Половинко Г.П., Стебаева С.К., Якутин М.В. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука, 1993. 157 с.
- Титлянова А.А., Косых Н.П. Изменение растительного покрова и первичной продукции в Южной Сибири за последние 150 лет // Проблемы региональной экологии: Материалы 2-й Всерос. конф. Томск, 2000. С. 46–47.
- Токавчук В.В., Сорокина О.А. Оценка влияния леса на агрохимические свойства почв залежей лесостепной зоны // Вестник КрасГАУ. 2009. № 6. С. 9–17.
- Черепнин Л.М. Растительность залежей южной части Красноярского края // Ученые записки Красноярского гос. пед. ин-та. 1953. Т. 2. С. 112–120.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ, 1984. 288 с.
- Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. V. 168. P. 1345–1347.
- Csecserits A., Czucz B., Halassy M., Kröel-Dulay G., Rédei T., Szabó R., Szitár K., Török K. Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary // Plant Biosystems. 2011. V. 145. № 3. P. 715–729.
- Kämpf I., Mathar W., Kuzmin I., Hölzel N., Kiehl K. Post-Soviet recovery of grassland vegetation on abandoned fields in the forest steppe zone of Western Siberia // Biodiversity and Conservation. 2016. V. 25. P. 2563–2580.
- Knapp S., Stadler J., Harpke A., Klotz S. Dispersal traits as indicators of vegetation dynamics in long-term old-field succession // Ecological Indicators. 2016. V. 65. P. 44–54.
- Kuebbing S.E., Souza L., Sanders N.J. Effects of co-occurring non-native invasive plant species on old-field succession // Forest Ecology and Management. 2014. V. 324. № 15. P. 196–204.
- Prishchepov A.V., Müller D., Dubinin M., Baumann M., Radeloff V.C. Determinants of agricultural land abandonment in post-Soviet European Russia // Land Use Policy. 2013. V. 30. P. 873–884.
- Szabo R., Prach K. Old-field succession related to soil nitrogen and moisture, and the importance of plant species traits // Community Ecology. 2009. V. 10. P. 65–73.
- The Plant List. Version 1.1. 2013. URL: <http://www.theplantlist.org> (дата обращения: 11.10.2019).

## Restoration of Vegetation on Fallows in Krasnoyarsk Territory's Forest Steppes

N. M. Kovaleva<sup>1</sup>, \* and R. S. Sobachkin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

\*E-mail: nk-75@mail.ru

The species richness of the long-fallow lands in the Krasnoyarsk Territory's forest-steppe zone includes 64 species of vascular plants from 50 genera and 19 families. Leading families of cenoflora are *Leguminosae* (10 species or 16%), *Compositae* (10 or 16%), *Poaceae* (9 or 14%) and *Rosaceae* (7 or 11%). The basis of the long-fallow lands flora were mesophytes (69%) with an insignificant participation of mesoxerophytes (17%) and mesohydrophytes (9%). Among the ecological-coenotic groups, species of meadow-forest forbs and grasses (34%), ruderal (22%) and forest-steppe (14%) species took the largest part. The aboveground phytomass of the grass cover depended on the age of the fallow ( $p < 0.001$ ) and the density of the pine undergrowth ( $p < 0.05$ ). Forb-brome fallows were the most productive among all in the forest-steppe zone ( $1.14 \pm 0.11 - 2.02 \pm 0.25 \text{ t ha}^{-1}$ ). Forb-gramineous fallows, experiencing a significant edificatory influence of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) (density of 29600 units  $\text{ha}^{-1}$  in terms of large undergrowth), had the lowest aboveground phytomass ( $0.23 \pm 0.06 \text{ t ha}^{-1}$ ). Fallow plots aged 7–18 years undergo rapid reforestation, with the density of Scots pine varying widely from 0.9 to 29.6 thousand units  $\text{ha}^{-1}$  in terms of large undergrowth. It has been established that with an increase in the Scots pine density, the number of species, species diversity, species saturation, as well as the projective grass cover tend to decrease ( $p < 0.001$ ).

**Keywords:** Scots pine, long-fallow lands, forest-steppe, species diversity, above-ground phytomass, ecological and coenotic groups.

### REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnoyarskomu krayu i Tuvinskoi avtonomnoi oblasti* (Handbook of agroclimatic features in Krasnoyarsk krai and Tuva autonomous oblast), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1961, 288 p.
- Antipova E.M., *Flora severnykh lesostepi Srednei Sibiri. Avtoref. diss. dok. biol. nauk* (Flora of the northern forest-steppes of Central Siberia. Extended abstract of the Doctor's biol. sci. thesis), Tomsk: Tomskii gosudarstvennyi universitet, 2008, 35 p.
- Antipova E.M., *Rastitel'nost' severnykh lesostepi Srednei Sibiri* (Vegetation of the northern forest-steppes of Central Siberia), Krasnoyarsk: KGPU im. V. P. Astaf'eva, 2016, 296 p.
- Berger W.H., Parker F.L., Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments, *Science*, 1970, Vol. 168, pp. 1345–1347.
- Bugaeva K.S., *Struktura i dinamika lesnoi rastitel'nosti "Pogorel'skogo bora" (Krasnoyarskaya lesostep')*. Avtoreferat diss. kand. biol. nauk (Structure and dynamics of forest vegetation in Pogorelskii bor, Krasnoyarsk forest-steppe. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: IL SO RAN, 2009, 18 p.
- Butorina T.N., Ekologo-tsenoticheskii analiz kustarnichkovo-travyanogo yarusa lesnykh assotsiatsii (Eco-coenotic analysis of shrubs and grasses story in forest associations), In: *Tipy lesov Sibiri* (Types of forests of Siberia), Moscow: Izd-vo ILiD So AN SSSR, 1963, pp. 30–51.
- Cherepnin L.M., *Rastitel'nost' zalezhei yuzhnoi chasti Krasnoyarskogo kraia* (Vegetation of old field in the southern part of the Krasnoyarsk region), *Uchenye zapiski Krasnoyarskogo gos. ped. in-ta*, 1953, Vol. 2, pp. 112–120.
- Csecserits A., Czúcz B., Halassy M., Kröel-Dulay G., Rédei T., Szabó R., Szitár K., Török K., Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary, *Plant Biosystems*, 2011, Vol. 145, No. 3, pp. 715–729.
- Davydova O.Y., Budazhapov L.V., Taisaev T.T., Kulikov G.G., *Botanicheskie sostav i stadii zarastaniya zalezhei v aridnykh usloviyakh Buryatii* (Botanical composition and stages of abandoned land overgrowing in arid conditions of Buryatia), *Vestnik Buryatskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, 2012, No. 2, pp. 247–250.
- Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii i okhrane okruzhayushchei sredy v Krasnoyarskom krae v 2015 godu* (State report on the state and protection of the environment in the Krasnoyarsk Territory in 2015), Krasnoyarsk, 2016, 314 p., available at: [http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/Sostoianie\\_OS/2015/Gos.doklad\\_sost\\_ohrane\\_okr\\_sredi\\_KK\\_2015.pdf](http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/Sostoianie_OS/2015/Gos.doklad_sost_ohrane_okr_sredi_KK_2015.pdf) (March 14, 2016).
- Kämpf I., Mathar W., Kuzmin I., Hölzel N., Kiehl K., Post-Soviet recovery of grassland vegetation on abandoned fields in the forest steppe zone of Western Siberia, *Biodiversity and Conservation*, 2016, Vol. 25, pp. 2563–2580.
- Knapp S., Stadler J., Harpke A., Klotz S., Dispersal traits as indicators of vegetation dynamics in long-term old-field succession, *Ecological Indicators*, 2016, Vol. 65, pp. 44–54.
- Kovaleva Y.P., *Struktura i dinamika zapasov rastitel'nogo veshchestva v zaleznykh ekosistemakh stepnoi zony, nakhodyashchikhsya na razlichnykh stadiyakh vosstanovleniya* (The structure and dynamics of plant matter reserves in old field ecosystems of the steppe zone at various stages of recovery), *Prirodnaya i antropogennaya dinamika nazemnykh ekosistem* (Natural and anthropogenic dynamics of terrestrial ecosystems), Irkutsk, Proc. Conf., 11–15 October, 2005, Irkutsk: Irkutsk State Technological Univ, 2005, pp. 326–329.
- Kuebbing S.E., Souza L., Sanders N.J., Effects of co-occurring non-native invasive plant species on old-field succession, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 324, No. 15, pp. 196–204.
- Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Denisenko E.A., Nefedova T.G., *Dinamika sel'skokhozyaistvennykh zemel' Rossii v XX veke i postagrogennoe vosstanovlenie rasti-*

- tel'nosti i pochv* (Dynamics of agricultural lands in Russia in 20th century and postagrogenic rehabilitation of vegetation and soils), Moscow: GEOS, 2010, 416 p.
- Ministerstvo prirodnykh resursov Rossiiskoi Federatsii. *Prikaz ot 16 iyulya 2007 g. № 183* (Ministry of Natural Resources of the Russian Federation Order No. 183 dated July 16, 2007), available at: <https://normativ.kontur.ru/document?moduleId=1&documentId=224952> (January 11, 2021).
- Molokova N.I., *Ekologo-tsenoticheskii analiz i fenoindikatsiya vysotno-poyasnykh kompleksov tipov lesa (na primere gumidnykh raionov Sayana)*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Ecological and coenotic analysis and phenoindication of high-altitude zone complexes of forest types (case study of the Sayan humid regions). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, 1992, 16 p.
- Nazimova D.I., Drobusheskaya O.V., Danilina D.M., Konovalova M.E., Kofman G.B., Bugaeva K.S., Bioraznoobrazie i dinamika nizkogornnykh lesov Sayan: regional'nyi i lokal'nyi urovni (Biodiversity and dynamics of the Sayan low mountain forests: regional and local levels), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, Vol. 1, pp. 131–172.
- Ponyatovskaya V.M., Uchet obiliya i osobennosti razmeshcheniya vidov v estestvennykh rastitel'nykh soobshchestvakh (Accounting of abundance and distribution patterns of species in natural vegetation communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Moscow-Leningrad: Nauka, 1964, Vol. 3, pp. 209–299.
- Prishchepov A.V., Müller D., Dubinin M., Baumann M., Radeloff V.C., Determinants of agricultural land abandonment in post-Soviet European Russia, *Land Use Policy*, 2013, Vol. 30, pp. 873–884.
- Shmidt V.M., *Matematicheskie metody v botanike* (Mathematical methods in botany), Leningrad: Izd-vo LGU, 1984, 288 p.
- Sorokina O.A., Otsenka zapasov fitomassy i plodorodiya serykh pochv zalezhei (Assessment of biomass reserves and fertility of gray soils of deposits), *Pochvy i okruzhayushchaya sreda*, 2018, Vol. 1, No. 3, pp. 170–179.
- Sorokina O.A., Tokavchuk V.V., Rybakova A.N., *Postagrogennaya transformatsiya serykh pochv zalezhei* (Postagrogenic transformation of gray soils of old fields), Krasnoyarsk: KGAU, 2016, 239 p.
- Stepanov N.V., *Florogeneticheskii analiz (na primere severo-vostochnoi chasti Zapadnogo Sayana)* (Florogenetic analysis (on the example of the northeastern part of the Western Sayan)), Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo gos. un-ta, 1994, 108 p.
- Szabó R., Prach K., Old-field succession related to soil nitrogen and moisture, and the importance of plant species traits, *Community Ecology*, 2009, Vol. 10, pp. 65–73.
- The Plant List, Version 1.1. 2013, available at: <http://www.theplantlist.org> (October 11, 2019).
- Titlyanova A.A., Afanas'ev N.A., Naumova N.B., Andrievskii V.S., Artamonova V.S., Bulavko G.I., Gantimurova N.I., Kosinova L.Yu., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Mordkovich G.D., Naumov A.V., Naprasnikova E.V., Polovinko G.P., Stebaeva S.K., Yakutin M.V., *Suksessii i biologicheskii krugovorot* (Successions and the biological cycle), Novosibirsk: Nauka, 1993, 157 p.
- Titlyanova A.A., Kosykh N.P., *Izmenenie rastitel'nogo pokrova i pervichnoi produktivnosti v Yuzhnoi Sibiri za poslednie 150 let* (Changes in vegetation cover and primary production in southern Siberia over the past 150 years), *Problemy regional'noi ekologii* (Regional ecology issues), Tomsk, Proc. of Second All-Russian Conf., pp. 46–47.
- Tokavchuk V.V., Sorokina O.A., Otsenka vliyaniya lesa na agrokhimicheskie svoystva pochv zalezhei lesostepnoi zony (Assessment of the influence of forests on the agrochemical properties of soils of old fields in the forest-steppe zone), *Vestnik KrasGAU*, 2009, No. 6, pp. 9–17.
- Zaichenko O.A., Khakimzyanova F.I., *Vosstanovlenie zalezhnoi rastitel'nosti v stepyakh Yuzhno-Minusinskoii kotloviny* (Recovery of vegetation on abandoned agricultural lands in steppes of southern Minusinsk Hollow), *Geografiya i prirodnye resursy*, 1999, No. 4, pp. 57–62.

УДК 630\*8;004\*94

## АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПОТЕНЦИАЛА ЗАГОТОВКИ ЛЕСНЫХ ЯГОД<sup>1</sup>

© 2023 г. А. А. Кольчева<sup>a, b, \*</sup>, С. И. Чумаченко<sup>b</sup>, В. В. Киселева<sup>b</sup>, А. Ю. Агольцов<sup>b</sup><sup>a</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,  
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия<sup>b</sup>Мытищинский филиал Московского государственного технического университета им. Н.Э. Баумана,  
ул. 1-я Институтская, д. 1, Мытищи, Московская обл., 141005 Россия

\*E-mail: anna\_dulina@bk.ru

Поступила в редакцию 12.02.2023 г.

После доработки 10.04.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

В рамках концепции многоцелевого лесопользования анализируется ресурсный и экономический потенциал заготовки лесных ягод при разных сценариях ведения хозяйства. В качестве инструмента для прогноза и анализа использовано сценарное имитационное моделирование динамики лесных экосистем при сплошных и выборочных рубках. Объектом исследований является Паше-Капецкое участковое лесничество Ленинградской области, расчет проведен на период 120 лет. На основе данных о типах лесорастительных условий, породном составе, моделируемой освещенности на уровне почвы рассчитана потенциальная продуктивность лесных ягод. Наиболее продуктивными ресурсами на территории являются черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), прогнозируемая урожайность которых достигает 25–48 т/год и 7–15 т/год соответственно. Проведено зонирование территории по доступности ресурсов для промышленной заготовки с учетом интересов местного населения. Для промышленной заготовки доступны 37–48% урожая лесных ягод, около 30% выделяется для нужд местного населения, а 27–36% ресурса остается на экономически недоступных участках. Наиболее перспективным представляется сценарий с искусственным восстановлением на 50% площадей сплошных рубок и полным циклом ухода. Для него прогнозируется максимальная доходность как от заготовки пищевых ресурсов (4.1–5.7 млн руб. в год), так и от заготовки древесины.

*Ключевые слова:* пищевые ресурсы, лесные ягоды, сценарное моделирование, многоцелевое лесопользование, экономическая доступность.

DOI: 10.31857/S0024114823050042, EDN: OLJQJY

Актуальным направлением лесной науки является разработка путей перехода на многоцелевое лесопользование. Необходимость совмещения сразу нескольких экосистемных услуг на одном участке обсуждается в российских и зарубежных исследованиях (Millennium ..., 2005; Тебенькова и др., 2019). Прогноз совместимости различных экосистемных услуг может быть осуществлен с использованием сценарного математического моделирования (Grammatikopoulou, Vařkářová, 2021; Chumachenko et al., 2021). С применением имитационных моделей возможно спрогнозировать полный цикл развития всех элементов лесной экосистемы на длительный срок и последствия лесохозяйственных мероприятий. Возможности моделирования позволяют осуществить прогноз роста и развития

древостоя, а также других компонентов лесного сообщества, например, лесных ягодников.

Россия имеет перспективы наращивания темпов производства лесных ягод. Из 1508 тыс. тонн эксплуатационных запасов брусники в заготовку сейчас идет 45 тыс. тонн и 35 тыс. тонн черники из возможных 1309 тыс. тонн. Для повышения объемов заготовки лесных ягод необходимо решить проблемы нормативного, ресурсного характера, а также методов определения запасов ресурса (Колерова, 2016; Рынок дикоросов в России ..., 2021).

В рамках многоцелевого лесопользования компромисс между получением качественного древесного сырья и устойчивого урожая ягодников в долгосрочной перспективе возможен при должной организации хозяйства и оправдан экономически (Кожухов, Ключников, 2000). В частности, рубки на участках заготовки ягод возмож-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках молодежной лаборатории ЦЭПЛ РАН “Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов” (регистрационный номер 122111500023-6).

ны при условии проведения их в зимнее время. Для брусничников и черничников нежелательны сплошные рубки, так как они способствуют исчезновению кустарничков на длительный срок (Обыденников, Войтюк, 2007; Курлович и др., 2015). Для поиска такого компромисса было проанализировано влияние хозяйственных мероприятий на ягодники в условиях южной тайги европейской части России (Колычева и др., 2022).

Оценка урожайности делится на долгосрочный прогноз (прогнозирование средней величины урожайности) и краткосрочный прогноз для определенного растительного сообщества на ближайший сезон (прогнозирование возможного урожая по наличию цветочных почек и по объему и массе незрелых ягод с учетом температуры и влажности на вегетационный период). Первый метод удобен в применении, так как его использование не требует каких-либо дополнительных полевых наблюдений. Нормативы, построенные по этому принципу, позволяют прогнозировать среднюю величину урожая, используя только данные лесоустройства. Второй подход предполагает высокую точность, однако высокзатратен и трудоемок, а также не подходит для долгосрочного планирования, чаще используется как дополнение на определенном участке при проведенном долгосрочном прогнозе (Болтвина, Иванова, 2016; Шевелев, Невзоров, 2017).

В настоящий момент на территории России определение запасов пищевого сырья проводится с использованием таксационных характеристик насаждений (ТЛУ, породный состав, возраст, полнота). Конкретный алгоритм расчетов определяется наличием нормативно-справочных таблиц связи урожайности вида с таксационными характеристиками (Курлович, Косицын, 2018, 2019). Для более точного прогноза в многовидовых разновозрастных насаждениях используется учет дополнительного фактора, влияющего на урожайность ягодников, – освещенности на уровне напочвенного покрова, полученного в результате модельных расчетов (Дулина, Чумаченко, 2018; Колычева, Чумаченко, 2021).

Включение заготовки ягод в расчет экономического потенциала лесных участков может обеспечить занятость населения и дополнительный доход (Вельм, 2009; Grivins, Tisenkopfs, 2018; Elsedig, Abdalbasit, 2019). Однако организация заготовок невозможна без ряда мероприятий правового, научного и практического характера, реализация которых позволит усовершенствовать правовые основы эксплуатации пищевых ресурсов леса, разработать методы учета сырья и прогнозирования потенциальной продуктивности ягодников, предложить технологические схемы и оборудование по переработке пищевого и лекарственного сырья. Для решения поставленных за-

дач необходимы совершенствование государственного механизма развития сбора и переработки пищевых лесных ресурсов путем разработки критериев выделения лесных участков, передаваемых в аренду для их заготовки, создание основ нормативной базы оценки и учета сырья и прогнозирования потенциальной продуктивности дикоросов, разработка схемы зонирования лесов. Организация многоцелевого лесопользования должна опираться на прогноз характера динамики пищевых ресурсов и их потенциальных запасов в различных условиях местопроизрастания и при разных формах заготовки древесины. Одной из основных задач лесного хозяйства должна стать разработка методов учета различных лесных продуктов и оценка их эксплуатационного значения в системе лесного хозяйства (Шевелев и др., 2011).

Цель работы – провести анализ запасов и условий для заготовки пищевых ресурсов для территории участкового лесничества с учетом их пространственного распределения и доступности. Для достижения цели необходимо (1) оценить общий потенциал ягодоносных площадей на объекте, (2) подобрать участки, пригодные для промышленного использования, (3) рассчитать экономический потенциал ягодников.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

### *Описание модели FORRUS-S и сценариев моделирования*

Для расчета была использована имитационная модель прогноза динамики основных таксационных показателей разновозрастных многовидовых насаждений FORRUS-S (FORest of RUSsia – Stand), которая дает возможность прогнозировать и анализировать динамические процессы в лесных насаждениях европейской части России (Чумаченко и др., 2004, 2006а, б, 2008). На основании полученных характеристик насаждения модель осуществляет долгосрочный прогноз урожайности лесных ягод с шагом 5 лет и выдает значения средней урожайности, в которые включены высокоурожайные и неурожайные годы (Колычева, Чумаченко, 2021).

Для оценки влияния заготовки древесины на урожайность ягодников выбраны несколько контрастных сценариев ведения лесного хозяйства (табл. 1): сценарий А – с 60% освоения расчетной лесосеки, без посадки лесных культур, без ухода; сценарий Б – с 95% освоения расчетной лесосеки, посадкой лесных культур на 50% вырубков; сценарий В – с 95% освоения расчетной лесосеки, посадкой лесных культур на 50% вырубков, с уходом в молодняках и средневозрастных насаждениях.

**Таблица 1.** Параметры сценариев

Параметры ведения хозяйства*	Шифр сценария		
	А	Б	В
Заготовка древесины, % расчетной лесосеки	60%	95%	95%
Лесные культуры, % от площади сплошных рубок	—	50%	50%
Рубки ухода в молодняках	—	—	В соответствии с Правилами ухода (Приказ ..., 2020)
Рубки ухода в средневозрастных насаждениях	—	—	

Примечание. Сценарии учитывают целевое назначение лесов. В эксплуатационных лесах моделируются сплошные рубки, в защитных лесах – выборочные рубки в тех категориях, где это не запрещено Лесным кодексом.

**Таблица 2.** Распределение покрытых лесной растительностью земель на территории лесничества по типам лесорастительных условий и преобладающим породам

Порода	Тип лесорастительных условий, га											Всего
	A2	A3	A4	A5	B2	B3	B4	B5	C2	C4	C5	
С	4156.2	1237.9	1018	1844.2	122.0	6.6	11.2	9.3	22.5		1.0	8428.9
Б	130.6	14.1	69.9	32.9	3281.9	779.6	829.8	699.3	1688.8	150.7	94.4	7772
Е	73.0	26.5	19.9		1660.9	550.4	246.1	19.2	126.9	7.8	16.7	2747.4
ОЛС					9.9				2.7	1.4		14.0
ОС	2.0				63.5	17.5	1.2		572.6	21.2		678.0
Р	91.7	16.0		0.9	20.8	2.2	3.4	5.0				140.0
Всего	4453.5	1294.5	1107.8	1878.0	5159.0	1356.3	1091.7	732.8	2413.5	181.1	112.1	19780.3

### Характеристики объекта исследования

Объектом исследования является Паше-Капецкое участковое лесничество арендного участка ИКЕА-Индастри Тихвин, расположенное на востоке Ленинградской области, в Тихвинском районе; площадь объекта – 25 129 га. Территория находится на границе подзон средней и южной тайги, в соответствии с лесохозяйственным районированием относится к Балтийско-Белозерскому таежному лесному району, среднетаежному району европейской части РФ.

Анализ таксационного описания Паше-Капецкого участкового лесничества показал, что средний возраст насаждений – 69 лет, полнота – 0.74. Типы лесорастительных условий объекта разнообразны, всего описано 11 типов от свежих боров (А2) до заболоченных сложных суборей (С5) (табл. 2). Наиболее распространенные ТЛУ на территории объекта А2 и В2, что говорит о преобладании небогатых и свежих местообитаний (Воробьев, 1953; Ханина, 2019). Эти ТЛУ, как и А3, В3, являются благоприятными для произрастания ягодных кустарничков на европейской части территории России (Дулина, Чумаченко, 2018). На территории имеются участки с относительно богатыми почвами в условиях сложных суборей (С2), на которых можно прогнозировать хорошие урожаи от сбора малины (*Rubus idaeus* L.).

Наиболее предпочтительными местами произрастания для черники являются ТЛУ А3-4, В3-4, С3 с преобладанием сосны, ели или березы, в возрасте более 60 лет, с полнотой 0.6–0.8; для брусники – ТЛУ А2-4, В2-4 с преобладанием сосны, ели или березы, в возрасте более 40 лет, с полнотой 0.3–0.4; для малины – ТЛУ А3, В3, С3 на вырубках сосны, ели или березы, в возрасте до 15 лет (Дулина, Чумаченко, 2018). Из этого следует, что в лесах участкового лесничества можно ожидать высокой продуктивности черники.

### Расчет экономического потенциала заготовки лесных ягод

Исходя из начального состояния древостоя и особенностей древесных пород, была спрогнозирована урожайность лесных ягод. При расчете использовались справочные показатели для близких к Ленинградской области условий южнотаежной подзоны (Курлович, Косицын, 2018).

Расчет урожайности лесных ягод происходит в модуле “Пищевые ресурсы” модели FORRUS-S. Прогноз урожайности осуществляется с использованием разработанных ранее универсальных уравнений, в которых в качестве переменных применяются таксационные характеристики древостоя и освещенность, рассчитанная в процессе моделирования (Колычева, Чумаченко, 2021).

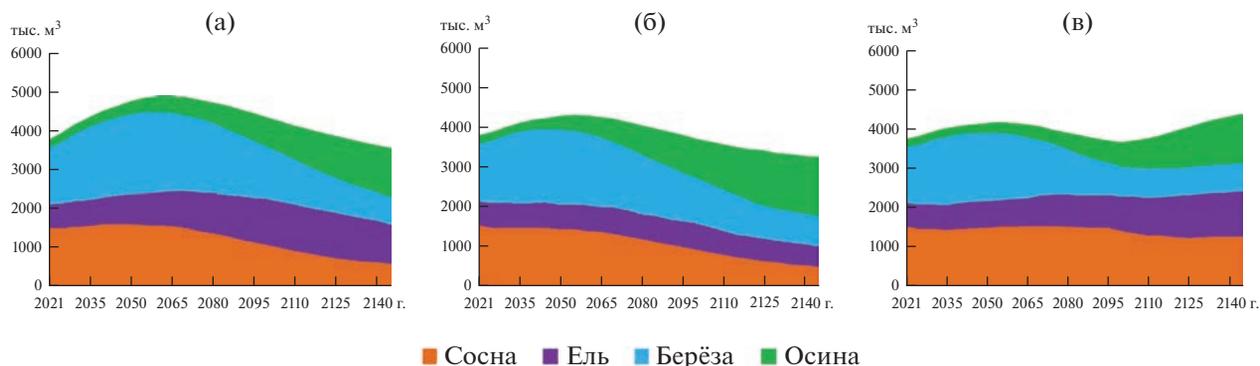


Рис. 1. Динамика породного состава по запасу насаждений для трех сценариев ведения хозяйства.

Для экономической оценки ягодных ресурсов учитывается промысловый урожай, являющийся частью общего биологического запаса, которую можно изымать без ущерба для дальнейшего воспроизводства ресурса, и составляющий 50%. В расчет были взяты участки, среднеголетняя урожайность ягодников на которых составляла более 50 кг/га (Методика подбора ..., 1986).

Для определения возможности заготовки лесных ягод на конкретной территории необходимо учитывать несколько факторов:

1) участки сбора не должны находиться на территории заповедников или иных ООПТ, на которых запрещена такая деятельность или посещение в целом;

2) в заготовку отводят выделы площадью более 3 га либо несколько смежных выделов общей площадью более 3 га (Потенциальные запасы ..., 2017);

3) по Методике ... (1987) доступными считаются выделы в кварталах, находящихся на расстоянии не более 5 км от ближайших дорог, пригодных для транспортировки сырья. Необходимо также учитывать реки, по которым возможна вывозка сырья, и дороги, которые предполагается построить в ближайшее время для вывозки древесины (Шевелев и др., 2011);

4) участки, находящиеся на расстоянии 2 км от населенных пунктов, исключаются из промышленной заготовки, так как эти ресурсы остаются для нужд местного населения (Методика ..., 1986).

Перспективными территориями для промышленной заготовки ягод признаются такие, для которых сочетание доступность-урожайность является оптимальным (Грязькин и др., 2020). Таким образом, помимо таксационного описания, для определения экономического потенциала участка необходимо использование картографических материалов. Решение актуальной в настоящее время задачи транспортного моделирования (Подольская, 2021) проводилось в работе с использованием ГИС-пакета.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Долгосрочный прогноз динамики насаждений Паше-Капецкого участкового лесничества*

Динамика насаждений просчитана на 120 лет для трех описанных выше сценариев ведения лесного хозяйства. Сценарий А (60%-ное освоение расчетной лесосеки, естественное возобновление и отсутствие уходов) приводит к постепенной смене хвойных пород мелколиственными, на местах вырубок восстанавливается преимущественно осина. В выделах, не пройденных рубками, под пологом березы и сосны развивается ель и постепенно сменяет их (рис. 1а). В сценарии Б (95%-ное использование расчетной лесосеки, без ухода за лесами) смена пород выражена еще резче, т.к. больше площадей попадает в сплошную рубку, созданные на вырубках культуры хвойных пород без ухода погибают и сменяются мелколиственными молодняками (рис. 1б). Сценарий В благодаря полному циклу ухода за культурами хвойных пород поддерживает их запасы на постоянном уровне, но и в этом случае не удастся избежать увеличения площадей осинников (рис. 1в). Таким образом, в составе преобладают запасы сосны и ели (рис. 1).

В соответствии с изменениями запасов пород меняются и прогнозируемые объемы их заготовки (рис. 2). Объемы заготовки рассчитаны на всю площадь как максимально возможный объем изъятия древесных ресурсов для достижения неистощительного лесопользования. Сценарии А и Б, не предусматривающие ухода за лесами, через 50–60 лет приводят к существенному снижению объемов заготовки хвойных пород, которые замещаются осинной.

Сценарий В с применением рубок ухода позволяет достичь наилучших показателей с точки зрения как объема, так и породного состава заготавливаемой древесины, т.к. с 2095 г. моделирования (начало второго оборота рубки для хвойных пород) наибольшие объемы заготовки со-

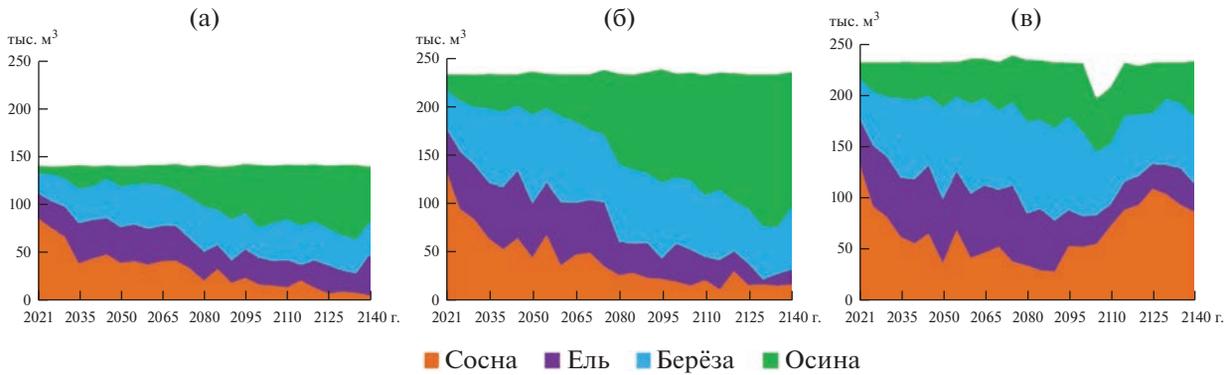


Рис. 2. Объемы заготовки древесины для трех сценариев ведения хозяйства.

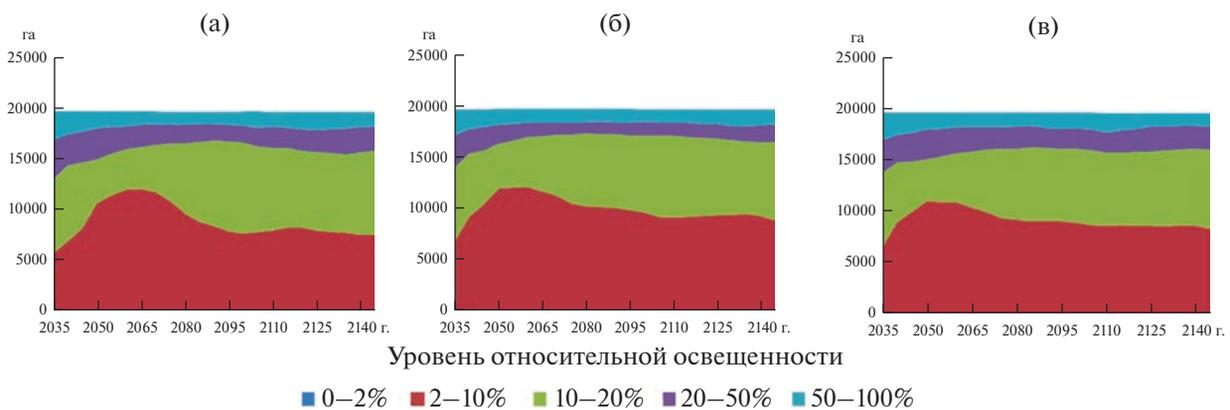


Рис. 3. Изменение площади лесных земель с различным уровнем освещенности на уровне почвы для трех сценариев ведения хозяйства.

ставляет сосна, и поэтому сценарий является наиболее перспективным.

На основе динамики древостоев была проанализирована относительная освещенность на уровне почвы при различных сценариях ведения лесного хозяйства (рис. 3). Гистограммы описывают изменение площади лесных земель с различным уровнем освещенности напочвенного покрова. Проведение рубок разреживает лесной полог, вследствие чего повышается освещенность на участке. Появляются площади с освещенностью 20–50% и 50–100% относительно открытого пространства, что благоприятно сказывается на продуктивности брусники и малины. При этом большую долю площади лесничества составляют участки, предпочтительные для произрастания черничников (до 15%).

*Ресурсный потенциал ягодников на объекте*

Наиболее продуктивными ягодами на всей территории являются черника и брусника, урожай первой при различных сценариях ведения хозяйства изменяется от 25 до 48 т/год, второй –

от 7 до 15 т/год (рис. 4). Наиболее продуктивным лесохозяйственным сценарием является вариант В – сценарий с проведением посадки лесных культур на 50% от пройденных сплошными рубками участков и обязательным уходом в молодняках и средневозрастных насаждениях.

Наименьшая урожайность зафиксирована в сценарии Б, что является следствием отсутствия ухода в лесных культурах из-за высокой густоты насаждений и последующей смены сосны на осину, под пологом которой не формируются ягодники.

При В – сценарии ведения хозяйства максимальные стабильные урожаи сохраняются на протяжении всего периода моделирования, наименьшие показатели зафиксированы в сценарии Б. Такое распределение напрямую связано с биологическими характеристиками ягодника, который угнетается под воздействием сплошных рубок, а без ухода за лесными культурами не формируется полог средней полноты, в котором ягода дает максимальные урожаи.

Потенциал брусничников ниже черничников, но запасы на объекте также значительны.

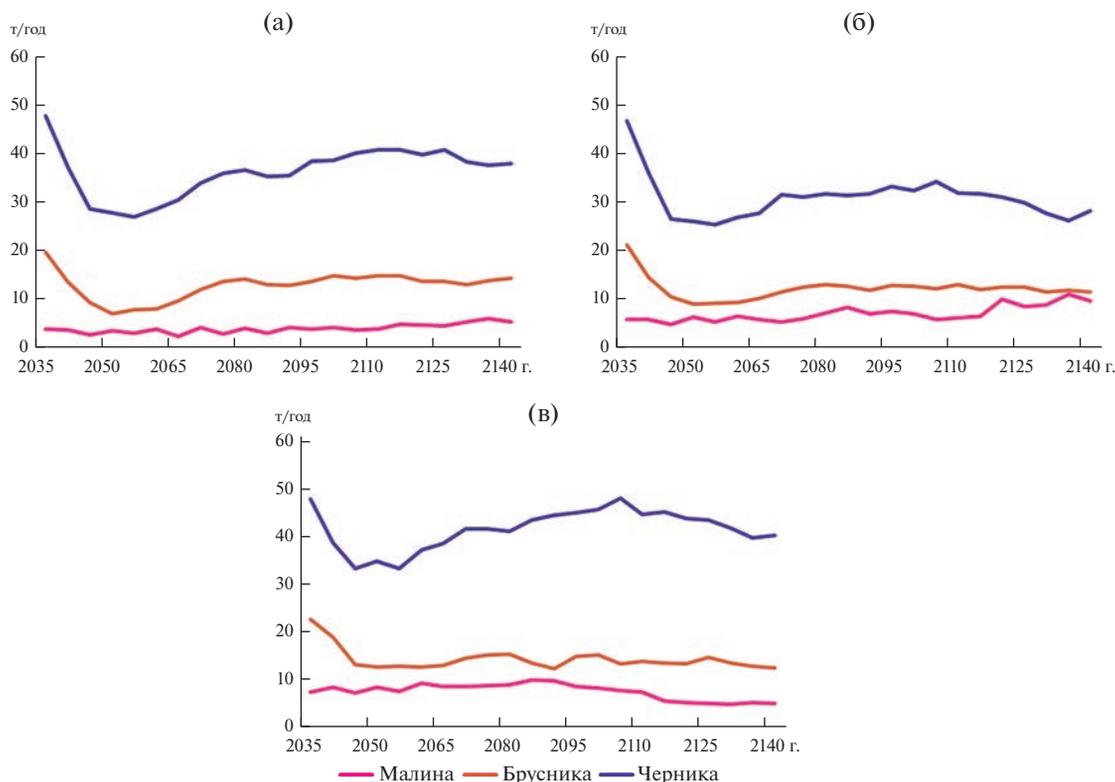


Рис. 4. Прогноз урожая малины, брусники, черники.

Малина произрастает и плодоносит в производственных объемах только на открытых участках. Оптимальными условиями для плодоношения являются открытые места, пройденные сплошными рубками, – участки со второго года после рубки и до смыкания полога насаждения. Наибольшая продуктивность прогнозируется в первые 15 лет для сценария В (рис. 4). Вырубка больших площадей предполагает разрастание малинников. Посадки культур и уход за молодняками оказывают небольшое влияние на урожай малины, так как основную массу ягод можно получить в междурядьях молодняков возраста до 15 лет.

#### Прогноз доходности заготовки пищевых ресурсов

Был рассчитан суммарный потенциал прибыли со всего Паше-Капецкого участкового лесничества от заготовки ягод. Для этого использовались закупочные цены ресурсов на территории Тихвинского района, полученные с сайтов и соцсетей объявлений закупки ягод и грибов на 2021 год. Стоимость закупки ягод для черники и брусники составляла 200 руб./кг, малины – 160 руб./кг. Не учитывались затраты на заготовку и транспортировку ягод.

Высокие показатели доходности достигаются в сценарии В – от 10 до 15 млн руб. в год со всей площади участкового лесничества. Наименьший

суммарный доход – от 7 до 14 млн руб. в год – наблюдается в сценарии Б с высоким процентом освоения расчетной лесосеки и отсутствием ухода в молодняках. В среднем разница между сценариями в размере дохода составляет 2 млн руб. в год (или 13–20%).

#### Подбор участков для промышленной заготовки лесных ягод и участков для нужд местного населения

Учитывая особенности объекта, не все выделы могут быть пригодны для промышленного сбора. Для оценки транспортной доступности выделов и их близости к населенным пунктам в программных комплексах ГИС были векторизованы дороги с подразделением их по проходимости, а также населенные пункты. В качестве базовой информации для векторизации использовались общедоступные векторные и растровые карты, данные дистанционного зондирования. Был сформирован граф дорог, дополненный кратчайшими расстояниями от существующих дорог до центров выделов участкового лесничества с учетом естественных преград – рек, болот и т.п. Далее, используя инструменты сетевого анализа, в ГИС рассчитана удаленность каждого выдела от дорог, доступных для проезда легковых автомобилей, и

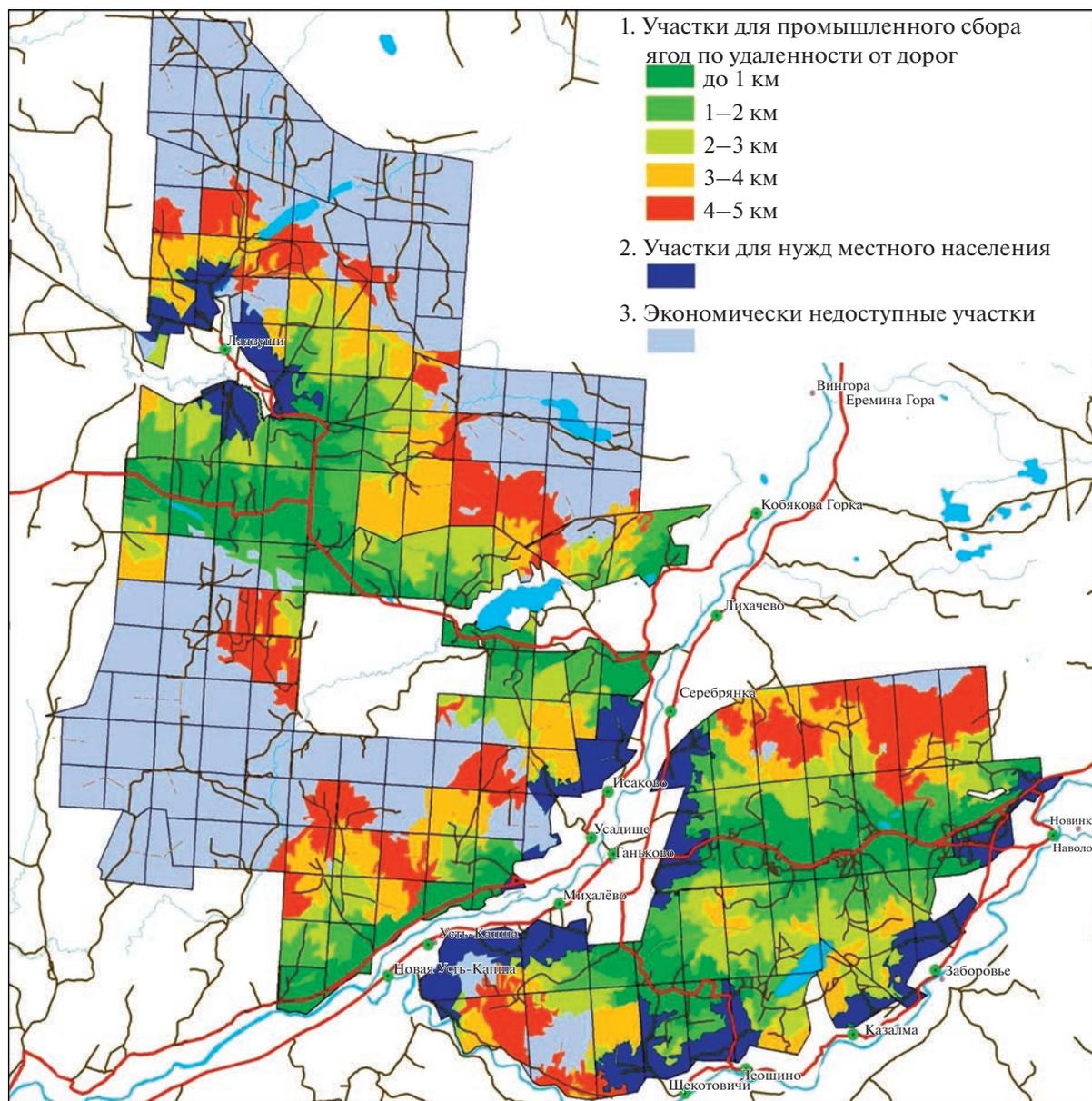


Рис. 5. Зонирование территории Паше-Капецкого лесничества по доступности пищевых ресурсов.

удаленность от населенных пунктов с учетом всех существующих дорог.

В зону промышленной заготовки были включены участки, находящиеся на расстоянии более 2 км от населенных пунктов, но менее 5 км от дорог, доступных для легкового транспорта в летний период (рис. 5) (на карте представлены красным цветом). Таким образом, выделена зона возможной промышленной заготовки, которая не затрагивает интересов местного населения и будет экономически рентабельна заготовителям. Помимо экономической рентабельности от заготовки пищевых ресурсов, учтен и социальный фактор – необходимость оставлять зоны, свобод-

ные от промышленной заготовки, для заготовки ресурсов местным населением в личных целях. Известно, что большая часть пищевых ресурсов собирается и перерабатывается не в коммерческих целях, а населением в порядке самообеспечения (Колерова, 2016).

Возможность промышленной заготовки осуществима только на 42% от всей территории, при этом ее объем на этих участках варьирует от 37 до 48% от общих запасов в зависимости от сценария.

На рис. 6 приведен потенциальный доход от заготовки ягод по зонам. Для черники потенциальный доход со всего участка для сценариев А и В – от 6 до 10 млн руб. в год, в промышленную за-

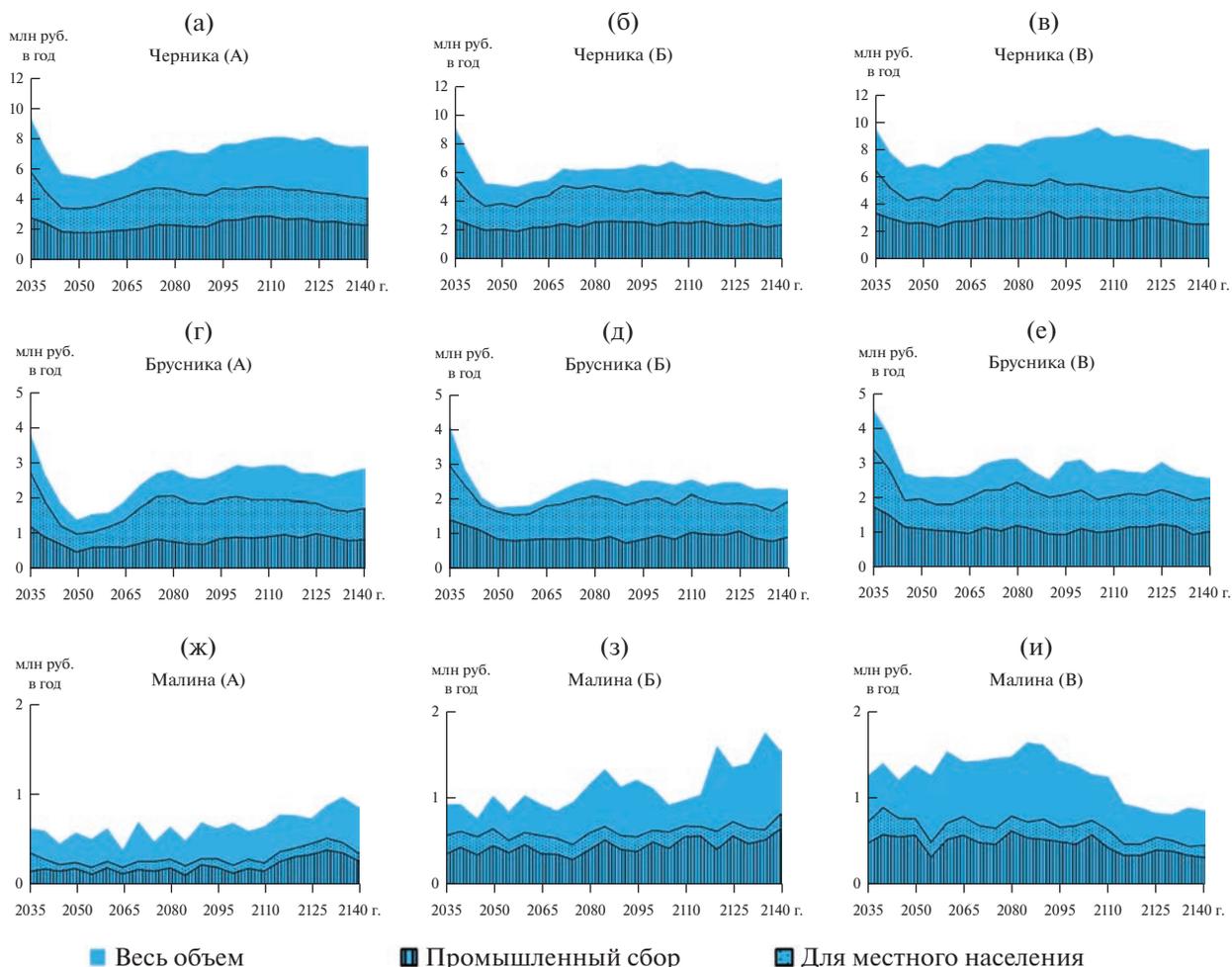


Рис. 6. Прогноз урожая малины, брусники, черники.

готовку можно отнести ресурсов на 2–3.8 млн руб. ежегодно. В сценарии Б при сокращении общей доходности участка до 5–7 млн руб. в год можно получить с заготовки ягоды 2–2.9 млн руб. в год на участках, предназначенных для промышленного сбора. Для брусники расхождение предполагаемого дохода в сценариях ниже, чем у черничников, – менее 1 млн руб. в год. С участков для промышленной заготовки максимальную сумму дохода можно получить в сценариях А и В – от 1 до 1.7 млн руб. в год. Наименее перспективным с точки зрения промзаготовки брусники является сценарий Б с доходностью от 0.6 до 1.1 млн руб. в год.

По сравнению с черникой и брусникой малина вносит меньший вклад в доход с лесного участка. В наиболее продуктивном сценарии В от общей доходности ягод на участке 0.9–1.5 млн руб. в год при промышленной заготовке может быть получено от 0.4 до 0.6 млн руб. в год. Наименее продуктивный сценарий А за весь период моделирования может принести от 0.5 до 1 млн руб., а с зоны промышленной заготовки выручка составит 0.2–0.3 млн руб. в год.

Участки для нужд местного населения занимают 30% всей территории лесничества, при этом запас ягод на таких участках составляет 28–33% от потенциально возможной суммы. Сбор черники для местного населения оценен в 1–2.5 млн руб. в год, брусничников – 0.5–1.5 млн руб. в год, малины – 0.1–0.2 млн руб. в год (рис. 6).

Экономически недоступные участки занимают 28% территории лесничества. В среднем на этих участках остается 27–36% ресурсов в зависимости от сценария ведения хозяйства. Вовлечение этих ресурсов в заготовку может помочь расширение дорожной сети.

Использованная в исследованиях имитационная модель позволяет рассчитать возможную продуктивность лесных пищевых ресурсов (ягод) для каждого выдела, исходя из характеристик древостоя, в том числе его вертикальной структуры. При планировании заготовки пищевых ресурсов необходимо строить прогнозы на основе актуальных данных о составе напочвенного покрова.

Хозяйственная деятельность влияет на состояние ягодников как непосредственно – через уни-

чтожение напочвенного покрова при заготовках и 100%-ную освещенность на вырубках, которая губельна для черники, и косвенно — через изменение сомкнутости полога при выборочных рубках и изменение породного состава. Ход кривых производственной продуктивности для черники и брусники при всех трех сценариях сходный — максимум в начале срока сменяется падением к 30–40 годам, затем некоторым ростом и стабилизацией. Это можно объяснить тем, что изначально насаждение имеет средний возраст 69 лет и ягодники там уже активно плодоносят, но после проведения сплошных рубок им необходим длительный период восстановления — 40–60 лет. Если в сценариях А и В общая урожайность ягодников (за исключением малины) восстанавливается до исходных значений, то в сценарии Б этого не происходит из-за изменения соотношения преобладающих пород в пользу осины.

Анализ ресурсной базы для отдельного участка лесничества показывает, что организация заготовки может быть осложнена как минимум двумя факторами: неравномерностью распределения ресурса по площади и отсутствием дорог, по которым можно обеспечить доступ к ресурсам. В нашем случае недоступными оказываются ресурсы на 28% площади участкового лесничества, что, в зависимости от сценария ведения хозяйства, соответствует 27–36% объема возможных заготовок.

Примерно такую же площадь предлагается выделять для нужд местного населения. Никакими нормативно-правовыми актами это не регулируется, Методика ... (1986) носит чисто рекомендательный характер. Единственной нормой лесного законодательства, учитывающей интересы местного населения, является выделение ОЗУЛ — “участков лесов вокруг поселков городского типа, сельских населенных пунктов” в радиусе 1 км от границ населенных пунктов. Тем не менее исключение двухкилометровой зоны, прилегающей к населенным пунктам, из площади аренды в целях заготовки пищевых ресурсов позволит сгладить потенциальные конфликты с местным населением в отсутствие четких норм и правил.

Моделирование показало, что максимальная продуктивность ягодников (рис. 4), а также максимальный возможный доход от заготовки ягод (рис. 6) обеспечиваются при интенсивной модели ведения хозяйства, когда на вырубках в короткий срок восстанавливаются насаждения хвойных пород, оптимальная полнота для основного ресурса — черники — поддерживается рубками ухода. Однако ведение интенсивного хозяйства не всегда возможно и целесообразно. При экстенсивной форме хозяйства с частичным освоением расчетной лесосеки и ориентацией на естественное лесовосстановление

также возможно поддерживать удовлетворительную продуктивность ягодников.

Наши предыдущие исследования показали, что средний за весь период чистый доход (за вычетом на доставку и транспортировку) от заготовки древесины может варьировать от 10.4 млн руб. в сценарии А до 23.5 млн руб. в сценарии В (Киселева и др., 2021). Средний доход от промышленной заготовки ягод в этих сценариях составляет 4.5–5 млн руб. Таким образом, при невозможности организовать интенсивное лесопользование заготовка пищевых ресурсов леса может принести дополнительный доход, сопоставимый с прибылью от рубок древесины.

Сценарий Б, предполагающий активную заготовку древесины и формальное выполнение требований проекта лесовосстановления, в долгосрочной перспективе приводит как к качественному изменению состава вырубаемой древесины и падению дохода, так и к снижению суммарной продуктивности ягодников.

Таким образом, при рассмотрении перспективы выбора сценария, нацеленного на промышленную заготовку ягод для получения дополнительной прибыли, рекомендуется сценарий В, доходность которого колеблется от 4.1 до 5.7 млн руб. в год, вторым по доходности является сценарий А (от 3.2 до 4.6 млн руб. в год), и самым низкоэффективным является сценарий Б с возможным доходом от 2.5 до 4.4 млн руб. в год.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данный подход анализа запасов и условий заготовки лесных ягод с учетом их пространственного распределения может быть применен при принятии управленческих решений на лесном участке, так как потенциально ягодоносные участки могут принести дополнительный доход, но нуждаются в соблюдении особого режима пользования. Долгосрочный прогноз является универсальным подходом для определения перспективных для сбора ягодников участков, он может быть применен ко всем объектам центра европейской части России, с которыми работает модель FORRUS\_S. Так как не везде в регионах существуют справочные данные по урожайности ягодников, принято использовать сведения регионов со сходными климатическими условиями, наличие данных по каждому региону может обеспечить более точный прогноз, в том числе и модельный. Повысить точность работы модели возможно также при наличии актуальных таксационных описаний с полной информацией о всей структуре древостоя, включая подрост и подлесок.

В результате исследования и долгосрочного модельного прогноза было выяснено, что при многоцелевом лесопользовании возможно полу-

чение дополнительного дохода от заготовки лесных ягод. Расчет проведен по производственной продуктивности, вследствие чего на участках остается достаточно ресурса для возобновления. Был оценен потенциал ягодоносных площадей на территории объекта Паше-Капецкого участкового лесничества, выяснено, что черника является наиболее продуктивным ягодником на объекте и достигает урожаев от 25 до 48 т/год в зависимости от сценария ведения хозяйства. Вторым по продуктивности являются брусничники с урожаем от 7 до 15 т/год. Наиболее продуктивным лесохозяйственным сценарием является В – сценарий с обязательным проведением 50% посадки лесных культур от пройденных сплошными рубками участков, а также обязательным уходом в молодняках, средневозрастных посадках. Наименее перспективным является сценарий Б с проведением лесовосстановления и отсутствием рубок ухода, даже в сравнении со сценарием А, где отсутствуют и посадки лесных культур, и рубки ухода.

Несмотря на то, что общий запас ягод на участке большой, для заготовки подходит не вся территория. Проведенный анализ с использованием ГИС и решением задачи транспортного моделирования показал, что участок делится на зоны, (1) которые необходимо оставить для заготовки местным населением, (2) зоны на которых возможно вести промышленную заготовку и (3) экономически нерентабельные участки. Из всего запаса ягодных ресурсов в заготовку может идти только 37–48%, при этом 28–33% остается для нужд местного населения, а 27–36% территории является нерентабельной для заготовки пищевых ресурсов. Ситуация может измениться при расширении дорожной сети.

Подсчитан экономический потенциал участков для промышленной заготовки ягод, выяснено, что наиболее перспективным сценарием является сценарий В с посадкой лесных культур и полным циклом ухода за ними, доходность от сбора ягод на участке составляет 4.1–5.7 млн руб. в год. Затем следует сценарий А, где отсутствуют посадки лесных культур и ухода, доходность здесь снижается по сравнению с предыдущим, но получение дополнительного дохода составляет 3.2–4.6 млн руб. в год. Наименее перспективным является сценарий Б с посадкой лесных культур и отсутствием ухода за ними, вместе с продуктивностью насаждения снижается и продуктивность ягодников, а выручка, которую можно получить, составляет 2.5–4.4 млн руб. в год.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Болтвина Е.К., Иванов Я.М.* Модели оптимизации заготовки дикорастущей продукции с интервальными параметрами // Вестник ИрГТУ. 2016. № 6 (113). С. 73–81.

*Вельм М.В.* Формирование предложения на региональном рынке пищевых ресурсов леса // Вестник ИрГТУ. 2009. № 1 (37). С. 92–94.

*Воробьев Д.В.* Типы лесов Европейской части СССР // Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 452 с.

*Грязькин А.В., Корчагов С.А., Грибов С.Е., Гуталь М.М., Чан Ч.Т.* Потенциальные ресурсы лесных ягод в Вологодской области // The Scientific Heritage. 2020. № 45-2 (45). С. 20–24.

*Дулина А.А., Чумаченко С.И.* Обзор моделей оценки пищевых ресурсов лесов центральной части России // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. С. 1–22.

*Кожухов Н.И., Ключников И.Л.* Экономический подход к оценке рубок, воспроизводства и потребления пищевых продуктов леса // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2000. № 1. С. 26–28.

*Колерова В.* Страна Дикоросия // Бизнес-журн. 2016. № 3 (239). С. 26–31.

*Колычева А.А., Чумаченко С.И.* Оценка урожайности лесных ягод с учетом уровня освещенности напочвенного покрова методами имитационного моделирования // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 3. С. 1–25.

*Колычева А.А., Чумаченко С.И., Тебенькова Д.Н.* Потенциал заготовки лесных ягод при различных способах ведения лесного хозяйства на основе модельного прогноза // Лесоведение. 2022. № 5. С. 549–563. <https://doi.org/10.31857/S0024114822050023>

*Курлович Л.Е., Косицын В.Н.* Таксационный справочник по лесным ресурсам России (за исключением дровесины). Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. 282 с.

*Курлович Л.Е., Панков В.Б., Кивилева И.М.* Влияние лесохозяйственной деятельности на состояние и продуктивность пищевых и лекарственных растений // Лесохозяйственная информация. 2015. № 2. С. 24–34.

*Курлович Л.Е., Косицын В.Н.* Методические рекомендации по оценке лесных ресурсов (за исключением дровесины) при государственной инвентаризации лесов. Пушкино: ВНИИЛМ, 2019. 45 с.

Методика выявления дикорастущих сырьевых ресурсов при лесоустройстве. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1987. 56 с.

Методика подбора земельных участков государственного лесного фонда для промысловой заготовки клюквы, брусники, черники, голубики. М.: Госкомлес, 1986. 15 с.

*Обыденников В.И., Войтюк М.М.* Сохранение, восстановление и повышение продуктивности ресурсов ягодников в связи с рубками главного и промежуточного пользования // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2007. № 4. С. 6–14.

*Подольская Е.С.* Обзор опыта решения задач транспортного моделирования в лесном хозяйстве // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 4. С. 1–32.

Потенциальные запасы дикорастущих ресурсов Иркутской области / Под редакцией Я.М. Иванько. Иркутск: Изд-во Иркутский ГАУ, 2017. 156 с.

Приказ Минприроды России от 30.07.2020 N 534 “Об утверждении Правил ухода за лесами”. (Зарегистрировано в Минюсте России 18.12.2020 N 61555).

*Киселева В.В., Чумаченко С.И., Митрофанов Е.М., Карминов В.Н., Колычева А.А.* Ресурсные и экономические

аспекты неистощительного лесопользования // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы VI Всероссийской научно-технической конференции. СПб.: СПбГЛТУ имени С.М. Кирова, 2021. С. 212–215.

Рынок дикоросов в России: высокий потенциал и низкий уровень развития: Обзор КМПГ. 2021. 39 с.

Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразии лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.

Ханина Л.Г. Классификация типов лесорастительных условий по индикаторным видам Воробьева-Погребняка: база данных и опыт анализа лесотаксационных данных // Вопросы лесной науки. 2019. Т. 2. № 4. С. 1–30.

Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства // Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность. Т. 2. М.: Наука, 2004. С. 492–506.

Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н., Починков С.В. Имитационное моделирование влияния лесохозяйственных воздействий на лесные экосистемы // Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы // ЦЭПЛ РАН. М.: Наука, 2008. С. 314–328.

Чумаченко С.И. Имитационное моделирование многовидовых разновозрастных насаждений: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16. М.: МГУЛ, 2006 б. 297 с.

Чумаченко С.И. Концепция построения биоэкологических моделей многовидовых разновозрастных лес-

ных насаждений для зоны хвойно-широколиственных лесов и южной тайги // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2006 а. № 2. С. 7–13.

Шевелев С.Л., Немич Н.С., Михайлов П.В., Гапонова Г.А. К вопросу комплексного использования лесов в Красноярском крае // Хвойные бореальные зоны. 2011. Т. 29. № 3–4. С. 309–312.

Шевелев С.Л., Невзоров В.Н. Основные пищевые и лекарственные растительные ресурсы лесов Средней Сибири. Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2017. 174 с. ISBN 978-5-94617-403-9

Chumachenko S., Kiseleva V., Kolycheva A., Karminov V. Long-term forecast of forest ecosystem services under different forest use scenarios // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. P. 012039.

<https://doi.org/10.1088/1755-1315/875/1/012039>

Elsedig A., Abdalbasit M. Economic of Wild Fruits and It Is Contribution to Rural People. 2019. 557 p.

[https://doi.org/10.1007/978-3-030-31885-7\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-31885-7_5)

Grammatikopoulou I., Vačkářová D. The value of forest ecosystem services: A meta-analysis at the European scale and application to national ecosystem accounting // Ecosystem Services. V. 48. 2021. 101262, ISSN 2212-0416/

<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2021.101262>

Grivins M., Tisenkopfs T. Benefitting from the global, protecting the local: The nested markets of wild product trade // J. Rural Studies. 2018. V. 61. P. 335–342. ISSN 0743-0167.

<https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2018.01.005>

Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. USA, Washington: Island Press, 2005. (URL: <http://www.millenniumassessment.org/en/Reports.aspx#>)

## Analysis of the Stocks and Conditions of Harvesting for Forest Berries with Considering Their Spatial Distribution and Availability

A. A. Kolycheva<sup>1, 2, \*</sup>, S. I. Chumachenko<sup>2</sup>, V. V. Kiseleva<sup>2</sup>, and A. Ju. Agol'cov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Center for Forest Ecology and Productivity, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>2</sup>Mytishchi Branch of Bauman Moscow State Technical University, Mytishchi, Russia

\*E-mail: [anna\\_dulina@bk.ru](mailto:anna_dulina@bk.ru)

Within the framework of the multi-purpose forest management concept, the resource and economic potential of harvesting wild berries was analyzed under different forest management scenarios. As a tool for forecasting and analysis, scenario-based simulation was used to model the forest ecosystems dynamics under the clearcut and the selective felling management types. The object of research is the Pashe-Kapetskoe district forestry of the Leningrad Region, the calculation was carried out for a period of 120 years. Based on the forest condition types<sup>7</sup>, species composition and simulated illumination at the ground level data, the potential productivity of wild berries was calculated. The most productive resources on the territory were bilberry and lingonberries, the predicted yield of which reaches 25–48 t/ha and 7–15 t/ha respectively. Zoning of the territory was carried out according to the resources availability for industrial harvesting, taking into account the interests of the local population. 37–48% of the wild berries harvest was available for industrial harvesting, about 30% was allocated for the needs of the local population, and 27–36% of the resource remained in economically inaccessible areas. The most promising was the scenario with artificial restoration of 50% of the clearcut areas and a full maintenance cycle. For this scenario, the maximum profitability was predicted from both the food resources procurement (4.1–5.7 million rubles per year) and the harvesting of timber.

**Keywords:** food resources, wild berries, scenario modeling, multi-purpose forest management, economic accessibility.

**Acknowledgements:** The work was carried out within the framework of the youth laboratory CEPL RAS “Climate-regulatory Functions and Biodiversity of Forests” (registration number 122111500023-6).

## REFERENCES

- Boltvina E.K., Ivan'ov Y.M., Modeli optimizatsii zagotovki dikorastushchei produktsii s interval'nymi parametrami (Models for optimizing the harvesting of wild products with interval parameters), *Vestnik IrGTU*, 2016, No. 6 (113), pp. 73–81.
- Chumachenko S., Kiseleva V., Kolycheva A., Karminov V., Long-term forecast of forest ecosystem services under different forest use scenarios, *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, p. 012039. DOI 10.1088/1755-1315/875/1/012039
- Chumachenko S.I., *Imitatsionnoe modelirovanie mnogovidovykh raznovozrastnykh lesnykh nasazhdenii. Diss. dokt. biol. nauk* (Simulation of multi-species uneven-aged forest stands. Doctor's biol. sci. thesis), Moscow: MGUL, 2006, 297 p.
- Chumachenko S.I., Kontseptsiya postroeniya bioekologicheskikh modelei mnogovidovykh raznovozrastnykh lesnykh nasazhdenii dlya zony khvoino-shirokolistvennykh lesov i yuzhnoi taigi (The concept of building bioecological models of multi-species forest plantations of different ages for the zone of coniferous-deciduous forests and the southern taiga), *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik*, 2006a, No. 2, pp. 7–13.
- Chumachenko S.I., Palenova M.M., Korotkov V.N., Pochinkov S.V., Imitatsionnoe modelirovanie vliyaniya lesokhozyaistvennykh vozdeistvii na lesnye ekosistemy (Simulation modeling of the influence of forestry impacts on forest ecosystems), In: *Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii: metodologiya i metody* (Monitoring of the biological diversity of forests in Russia: methodology and methods), Moscow: Nauka, 2008, pp. 314–328.
- Chumachenko S.I., Palenova M.M., Korotkov V.N., Prognoz dinamiki taksatsionnykh pokazatelei lesnykh nasazhdenii pri raznykh stsenariyakh vedeniya lesnogo khozyaistva (The forecast of the dynamics of taxation features of forest stands under various scenarios of forest management), In: *Vostochnoevropeiskie lesa: Istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 2, pp. 492–506.
- Dulina A.A., Chumachenko S.I., Obzor modelei otsenki pishchevykh resursov lesov tsentral'noi chasti Rossii (Review of models of estimation of food resources of forests of the central part of Russia), *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, Vol. 1, No. 1, pp. 1–22.
- Elsedig A., Abdalbasit M., *Economic of Wild Fruits and Its Contribution to Rural People*, 2019, 557 p. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-31885-7\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-31885-7_5)
- Grammatikopoulou I., Vačkářová D., The value of forest ecosystem services: A meta-analysis at the European scale and application to national ecosystem accounting, *Ecosystem Services*, Vol. 48, 2021, 101262. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2021.101262>.
- Grivins M., Tisenkopfs T., Benefitting from the global, protecting the local: The nested markets of wild product trade, *J. Rural Studies*, 2018, Vol. 61, pp. 335–342. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2018.01.005>
- Gryaz'kin A.V., Korchagov S.A., Gribov S.E., Gutal' M.M., Chan C.T., Potentsial'nye resursy lesnykh yagod v Vologodskoi oblasti (Potential resources of wild berries in the Vologda region), *The Scientific Heritage*, 2020, No. 45-2 (45), pp. 20–24.
- Khanina L.G., Klassifikatsiya tipov lesorastitel'nykh uslovii po indikatornym vidam Vorob'eva-Pogrebnyaka: baza dannykh i opyt analiza lesotaksatsionnykh dannykh (Classification of forest sites by the Vorobjev-Pogrebnyak's species indicator tables: database and experience of analysis of forest inventory data), *Voprosy lesnoi nauki*, 2019, Vol. 2, No. 4, pp. 1–30.
- Kiseleva V.V., Chumachenko S.I., Mitrofanov E.M., Karminov V.N., Kolycheva A.A., Resursnye i ekonomicheskie aspekty neistoshchitel'nogo lesopol'zovaniya (Resource and economic aspects of sustainable forest management), *Les Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: politics, industry, science, education), Proc. of 6th All-Russian Sci.-Tech. Conf., Saint Petersburg: SPbGLTU imeni S.M.Kirova, 2021, pp. 212–215.
- Kolerova V., Strana Dikorosiya (Country of wildness), *Biznes-zhurnal*, 2016, No. 3 (239), pp. 26–31.
- Kolycheva A.A., Chumachenko S.I., Otsenka urozhainosti lesnykh yagod s uchetom urovnya osveshchennosti napochvennogo pokrova metodami imitatsionnogo modelirovaniya (Estimation of the yield of wild berries taking into account the level of illumination of the ground cover by simulation methods), *Voprosy lesnoi nauki*, 2021, Vol. 4, No. 3, pp. 87–113.
- Kolycheva A.A., Chumachenko S.I., Teben'kova D.N., Potentsial zagotovki lesnykh yagod pri razlichnykh sposobakh vedeniya lesnogo khozyaistva na osnove model'nogo prognoza (Potential for harvesting forest berries under different forest management methods based on model forecast), *Lesovedenie*, 2022, No. 5, pp. 549–563. DOI 10.31857/S0024114822050023
- Kozhukhov N.I., Klyuchnikov I.L., Ekonomicheskii podkhod k otsenke rubok, vosproizvodstva i potrebleniya pishchevykh produktov lesa (An economic approach to assessing felling, reproduction and consumption of forest food products), *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik*, 2000, No. 1, pp. 26–28.
- Kurlovich L.E., Kositsyn V.N., *Metodicheskie rekomendatsii po otsenke lesnykh resursov (za isklyucheniem drevesiny) pri gosudarstvennoi inventarizatsii lesov* (Guidelines for the assessment of forest resources (with the exception of wood) in the state inventory of forests), Pushkino: VNIILM, 2019, 45 p.
- Kurlovich L.E., Kositsyn V.N., *Taksatsionnyi spravochnik po lesnym resursam Rossii (za isklyucheniem drevesiny)* (Taxation handbook on forest resources of Russia (excluding timber)), Pushkino: VNIILM, 2018, 282 p.
- Kurlovich L.E., Pankov V.B., Kivileva I.M., Vliyaniye lesokhozyaistvennoi deyatel'nosti na sostoyaniye i produktivnost' pishchevykh i lekarstvennykh rastenii (Silvicultural activity impacts on food and medicinal plant condition and productivity), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2015, No. 2, pp. 24–34.
- Metodika podbora zemel'nykh uchastkov Gosudarstvennogo lesnogo fonda dlya promyslovoi zagotovki klyukvy, brusniki, cherniki, golubiki*, (Methodology for selecting land plots of the State Forest Fund for commercial harvesting of cranberries, lingonberries, blueberries, blueberries), Moscow: Gosleskhoz SSSR, 1986, 15 p.
- Metodika vyyavleniya dikorastushchikh syr'evykh resursov pri lesoustroistve* (Methodology for identifying wild-growing raw materials in forest management), Moscow: TsBNTI Gosleskhoz SSSR, 1987, 56 p.

*Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, USA, Washington: Island Press, 2005, available at: <http://www.millenniumassessment.org/en/Reports.aspx#>

Obydennikov V.I., Voityuk M.M., Sokhranenie, vosstanovlenie i povyshenie produktivnosti resursov yagodnikov v svyazi s rubkami glavnogo i promezhutochnogo pol'zovaniya (Preservation, restoration and increase in the productivity of berry-growers' resources in connection with final and intermediate fellings), *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik*, 2007, No. 4, pp. 6–14.

Podol'skaya E.S., Obzor opyta resheniya zadach transportnogo modelirovaniya v lesnom khozyaistve (Review of experience in solving problems of transport modeling in forestry), *Voprosy lesnoi nauki*, 2021, Vol. 4, No. 4, pp. 1–32.

*Potentsial'nye zapasy dikorastushchikh resursov Irkutskoi oblasti* (Potential reserves of wild-growing resources of the Irkutsk region), Irkutsk: Izd-vo Irkutskii GAU, 2017, 156 p.

Prikaz Minprirody Rossii ot 30.07.2020 N 534 “*Ob utverzhdenii Pravil ukhoda za lesami*”. (Zaregistrovano v Minyuste Rossii 18.12.2020 N 61555) (Order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated July 30, 2020 N 534 “On approval of the Rules for the care of forests” (registered with the Ministry of Justice of Russia on December 18, 2020 N 61555)).

*Rynok dikorosov v Rossii: vysokii potentsial i nizkii uroven' razvitiya* (Wild plants market in Russia: high potential and low level of development), 2021, 39 p.

Shevelev S.L., Nemich N.S., Mikhailov P.V., Gaponova G.A., K voprosu kompleksnogo ispol'zovaniya lesov v Krasnoyarskom krae (On the issue of integrated use of forests in the Krasnoyarsk Territory), *Khvoinye boreal'nye zony*, 2011, Vol. 29, No. 3–4, pp. 309–312.

Shevelev S.L., Nevzorov V.N., *Osnovnye pishchevye i lekarstvennye rastitel'nye resursy lesov Srednei Sibiri* (The main food and medicinal plant resources of the forests of Central Siberia), Krasnoyarsk: Krasnoyarskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet, 2017, 174 p.

Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.

Vel'm M.V., Formirovanie predlozheniya na regional'nom rynke pishchevykh resursov lesa (Formation of supply in the regional market of forest food resources), *Vestnik IrGTU*, 2009, No. 1 (37), pp. 92–94.

Vorob'ev D.V., *Tipy lesov Evropeiskoi chasti SSSR* (Forest types of the European part of the USSR), Kiev: Izd-vo AN USSR, 1953, 452 p.

УДК 630\*165+630\*181.5:58.085

## РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ БИОТЕХНОЛОГИИ СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА<sup>1</sup>

© 2023 г. И. Н. Третьякова<sup>а</sup>, \*, \*\*, М. Э. Пак<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, д. 50/28, Красноярск, 660036 Россия

\*E-mail: culture@ksc.krasn.ru

\*\*E-mail: mtavi@bk.ru

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.

После доработки 07.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Биотехнология соматического эмбриогенеза в культуре *in vitro* в сочетании с геномной селекцией и криоконсервацией применяется для создания сортовых генетически тестированных быстрорастущих плантаций (программа Multi-Varietal Forestry MVF, Park, 2014, 2016, 2018). В институте леса им. Сукачева СО РАН в 2008 г. впервые была разработана биотехнология соматического эмбриогенеза для лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и получены 42 пролиферирующие клеточные линии, состоящие из эмбрионально-суспензорной массы (ЭСМ). Возраст клеточных линий достигает 13 лет. Между клеточными линиями наблюдалась значительная изменчивость по числу и размеру глобулярных зародышей в пролиферирующих эмбрионных культурах, способности соматических зародышей созревать и прорасти. У разных клеточных линий на 1 г ЭСМ число глобулярных соматических зародышей колеблется от 2040 до 1103, созревает от 10 до 1220 зародышей. Регенеранты прорастают в ростовой камере, и клоны отдельных клеточных линий успешно растут в теплице и далее в почве лесопитомника на стационаре “Погорельский бор” ИЛ СО РАН. Генотипирование клонов по микросателлитным локусам показало полную их генетическую идентичность клеточной линии, из которой они были получены. У клонированных деревьев лиственницы сибирской в семилетнем возрасте произошла закладка генеративных органов. Таким образом, в настоящее время возможно оперативное внедрение программы MVF для плантационного лесовыращивания в России.

*Ключевые слова:* соматический эмбриогенез, клоны, лиственница, сортовое плантационное лесовыращивание.

DOI: 10.31857/S002411482305011X, EDN: MXZMJS

В коммерческом лесоразведении за рубежом в начале XXI в. было создано новое перспективное направление – сортовое плантационное лесовыращивание на основе программы Multi-Varietal Forestry (MVF) (Park, 2014). Эта программа основана на применении биотехнологии соматического эмбриогенеза в культуре *in vitro*. Соматический эмбриогенез (СЭ) – это перепрограммирование развития вегетативных клеток в направлении пути эмбриогенеза, который является уникальным феноменом в развитии голосеменных растений. Этот процесс является наглядным примером тотипотентности растительных клеток и может быть проконтролирован в лабораторных условиях. В основе методов лежит уникальная способность растительных клеток реализовывать при определенных условиях имеющуюся у них генетическую информацию и давать неограниченное количе-

ство высокопродуктивных, устойчивых к патогенам клонированных семян. Применение данной технологии в сочетании с криоконсервацией создает базу для получения хозяйственно ценных генетически тестированных клонов и элитных генотипов, а также позволяет сохранить генетические ресурсы видов хвойных на долгие годы (Klimaszewska, Cyr, 2002; Lelu-Walter et al., 2008; Lelu-Walter, Pâques, 2009; Taniguchi et al., 2020; Peng et al., 2021).

За последние десятилетия, наряду с методами соматического эмбриогенеза и криоконсервации, успешно используется технология геномной селекции (Park et al., 2016; Ding et al., 2018; Lebedev et al., 2020). Данная технология на основе совокупности картирования локусов количественных признаков позволяет прогнозировать фенотип отдельного индивида (Goddard, Hayes, 2007). Таким образом, геномная селекция позволяет идентифицировать элитные генотипы на очень ранней стадии развития без фенотипирования через по-

<sup>1</sup> Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-20008 (<https://rscf.ru/project/22-14-20008/>) и Красноярского краевого фонда науки.

левые испытания и тем самым значительно сократить сроки сортоиспытания в рамках программ лесоразведения (Park et al., 2016; Wu, 2019; Lebedev et al., 2020). Применение биотехнологии соматического эмбриогенеза позволит получить массовый выход клонов растений с желаемыми селекционными признаками – высокопродуктивных, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессам, в том числе к патогенам и вредителям.

Производители посадочного материала хвойных растений, работающие по биотехнологии соматического эмбриогенеза, представлены только зарубежными компаниями (Ding et al., 2018; Park et al., 2018). Пионером в области выращивания хвойных деревьев, интегрировавшим в начале 1990-х гг. соматический эмбриогенез в свою программу селекции ели – ели сизой (*Picea glauca* [Moench] Voss) и ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и разработавшим стратегию MVF, является компания JD Irving Limited (JDI) в Сассексе (Канада, штат Северная Каролина) в сотрудничестве с Канадским центром древесного волокна – подразделением Министерства природных ресурсов Канады. Лаборатория мирового класса Maritime Innovation Limited (подразделение JDI) производит в год порядка 600 тысяч сортовых деревьев посредством СЭ для использования в MVF (Park et al., 2018).

В 2011 году португальская компания KLÓN (Innovative Technologies from Cloning) в ответ на современные экономические вызовы, а также из-за необходимости поддержания биоразнообразия запустила исследовательский проект, направленный на восстановление, улучшение и сохранение элитных генотипов тропической сосны (*Pinus tropicalis*), отобранных по признакам быстрого роста и продуктивности. При этом для сельскохозяйственного сектора были разработаны методики микроразмножения для клонирования генотипов плодовых видов сливы (*Prunus* spp.), маслины (*Olea* spp.), фисташки (*Pistacia* spp.) и ореха (*Juglans* spp.), отобранных по их признакам устойчивости/толерантности к биотическим и/или абиотическим факторам (Pereira et al., 2018).

В том же 2011 г. на базе Института природных ресурсов Финляндии (LUKE) в сотрудничестве с Агентством безопасности продовольствия Evira был запущен проект по внедрению биотехнологии соматического эмбриогенеза ели европейской. Первая партия материала СЭ была зарегистрирована в качестве материала для лесовосстановления в 2017 г. и разрешена к промышленному производству (Aronen et al., 2018).

Холдинговая компания SweTree Technologies (Швеция) занимается селекцией, биотехнологиями размножения через соматический эмбриогенез и клонированием тополей элитных сортов (Hertzberg, 2011).

Компания ArborGen Inc., сотрудничающая со Scion, базируется в США, Австралии, Бразилии и Новой Зеландии. Эта компания имеет 14 коммерческих питомников, выращивающих усовершенствованные с помощью передовых технологий генетически тестированные саженцы деревьев с улучшенными темпами роста, урожайностью, стрессоустойчивостью, устойчивостью к болезням и качественной древесиной сосны ладанной (*Pinus taeda*), сосны лучистой (*Pinus radiata*) и лиственных видов (Ding et al., 2018; Merkle, 2018).

Компания Forest Genetics Ltd, используя биотехнологию соматического эмбриогенеза, поставляет лучшие сорта высокого генетического качества сосны лучистой для лесных плантаций Новой Зеландии и Австралии. Forest Genetics Ltd и ArborGen New Zealand ежегодно производят около 50000 соматических саженцев сосны лучистой (Bonga, 2015). Деревья обладают высокими показателями роста, качества древесины и устойчивости к болезням. Образцы тканей тестируемых сортов криоконсервируют (жидкий азот).

Способы микроразмножения отдельных видов хвойных через соматический эмбриогенез начали широко использоваться в других странах мира, в первую очередь во Франции, Германии, Великобритании, Ирландии, странах Латинской Америки и Скандинавии, Китае (Klimaszewska et al., 2016).

В России в начале XXI в. в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН были начаты экспериментальные работы по культивированию хвойных в культуре *in vitro*. В 2008 г. впервые были получены эмбрионные культуры лиственницы сибирской, которые стабильно продуцировали соматические зародыши (Tretyakova, Barsukova, 2012). В настоящее время коллекция Института леса включает 42 длительно пролиферирующие эмбрионные клеточные линии лиственницы сибирской, которые в течение тринадцати лет массово продуцируют соматические зародыши (до 11 103 глобулярных зародышей на 1 г сырого веса эмбрионально-суспензорной массы (ЭСМ)) (Tretyakova, Park, 2018), 4 клеточных линии сосны стланиковой (*Pinus pumila*) (Tretyakova, Shuvaev, 2018), 3 клеточных линии ели сибирской (Tretyakova et al., 2021). Изучено влияние пептидов растительного происхождения и грибов рода *Trichoderma* на инициацию и рост эмбрионных культур (Tretyakova et al., 2018, 2020).

В данной статье приводятся результаты исследований, выполненных по технологии соматического эмбриогенеза лиственницы сибирской в Институте леса с 2008 по 2022 г. Рассматривается возможность использования разработанной технологии для плантационного выращивания лиственных лесов в России.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объектов были взяты деревья лиственницы сибирской, произрастающие в дендрарии Института Леса СО РАН (Красноярск, 55°59'09" N 92°45'53" E) и естественном древостое Республики Хакасии (вблизи ОЭП “Черное озеро” ИЛ СО РАН, 54°68'67" N, 89°42'78" E). Коллекция пролиферирующих эмбриогенных культур (ЭК) лиственницы сибирской состоит из 42 клеточных линий (КЛ), полученных нами в разные годы (2008–2019) от трех генотипов №№ А4, 10 и 1(35) в результате свободного и контролируемого опыления. Деревья-доноры №№ А4 и 1(35) не имели внешних признаков повреждения (галлов) их лиственничной почковой галлицей (Третьякова и др., 2006; Tretiakova, 2013).

### *Индукция эмбрионально-суспензорной массы*

Для инициации соматического эмбриогенеза из зиготических зародышей лиственницы сибирской использована базовая среда АИ (патент РФ № 2456344, Третьякова, 2012). Среда дополняла мезоинозитом – 100 мг/л (Sigma-Aldrich, США), гидролизатом казеина – 1000 мг/л (Sigma-Aldrich, США), сахарозой 30 г/л (ЗАО “Омскреактив”, Россия) и агаром – 7 г/л (Sigma-Aldrich, США). Уровень регуляторов роста составил: 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д) – 2 мг/л (Sigma-Aldrich, США) и 6-бензоаминопурин (6-БАП) – 0,5–1 мг/л (Sigma-Aldrich, США). Полученные культуры субкультивировали на свежие питательные среды для пролиферации через 30 суток.

### *Пролиферация эмбрионально-суспензорной массы*

Для пролиферации ЭСМ была применена базовая среда АИ (рН 5,8 до автоклавирования), содержащая 2,4-Д (2 мг/л), 6-БАП (0,5 мг/л) и сахарозу (20 г/л). Режим автоклавирования питательных сред: 121°C в течение 20 мин (Gupta, Durzan, 1985; MacKay et al., 2006; Gamborg, Phillips, 1995). В охлажденные питательные среды после автоклавирования добавляли L-глутамин в концентрации 300–500 мг/л (Sigma-Aldrich, США) и в качестве антиоксиданта аскорбиновую кислоту – 300–400 мг/л (Sigma-Aldrich, США) методом холодной стерилизации с использованием бактериальных фильтров (ТРР, Швейцария, размер пор 0,22 мкм). Условия культивирования: темнота, температура 24 ± 1°C. Субкультивирование на свежие питательные среды осуществляли каждые 14 сут.

### *Созревание соматических зародышей*

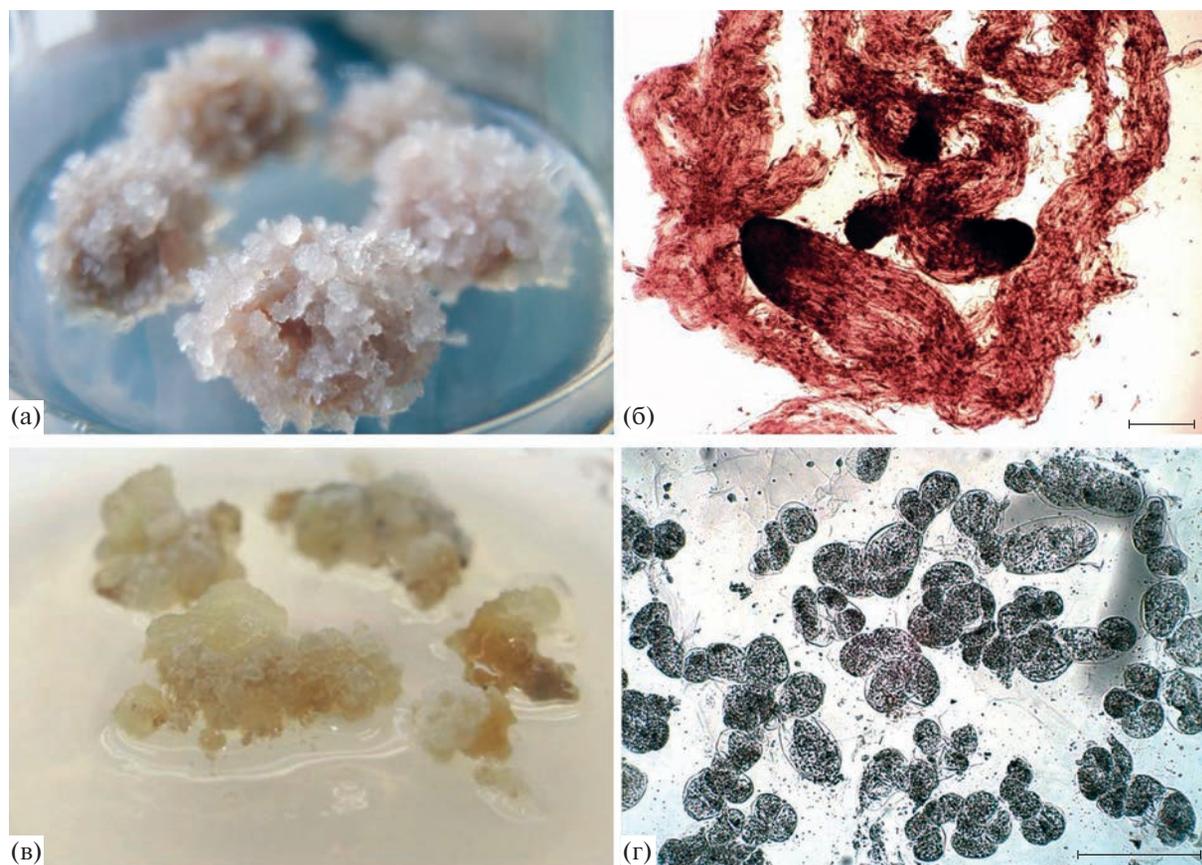
Эксперименты по созреванию соматических зародышей проводили на клеточных линиях, полученных от материнского дерева № А4, произ-

растающего в дендрарии Института леса. Дифференцировка и созревание соматических зародышей происходит в два этапа. Для предсозревания соматических зародышей ЭСМ субкультивировали на питательную среду АИ без гормонов, дополненную мезоинозитом – 100 мг/л, сахарозой – 30 г/л, активированным углем 10 г/л. Далее для созревания соматических зародышей кусочки ЭСМ переносили на среду АИ, содержащую сахарозу (40 г/л), абсцизовую кислоту (АБК) (32 мг/л), индолмасляную кислоту (ИМК) (0,2 мг/л) и полиэтиленгликоль (ПЭГ 8000) (10%). В качестве желирующего агента использовали Gelrite (4 г/л). В охлажденную питательную среду после автоклавирования добавляли регуляторы роста (АБК и ИМК), а также L-глутамин (500 мг/л) и аскорбиновую кислоту (400 мг/л) методом холодной стерилизации с использованием бактериальных фильтров (ТРР, Швейцария, размер пор 0,22 мкм). Культивирование на этапах предсозревания и созревания осуществляли в темноте при температуре 24 ± 1°C.

### *Проращивание и адаптация регенерантов*

Созревшие соматические зародыши для проращивания переносили на базовую среду ½АИ, дополненную активированным углем (2 г/л), свободную от растительных регуляторов роста, в которой в 2 раза снижали концентрацию микро-, макроэлементов и железа, исключали источники органического азота и витаминов, а также уменьшали содержание сахарозы до 10 г/л. Содержание желирующего агента Gellan gum (Sigma-Aldrich, США) – 4 г/л. Проращивание происходило при низкой световой интенсивности (20 mmol m<sup>-2</sup> з-1) и при температуре 24 ± 1°C в течение 5–8 недель до достижения корнем длины 1–2 см. Затем регенеранты переносили в стерильные почвенные условия: песок/торф/вермикулит (1/1/1). При укоренении регенерантов для полива использовали минеральную базу среды АИ (макро- и микроэлементы), разбавленную вчетверо. Адаптацию к условиям пониженной влажности и нестерильным условиям проводили в условиях климатокamеры, приоткрывая сосуды, увеличивая постепенно время. Адаптированные растения-регенеранты высаживали в условия теплицы экспериментального хозяйства “Погорельский бор” Института леса СО РАН. Ежегодно по окончании вегетации проводили измерения высоты клонов.

Анализ иммуногистохимической локализации гормонов в клетках и количественного содержания эндогенных гормонов подробно описаны нами в статьях Tretiakova et al., 2019, 2021. Микросателлитный анализ эмбриогенных культур по девяти локусам изложен в статье Tretiakova et al., 2016, цитогенетический анализ – в статье Goryachkina et al., 2018.



**Рис. 1.** Клеточные культуры лиственницы сибирской: (а) эмбрионально-суспензорная масса; (б) глобулярные соматические зародыши; (в) неэмбриогенный каллус, (г) гистология неэмбриогенного каллуса.

### Статистический анализ

Статистический анализ проводили с использованием стандартных методик (Сиделев, 2012) с помощью Microsoft Excel (Microsoft Corporation, США) и Statistica 6.0 (Tulsa Scientific, США). Для каждого среднего арифметического значения определяли стандартную ошибку ( $\pm mM$ ) на уровне значимости 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Биотехнология соматического эмбриогенеза

Биотехнология в культуре *in vitro* через соматический эмбриогенез хвойных включает пять этапов развития: инициацию, пролиферацию, созревание, прорастание и стадии тепличной культуры с различной степенью успеха на каждом этапе.

Первым признаком инициации эмбриогенной культуры (ЭК) у лиственницы является удлинение, поляризация и неравномерное деление соматических клеток, а также локализация ИУК на одном конце удлиненной клетки. Далее формируется хорошо развитая эмбриогенная ткань, представленная ЭСМ, в которой идет активное образование глобулярных соматических зароды-

шей через кливаж, почкообразование суспензора и расщепление клеток суспензора (Tretyakova, Park, 2018). В противоположность ЭК (рис. 1а, 1б), неэмбриогенные каллусы (НЭК) состоят из изодиаметрических, активно делящихся клеток (рис. 1в, 1г).

Исследования регенерационной способности клеточных линий лиственницы сибирской показали значительную вариабельность по реализации их репродуктивного потенциала. Ранее нами было отмечено (Tretyakova et al., 2016), что между клеточными линиями наблюдалась значительная изменчивость по числу и размеру глобулярных зародышей в пролиферирующих эмбриогенных культурах, способности соматических зародышей созревать и прорасти. У пролиферирующих эмбриогенных культур число глобулярных соматических зародышей колебалось от 2180 до 11 103 на 1 г сырого веса ЭСМ, размеры глобул зародыша от 90 мкм до 282 мкм у разных клеточных линий (Tretyakova et al., 2016).

Созревание и прорастание соматических зародышей происходило у отдельных эмбриогенных клеточных линий (табл. 1). В этих линиях развивались крупные глобулярные зародыши, которые были стабильными по продуктивности ЭСМ,

**Таблица 1.** Продуктивность эмбрионных клеточных линий лиственницы сибирской, полученных от дерева-донора А4

Клеточная линия	Год получения	Число зрелых соматических зародышей на 1 г сырого веса ЭСМ, шт
КЛ4	2009	1221 ± 138 <sup>В</sup>
КЛ5	2009	0 <sup>а</sup>
КЛ6	2011	13 ± 3 <sup>б</sup>
КЛ107	2013	10 ± 2 <sup>б</sup>
КЛ12	2015	120 ± 12 <sup>г</sup>
КЛ16.28	2016	Единичные зародыши
КЛ17.7	2017	110 ± 55 <sup>г</sup>
КЛ18.3	2018	Единичные зародыши

\* Описание клеточных линий приведено в статье Третьяковой и др., 2016.

\*\* Средние значения в столбце, отмеченные разными буквами, достоверно различаются при  $p < 0.05$ .

плоидности, имели слабую изменчивость по микросателлитным локусам (Tret'yakova et al., 2016). На стадии созревания зародыши завершали эмбриогенез и далее прорастали.

Приготовление лабораторного образца растенной-регенерантов лиственницы сибирской из ЭСМ, готовых для высадки в теплицу, занимает 4–9 мес.: 1 этап – инициация эмбрионных каллусов продолжается 30–45 сут (среда АИ с 2.4-Д и 6-БАП); 2 – этап пролиферации идет от 1–2 мес., у отдельных клеточных линий способность к пролиферации сохраняется уже 14 и более лет при регулярном субкультивировании (среда АИ с 2.4-Д и 6-БАП) (рис. 1а); 3 этап – созревание соматических зародышей в течение 20–60 дней (среда АИ с АБК и ИМК) (рис. 2а), 4 этап – прорастание соматических зародышей занимает 5–8 недель (среда ½АИ без гормонов и витаминов) (рис. 2б), 5 этап – адаптация проростков в стерильной почве в условиях ростовой камеры в течение 3 мес. (рис. 2в, 2г).

Растения-регенеранты, растущие в горшочках и достигшие высоты 2–3 см, имеющие хорошо развитый корень и семядоли, готовы для высадки в теплицу. В теплице клоны выдерживают 1 год, подвергают регулярному уходу (полив и борьба с сорняками), после чего высаживают в почву лесопитомника (рис. 2д).

Трехлетние клоны были высажены в почву лесопитомника э/х “Погорельский бор” (Красноярский край). Генотипирование по девяти микросателлитным локусам дерева-донора, КЛ6 и пятнадцати клонированных деревьев показало, что только два локуса bcLK235 и UAKLly6 были гетерозиготными у материнского дерева № А4, в то время как КЛ6 и клоны, полученные от этой кле-

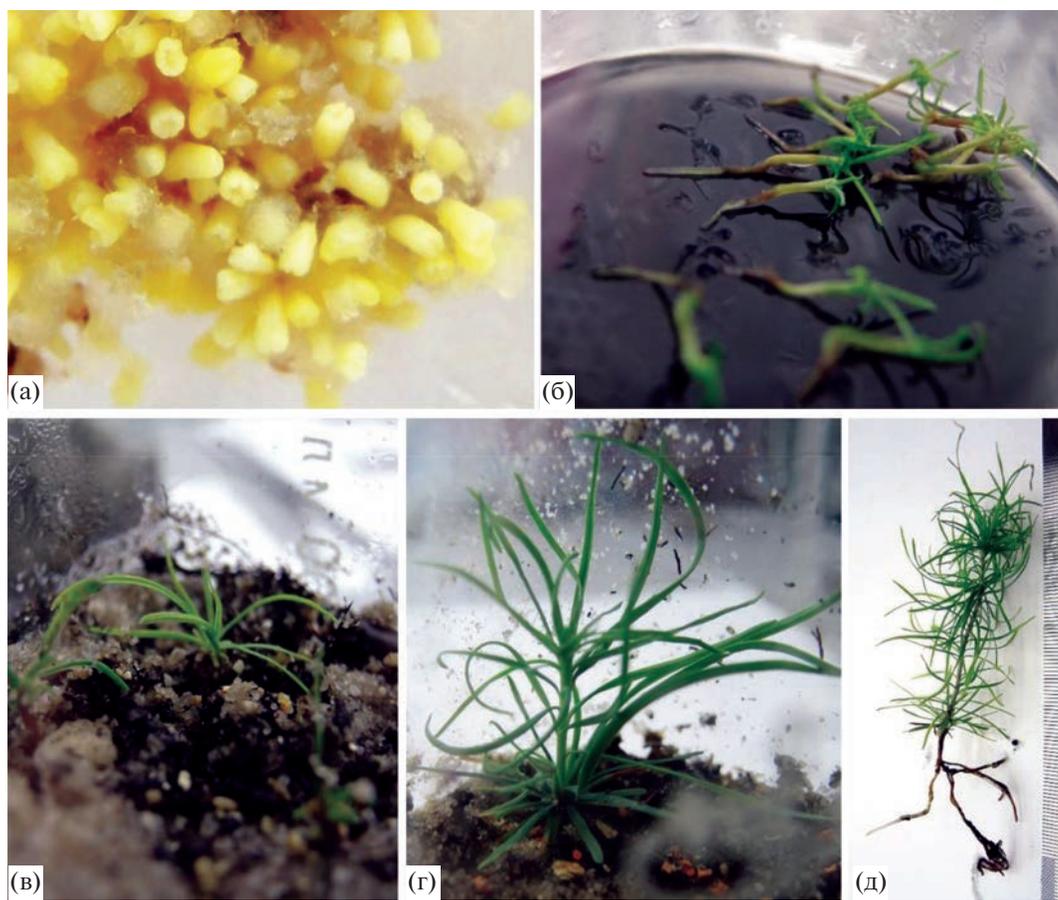
точной линии, оказались гомозиготами с одним аллелем, идентичным материнскому генотипу. По локусам bcLK056, bcLK066, bcLK224, bcLK232, bcLK260, UBCLXtet\_1-22 у клонов и КЛ6 наблюдалась полная идентичность генотипу дерева-донора № А4 (Третьякова и др., 2022). При этом клоны полностью идентичны КЛ6, из которой они были получены. Клоны лиственницы сибирской характеризуются интенсивным ростом, высота семилетних клонов достигла 200 ± 16 см (рис. 3, 4а). Показатели их роста превышали в 1.4 раза деревья, полученные из семян (рис. 3). Деревья не имели внешних признаков повреждения лиственничной почковой галлицей. В семилетнем возрасте у клонированных деревьев появились генеративные органы (микро- и мегастробилы) (рис. 4б, 4в), которые развились в последующий весенне-летний период (рис. 4г). В восьмилетнем возрасте клоны сформировали семена (рис. 4д).

Продуктивность применяемой биотехнологии:

- эксплант – кусочек растительной ткани размером 2–4 мм;
- вес эмбрионной культуры (ЭСМ) за 1 год – 550–3300 г;
- число глобулярных зародышей в 1 г эмбрионной культуры – 2040–11103 шт.;
- число зрелых зародышей до 1220 шт. на 1 г эмбрионной культуры у высокопродуктивной КЛ.

Таким образом, нами впервые были получены клонированные деревья лиственницы сибирской на основании применения биотехнологии соматического эмбриогенеза.

Можно представить, что при создании плантационного лесовыращивания через программу MVF может возникнуть проблема с биоразнообразием, т.к. возникает узкая генетическая изменчивость. Последняя может привести к большей уязвимости растений, к болезням и повреждению насекомыми, чем плантаций, полученных с помощью семян. Однако программа MVF имеет ряд преимуществ, т.к. она включает сорта, устойчивые к болезням и вредителям с одновременным улучшением хозяйственных признаков. По мнению Пак (Park et al., 2014), чем больше деревьев (семей) участвует в программе MVF, тем ниже риск, который может привести к дисбалансировке генетического разнообразия. Ученые в целом сходятся во мнении, что 10–20 сортовых деревьев достаточно для защиты биоразнообразия, чтобы обеспечить преимущества MVF (Libby, 1982; Hühn, 1987; Zobel, 1993; Namroud, et al., 2012). Такой порог гарантирует сохранение аллелей с популяционной частотой 10% и более, которые отвечают за большую часть генетической дисперсии количественных признаков. Линдгрэн (Lindgren, 1993) считает: (1) если вид применяется для короткой ротации, то может быть использовано



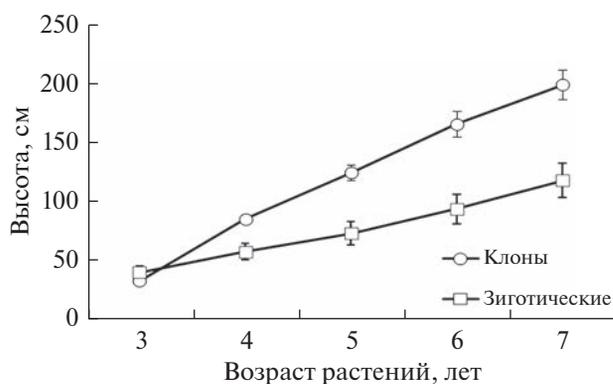
**Рис. 2.** Приготовление лабораторного образца растений-регенерантов лиственницы сибирской: (а) созревание соматических зародышей; (б) регенерация на среде  $\frac{1}{2}$ АИ; (в, г) адаптация проростков в стерильной почве; (д) клон до переноса в почву лесопитомника.

меньшее число сортов, поскольку потенциальный риск невелик; (2) меньшее число генотипов приемлемо, если управление плантациями включает борьбу с вредителями; (3) чем более известен “сорт”, тем более приемлемо его широкое использование. Посадка сортов может осуществляться сортовыми блоками или случайными смесями, несмотря на то, что они также могут быть применены в смешанных схемах плантации (Lindgren, 1993).

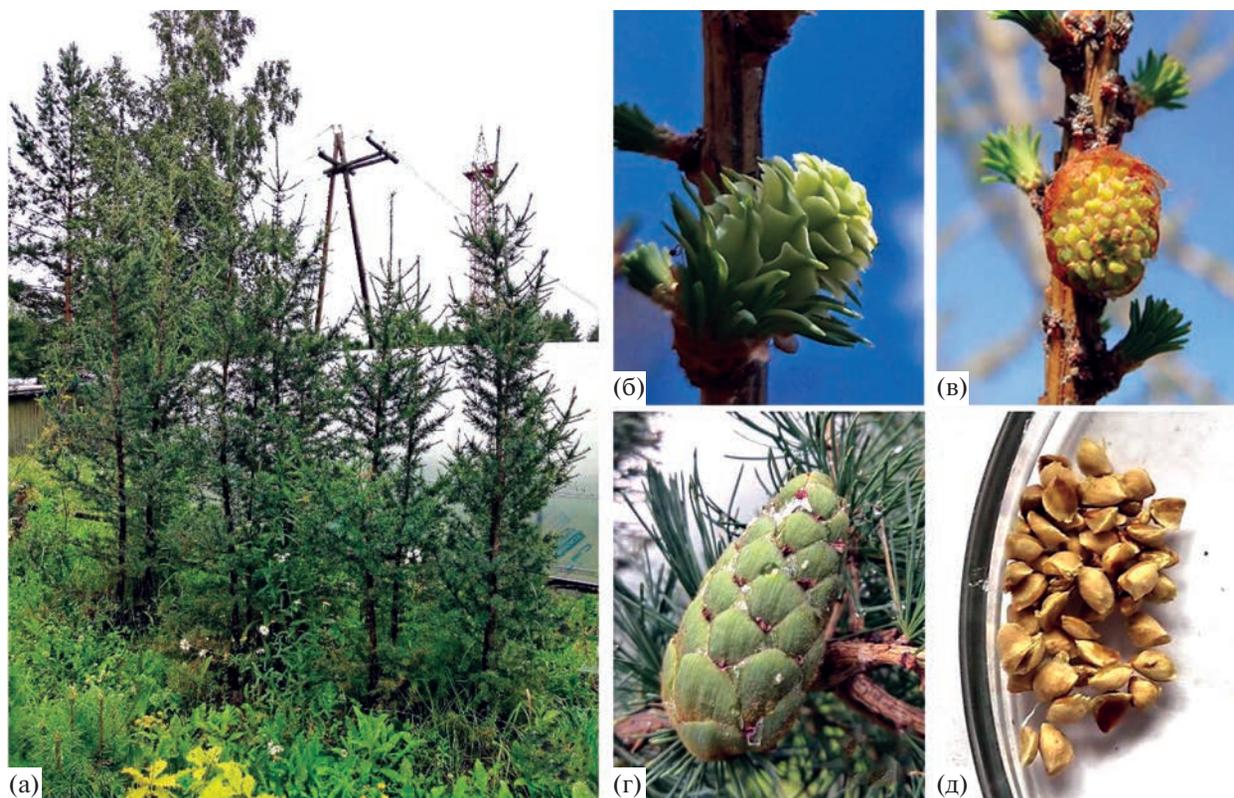
В восточной Канаде используется подход, называемый “Желаемый выигрыш и разнообразие” (“Desired gain and diversity”) (Park et al., 2016). MVF может обеспечить гораздо больший генетический выигрыш, чем селекция через семенное размножение, т.к. (1) при половом размножении возникает большой процент самоопыленных семян; (2) репродуктивный цикл у хвойных (особенно сосен) занимает длительный отрезок времени (более двух лет); (3) часто возникают неурожайные годы и формируются некачественные семена; (5) семена повреждаются конобионтами.

Основным преимуществом соматического эмбриогенеза как стратегии вегетативного размно-

жения хвойных видов (по сравнению с половым размножением) является высокая пролиферативная активность эмбриогенной культуры *in vitro*, которая может поддерживаться в течение длительного периода времени путем субкультивирования или криоконсервации (Lelu-Walter, Pâques, 2009; Klimaszewska et al., 2016). В наших исследованиях пролиферирующие эмбриогенные куль-



**Рис. 3.** Динамика роста клонов и лиственниц из семян на стационаре “Погорельский бор”.



**Рис. 4.** Клоны лиственницы сибирской на стационаре “Погорельский бор” ИЛ СО РАН: (а) вегетация клонов (лето); (б) мегастробил в период опыления; (в) микростробил; (г) мегастробил (июль); (д) незрелые семена клонов.

туры лиственницы сибирской при регулярном субкультивировании сохраняют свою активность в течение 2 лет. Мультипликация соматических зародышей активно идет через кливаж, почкообразование и расщепление клеток суспензора (Tret'yakova, Park, 2018). Кримоконсервирование эмбриогенных клеточных линий с использованием “морозильных контейнеров” относительно просто. Восстановление кримоконсервированных линий удовлетворительно. Так, при кримоконсервации в течение 22 лет удалось восстановить 95% клеточных линий (Park et al., 2016).

Интеграция многосортного плантационного лесовыращивания на основе программы MVF с геномной селекцией имеет ряд преимуществ по сравнению с семенным лесоразведением (Park et al., 2016):

- 1) MVF обеспечивает растениям более интенсивный рост, чем полученным из семян;
- 2) MVF может поставлять деревья с превосходным качеством древесины;
- 3) MVF обеспечивает гибкость для быстрой адаптации к изменяющимся условиям среды и повреждению насекомыми и болезнями, а также изменению климата за счет выведения устойчивых и адаптированных к конкретным факторам среды сортов.

У лиственницы сибирской введение в культуру эксплантов от дерева-донора А4 позволило нам получить клоны, которые, по данным генотипирования, по девяти микросателлитным локусам полностью соответствуют КЛ6, из которой они были получены. Кроме того, клонированные деревья отличались быстрым ростом и характеризовались сверххранним формированием генеративных органов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, соматический эмбриогенез является важной биотехнологией в размножении хвойных видов, в том числе в разработке и производстве сортов деревьев с желательными селекционными признаками (быстрым ростом, образованием высококачественной древесины, сверххранним формированием генеративных органов, устойчивостью к болезням и другими признаками). Данная технология может быть успешно реализована в крупномасштабном коммерческом производстве. Наиболее важным преимуществом производства хвойных деревьев методом СЭ является то, что эмбриогенные клеточные линии могут быть криогенно сохранены в ювенильном состоянии неограниченно долго, что невозможно при других методах размножения деревьев. Это

позволяет проводить длительные полевые испытания и последующий отбор тестируемых сортов. Биотехнология соматического эмбриогенеза становится ключевой технологией для репродукции хвойных видов. Разработанная авторами проекта биотехнология соматического эмбриогенеза для лиственницы сибирской и получение ЭСМ, которая подвергается криоконсервации и из которой в любой момент можно получить проростки и затем саженцы, может быть применена с модификациями и для других видов хвойных. В настоящее время необходимо оперативное внедрение многосортного лесного хозяйства (MVF) для плантационного лесовыращивания в России.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Сиделев С.И.* Математические методы в биологии и экологии: введение в элементарную биометрию. Ярославль: Ярославский гос. ун-т им. П.Г. Демидова, 2012. 140 с.
- Третьякова И.Н.* Способ микроклонального размножения лиственницы сибирской в культуре *in vitro* через соматический эмбриогенез на среде АИ для плантационного лесовыращивания. Патент РФ RU 2456344 С2. М.: Федеральная служба по интеллектуальной собственности, 2012. [https://new.fips.ru/registers-doc-view/fips\\_servlet?DB=RUPAT&DocNumber=2456344&TypeFile=html](https://new.fips.ru/registers-doc-view/fips_servlet?DB=RUPAT&DocNumber=2456344&TypeFile=html)
- Третьякова И.Н., Баранчиков Ю.Н., Буглова Л.В., Белорусова А.С., Романова Л.И.* Особенности формирования генеративных органов лиственницы сибирской и их морфогенетический потенциал // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. № 5. С. 472–480.
- Третьякова И.Н., Пак М.Э., Орешкова Н.В., Падутов В.Е.* Регенерационная способность клеточных линий лиственницы сибирской в культуре *in vitro* // Известия российской академии наук. Серия биологическая. 2022. № 6. С. 585–596.
- Aronen T.S., Varis S., Tikkinen M.A., Välimäki S., Nikkanen T.* Somatic embryogenesis of Norway spruce in Finland – seven years from start to first commercial pilots. In: *Canhoto J.M., Correia S.I.* (Editors) Book of Abstracts - 5th International Conference of the IUFRO Working Party 2.09.02 on “Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges” September 10–15, 2018. Coimbra, Portugal. P. 56.
- Bonga J.M.* A comparative evaluation of the application of somatic embryogenesis, rooting of cuttings, and organogenesis of conifers // Canadian J. Forest Research. 2015. V. 45. № 4. P. 379–383.
- Ding C., Park Y.S., Bonga J., Bartlett B., Li Y., Raley F.* A brief review of combining genomic selection and somatic embryogenesis for tree improvement. In: *Bonga J.M., Park Y.S., Trontin J.F.* (Editors) Proceedings of the 5th International Conference of the IUFRO Unit 2.09.02 on “Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges.” September 10–15, 2018. Coimbra, Portugal. P. 55–69.
- Gamborg O., Phillips G.C.* Plant cell, tissue and organ culture: fundamental methods. Berlin, Heidelberg: Springer, 1995. 385 p.
- Goddard M.E., Hayes B.J.* Genomic selection // J. Animal breeding and Genetics. 2007. V. 124. № 6. P. 323–330.
- Goryachkina O.V., Park M.E., Tretyakova I.N., Badaeva E.D., Muratova E.N.* Cytogenetic stability of young and long-term embryogenic cultures of *Larix sibirica* // Cytologia. 2018. V. 83. № 3. P. 323–329.
- Gupta P.K., Durzan D.J.* Shoot multiplication from mature trees of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugar pine (*Pinus lambertiana*) // Plant Cell Reports. 1985. V. 4. № 4. P. 177–179.
- Hertzberg M.* From genes towards products and the significance of gene delivery // BMC Proceedings. BioMed Central. 2011. V. 5. № 7. P. 1.
- Hühn M.* Clonal mixtures juvenile-mature correlations and necessary number of clones // Silvae Genet. 1987. V. 36. P. 83–92.
- Klimaszewska K., Hargreaves C., Lelu-Walter M.A., Trontin J.F.* Advances in conifer somatic embryogenesis since year 2000 // In vitro embryogenesis in higher plants. Humana Press, N.Y., 2016. P. 131–166.
- Klimaszewska K., Cyr D.R.* Conifer somatic embryogenesis: I. Development // Dendrobiology. 2002. V. 48. P. 31–39.
- Lebedev V.G., Lebedeva T.N., Chernodubov A.I., Shestibratov K.A.* Genomic selection for forest tree improvement: Methods, achievements and perspectives // Forests. 2020. V. 11. № 11. P. 1190.
- Lelu-Walter M.-A., Bernier-Cardou M., Klimaszewska K.* Clonal plant production from self- and cross-pollinated seed families of *Pinus sylvestris* (L.) through somatic embryogenesis. Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2008. V. 92. № 1. P. 31–45.
- Lelu-Walter M.-A., Pâques L.E.* Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix × eurolepis* and *Larix × marschlinii*). Perspectives for breeding // Annals of Forest Science. 2009. V. 66. № 104. P. 1–10.
- Libby W.J.* What is a safe number of clones per plantation // Resistance to diseases and pests in forest trees. 1982. P. 324–360.
- Lindgren D.* The population biology of clonal deployment. In *Ahuja M. R., Libby W. J.* (eds) // Clonal Forestry I: Genetics and Biotechnology. Berlin: Springer-Verlag, 1993. P. 34–49.
- MacKay J.J., Becwar M.R., Park Y.-S., Corderro J.P., Pullman G.S.* Genetic control of somatic embryogenesis initiation in Loblolly pine and implications for breeding // Tree Genetics and Genomes. 2006. V. 2. P. 1–9.
- Merkle S.* The ups and downs of developing hybrid sweetgum varieties for the U.S. bioenergy and pulp and paper industries: a 20-year case study. In: *Bonga J.M., Park Y.S., Trontin J.F.* (Editors) Proceedings of the 5th International Conference of the IUFRO Unit 2.09.02 on “Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges”. September 10–15, 2018. Coimbra, Portugal. P. 225–229.
- Namroud M.-C., Bousquet J., Doerksen T., Beaulieu J.* Scanning SNPs from a large set of expressed genes to assess the impact of artificial selection on the undomesticated genetic diversity of white spruce // Evolutionary Applications. 2012. V. 5. № 6. P. 641–656.
- Park Y.-S.* Conifer somatic embryogenesis and multi-varietal forestry // In: Fenning T. (Eds.) Challenges and Opportunities for the World’s Forests in the 21st Century. Forestry Sciences, Springer, Dordrecht. 2014. V. 81. P. 425–439.
- Park Y.-S., Beaulieu J., Bousquet J.* Multi-varietal forestry integrating genomic selection and somatic embryogenesis // Vegetative propagation of forest trees. 2016. P. 302–322.
- Park Y.-S., Ding C., Lenz P., Nadeau S., Adams G., Millican S., Beaulieu J., Bousquet J.* Implementing genomic selection for

- multi-varietal forestry of white spruce (*Picea glauca*) in New Brunswick, Canada. In: *Bonga J.M., Park Y.S., Trontin J.F.* (Editors) Proceedings of the 5th International Conference of the IUFRO Unit 2.09.02 on "Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges". September 10–15, 2018. Coimbra, Portugal. P. 230–233.
- Pereira V.T., Nunes S., Sousa D., Almeida T.* KILON – plant biotechnology for productivity and sustainability of agroforestry industries In: *Canhoto J. M., Correia S. I.* (Editors) Book of Abstracts – 5th International Conference of the IUFRO Working Party 2.09.02 on "Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges". September 10–15, 2018. Coimbra, Portugal. P. 33.
- Peng C., Gao F., Wang H., Shen H., Yang L.* Optimization of maturation process for somatic embryo production and cryopreservation of embryogenic tissue in *Pinus koraiensis* // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2021. V. 144. № 1. P. 185–194.
- Taniguchi T., Konagaya K., Nanasato Y.* Somatic embryogenesis in artificially pollinated seed families of 2nd generation plus trees and cryopreservation of embryogenic tissue in *Cryptomeria japonica* D. Don (Sugi) // Plant Biotechnology. 2020. V. 37. № 2. P. 239–245.
- Tretiakova I.N.* Embryogenic cell lines and somatic embryogenesis in *in vitro* culture of Siberian larch // Doklady Biological Sciences. Springer Nature BV. 2013. V. 450. № 1. P. 139–141.
- Treyakova I.N., Barsukova A.V.* Somatic embryogenesis in *in vitro* culture of three larch species // Russian J. Developmental Biology. 2012. V. 43. № 6. P. 353–361.
- Treyakova I.N., Kudoyarova G.R., Park M.E., Kazachenko A.S., Shuklina A.S., Akhiyarova G.R., Korobova A.V., Veselov S.U.* Content and immunohistochemical localization of hormones during *in vitro* somatic embryogenesis in long-term proliferating *Larix sibirica* cultures. Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2019. V. 136. № 3. P. 511–522.
- Treyakova I.N., Pak M.E., Shuklina A.S., Pahomova A.P., Rogozhin E.A., Sadykova V.S., Petukhova I.A.* Use of plant antimicrobial peptides in *in vitro* embryogenic cultures of *Larix sibirica* // Biology Bulletin. 2020. V. 47. № 3. P. 225–236.
- Treyakova I.N., Park M.E.* Somatic polyembryogenesis of *Larix sibirica* in embryogenic *in vitro* culture // Russian J. Developmental Biology. 2018. V. 49. № 4. P. 222–233.
- Treyakova I.N., Park M.E., Baranova A.A., Lisetskaya I.A., Shuklina A.S., Rogozhin E.A., Sadykova V.S.* Use of antimicrobial peptides secreted by *Trichoderma* micromycetes to stimulate embryogenic cultures of *Larix sibirica* // Russian J. Developmental Biology. 2018. V. 49. № 6. P. 370–380.
- Treyakova I.N., Park M.E., Ivanitskaya A.S., Oreshkova N.V.* Peculiarities of somatic embryogenesis of long-term proliferating embryogenic cell lines of *Larix sibirica in vitro* // Russian J. Plant Physiology. 2016. V. 63. № 6. P. 800–810.
- Treyakova I.N., Park M.E., Pakhomova A.P., Sheveleva I.S., Muratova E.N.* Induction of somatic embryogenesis in siberian spruce (*Picea obovata*) in *in vitro* culture // Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya. 2021. № 54. P. 6–20.
- Treyakova I.N., Shuklina A.S., Park M.E., Yang L., Akhiyarova G.R., Kudoyarova G.R.* The Role of Phytohormones in the Induction of Somatic Embryogenesis in *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* // Cytologia. 2021. V. 86. № 1. P. 55–60.
- Treyakova I.N., Shuvaev D.N.* Somatic Embryogenesis in Siberian Dwarf Pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) // Step Wise Protocols for Somatic Embryogenesis of Important Woody Plants. Springer, Cham, 2018. P. 307–317.
- Wu H.X.* Benefits and risks of using clones in forestry – a review // Scandinavian J. Forest Research. 2019. V. 34. № 5. P. 352–359.
- Zobel B.* Clonal forestry in eucalyptus. In *Ahuja M. R., Libby W.J.* (Eds.). Clonal Forestry In: Genetics and Biotechnology. Berlin: Springer-Verlag, 1993. P. 139–148.

## Siberian Larch Reproduction Using the Somatic Embryogenesis Biotechnology

I. N. Treyakova<sup>1</sup>, \*, \*\* and M. E. Park<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50, bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

\*E-mail: culture@ksc.krasn.ru

\*\*E-mail: mtavi@bk.ru

The biotechnology of somatic embryogenesis *in vitro*, combined with genomic selection and cryopreservation is used to create varietal genetically tested fast-growing plantations (Multi-Varietal Forestry program (MVF), Park, 2014, 2016, 2018). In 2008, the Sukachev Forest Institute of the Siberian Branch of the RAS has developed for the first time the biotechnology of somatic embryogenesis for Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and obtained 42 proliferating cell lines consisting of embryonal-suspensor mass (ESM). The age of cell lines reaches 13 years. Significant variability was observed between cell lines in the number and size of globular embryos in proliferating embryogenic cultures, and in the ability of somatic embryos to mature and germinate. In different cell lines, the number of globular somatic embryos per 1 g of ESMs fresh weight ranges from 2040 to 11103, with 10 to 1220 embryos maturing. The regenerants germinate in a growth chamber, and plantlets of individual cell lines grow successfully in a greenhouse and then in the soil of the forest nursery at the Forest Institute's Pogorelsky Bor station. Genotyping of clones at microsatellite loci showed their complete genetic identity to the cell line from which they were obtained. In cloned Siberian larch trees at the age of seven, the initiation of generative organs forming occurred. Thus, at present, it is possible to quickly implement the MVF program for plantation forestry in Russia.

**Keywords:** somatic embryogenesis, clones, larch, varietal forest planting.

**Acknowledgements:** The study was funded by a RSF grant № 22-14-20008 (<https://rscf.ru/project/22-14-20008/>) and the Krasnoyarsk territorial scientific foundation.

## REFERENCES

- Aronen T.S., Varis S., Tikkinen M.A., Välimäki S., Nikkanen T., Somatic embryogenesis of Norway spruce in Finland – seven years from start to first commercial pilots, *Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges*, 5th International Conference of the IUFRO Working Party 2.09.02, Book of Abstracts, September 10–15, 2018, Coimbra, Portugal. P. 56.
- Bonga J.M., A comparative evaluation of the application of somatic embryogenesis, rooting of cuttings, and organogenesis of conifers, *Canadian J. Forest Research*, 2015, Vol. 45, No. 4, pp. 379–383.
- Ding C., Park Y.S., Bonga J., Bartlett B., Li Y., Raley F., A brief review of combining genomic selection and somatic embryogenesis for tree improvement, *Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges*, Proceedings of the 5th International Conference of the IUFRO Working Party 2.09.02, September 10–15, 2018, Coimbra, Portugal, pp. 55–69.
- Gamborg O., Phillips G.C., *Plant cell, tissue and organ culture: fundamental methods*, Berlin, Heidelberg: Springer, 1995, 385 p.
- Goddard M.E., Hayes B.J., Genomic selection, *J. Animal breeding and Genetics*, 2007, Vol. 124, No. 6, pp. 323–330.
- Goryachkina O.V., Park M.E., Tretyakova I.N., Badaeva E.D., Muratova E.N., Cytogenetic stability of young and long-term embryogenic cultures of *Larix sibirica*, *Cytologia*, 2018, Vol. 83, No. 3, pp. 323–329.
- Gupta P.K., Durzan D.J., Shoot multiplication from mature trees of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugar pine (*Pinus lambertiana*), *Plant Cell Reports*, 1985, Vol. 4, No. 4, pp. 177–179.
- Hertzberg M., From genes towards products and the significance of gene delivery, *BMC Proceedings. BioMed Central*, 2011, Vol. 5, No. 7, P. 1.
- Hühn M., Clonal mixtures juvenile-mature correlations and necessary number of clones, *Silvae Genet.*, 1987, Vol. 36, pp. 83–92.
- Klimaszewska K., Cyr D.R., Conifer somatic embryogenesis: I. Development, *Dendrobiology*, 2002, Vol. 48, pp. 31–39.
- Klimaszewska K., Hargreaves C., Lelu-Walter M.A., Trontin J.F., Advances in conifer somatic embryogenesis since year 2000, In: *In vitro embryogenesis in higher plants*, N.Y.: Humana Press, 2016, pp. 131–166.
- Lebedev V.G., Lebedeva T.N., Chernodubov A.I., Shestibratov K.A., Genomic selection for forest tree improvement: Methods, achievements and perspectives, *Forests*, 2020, Vol. 11, No. 11, p. 1190.
- Lelu-Walter M.-A., Bernier-Cardou M., Klimaszewska K., Clonal plant production from self- and cross-pollinated seed families of *Pinus sylvestris* (L.) through somatic embryogenesis, *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2008, Vol. 92, No. 1, pp. 31–45.
- Lelu-Walter M.-A., Pâques L.E., Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix × eurolepis* and *Larix × marschlinsii*). Perspectives for breeding, *Annals of Forest Science*, 2009, Vol. 66, No. 104, pp. 1–10.
- Libby W.J., What is a safe number of clones per plantation, In: *Resistance to diseases and pests in forest trees*, 1982, pp. 324–360.
- Lindgren D., The population biology of clonal deployment, In: *Clonal Forestry I: Genetics and Biotechnology*, Berlin: Springer-Verlag, 1993, pp. 34–49.
- MacKay J.J., Becwar M.R., Park Y.-S., Corderro J.P., Pullman G.S., Genetic control of somatic embryogenesis initiation in Loblolly pine and implications for breeding, *Tree Genetics and Genomes*, 2006, Vol. 2, pp. 1–9.
- Merkle S., The ups and downs of developing hybrid sweetgum varieties for the U.S. bioenergy and pulp and paper industries: a 20-year case study, *Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges*, Proceedings of the 5th International Conference of the IUFRO Unit 2.09.02, September 10–15, 2018, Coimbra, Portugal, pp. 225–229.
- Namroud M.-C., Bousquet J., Doerksen T., Beaulieu J., Scanning SNPs from a large set of expressed genes to assess the impact of artificial selection on the undomesticated genetic diversity of white spruce, *Evolutionary Applications*, 2012, Vol. 5, No. 6, pp. 641–656.
- Park Y.-S., Beaulieu J., Bousquet J., Multi-varietal forestry integrating genomic selection and somatic embryogenesis, *Vegetative propagation of forest trees*, 2016, pp. 302–322.
- Park Y.-S., Conifer somatic embryogenesis and multi-varietal forestry, In: *Challenges and Opportunities for the World's Forests in the 21st Century*, Dordrecht: Forestry Sciences, Springer, 2014, V. 81, pp. 425–439.
- Park Y.-S., Ding C., Lenz P., Nadeau S., Adams G., Milligan S., Beaulieu J., Bousquet J. Implementing genomic selection for multi-varietal forestry of white spruce (*Picea glauca*) in New Brunswick, Canada, *Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges*, Proceedings of the 5th International Conference of the IUFRO Unit 2.09.02, September 10–15, 2018, Coimbra, Portugal. P. 230–233.
- Peng C., Gao F., Wang H., Shen H., Yang L., Optimization of maturation process for somatic embryo production and cryopreservation of embryogenic tissue in *Pinus koraiensis*, *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2021, Vol. 144, No. 1, pp. 185–194.
- Pereira V.T., Nunes S., Sousa D., Almeida T., KLON – plant biotechnology for productivity and sustainability of agroforestry industries, *Clonal Trees in the Bioeconomy Age: Opportunities and Challenges*, Book of Abstracts – 5th International Conference of the IUFRO Working Party 2.09.02, September 10–15, 2018, Coimbra, Portugal, p. 33.
- Sidelev S.I., *Matematicheskie metody v biologii i ekologii: vvedenie v elementarnuyu biometriyu* (Mathematical methods in biology and ecology: an introduction to elementary biometrics), Yaroslavl: Yaroslavskii gos. un-t im. P. G. Demidova, 2012, 140 p.
- Taniguchi T., Konagaya K., Nanasato Y., Somatic embryogenesis in artificially pollinated seed families of 2nd generation plus trees and cryopreservation of embryogenic tissue in *Cryptomeria japonica* D. Don (Sugi), *Plant Biotechnology*, 2020, Vol. 37, No. 2, pp. 239–245.
- Tretyakova I.N., Embryogenic cell lines and somatic embryogenesis in in vitro culture of Siberian larch, *Doklady Biological Sciences*, Springer Nature BV, 2013, Vol. 450, No. 1, pp. 139–141.
- Tretyakova I.N., Baranchikov Y.N., Buglova L.V., Belorussova A.S., Romanova L.I., Osobennosti formirovaniya generativnykh organov listvennitsy sibirskoi i ikh morfogeneticheskii potentsial (Peculiarities of forming Siberian larch generative organs and their morphogenetic potential),

- Uspekhi sovremennoi biologii*, 2006, Vol. 126, No. 5, pp. 472–480.
- Tretyakova I.N., Barsukova A.V., Somatic embryogenesis in *in vitro* culture of three larch species, *Russian J. Developmental Biology*, 2012, Vol. 43, No. 6, pp. 353–361.
- Tretyakova I.N., Kudoyarova G.R., Park M.E., Kazachenko A.S., Shuklina A.S., Akhiyarova G.R., Korobova A.V., Veselov S.U., Content and immunohistochemical localization of hormones during *in vitro* somatic embryogenesis in long-term proliferating *Larix sibirica* cultures, *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2019, Vol. 136, No. 3, pp. 511–522.
- Tretyakova I.N., Pak M.E., Shuklina A.S., Pahomova A.P., Rogozhin E.A., Sadykova V.S., Petukhova I.A., Use of plant antimicrobial peptides in *in vitro* embryogenic cultures of *Larix sibirica*, *Biology Bulletin*, 2020, Vol. 47, No. 3, pp. 225–236.
- Tretyakova I.N., Park M.E., Oreshkova N.V., Padutov V.E., The regenerative capacity of Siberian larch cell lines *in vitro*, *Biology Bulletin*, 2022, No. 6, pp. 585–596.
- Tretyakova I.N., Park M.E., Baranova A.A., Lisetskaya I.A., Shuklina A.S., Rogozhin E.A., Sadykova V.S., Use of antimicrobial peptides secreted by *Trichoderma* micromycetes to stimulate embryogenic cultures of *Larix sibirica*, *Russian J. Developmental Biology*, 2018, Vol. 49, No. 6, pp. 370–380.
- Tretyakova I.N., Park M.E., Ivanitskaya A.S., Oreshkova N.V., Peculiarities of somatic embryogenesis of long-term proliferating embryogenic cell lines of *Larix sibirica in vitro*, *Russian J. Plant Physiology*, 2016, Vol. 63, No. 6, pp. 800–810.
- Tretyakova I.N., Park M.E., Pakhomova A.P., Sheveleva I.S., Muratova E.N., Induction of somatic embryogenesis in Siberian spruce (*Picea obovata*) in *in vitro* culture, *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya*, 2021, No. 54, pp. 6–20.
- Tretyakova I.N., Park M.E., Somatic polyembryogenesis of *Larix sibirica* in embryogenic *in vitro* culture, *Russian J. Developmental Biology*, 2018, Vol. 49, No. 4, pp. 222–233.
- Tretyakova I.N., Shuklina A.S., Park M.E., Yang L., Akhiyarova G.R., Kudoyarova G.R., The Role of Phytohormones in the Induction of Somatic Embryogenesis in *Pinus sibirica* and *Larix sibirica*, *Cytologia*, 2021, Vol. 86, No. 1, pp. 55–60.
- Tretyakova I.N., Shuvaev D.N., Somatic Embryogenesis in Siberian Dwarf Pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), In: *Step Wise Protocols for Somatic Embryogenesis of Important Woody Plants*, Springer, Cham, 2018, pp. 307–317.
- Tret'yakova I.N., *Sposob mikroklonal'nogo razmnozheniya listvennitsy sibirskoi v kul'ture in vitro cherez somaticheskii embriogenez na srede AI dlya plantatsionnogo lesovyrashchivaniya. Patent RF RU 2456344 C2* (Method for microclonal propagation of Siberian larch in *in vitro* culture through somatic embryogenesis on AI medium for plantation forestry. Patent RF RU 2456344 C2), Moscow: Federal'naya sluzhba po intellektual'noi sobstvennosti, 2012, available at: [https://new.fips.ru/registers-doc-view/fips\\_servlet?DB=RUPAT&DocNumber=2456344&TypeFile=html](https://new.fips.ru/registers-doc-view/fips_servlet?DB=RUPAT&DocNumber=2456344&TypeFile=html)
- Wu H.X., Benefits and risks of using clones in forestry – a review, *Scandinavian J. Forest Research*, 2019, Vol. 34, No. 5, pp. 352–359.
- Zobel B., Clonal forestry in eucalyptus, *Clonal Forestry*, In: *Genetics and Biotechnology*, Berlin: Springer-Verlag, 1993, pp. 139–148.

УДК 581.5;630\*181.351

## REPRODUCTIVE PHENOLOGY OF *MILICIA EXCELSA*, *ANTIARIS TOXICARIA*, AND *POUTERIA ADOLFI-FRIEDERICII* IN SOUTH WEST ETHIOPIA

© 2023 г. M. Nigatu<sup>a</sup>, \*, Y. Mulatu<sup>a</sup>, and M. A. Seid<sup>a</sup><sup>a</sup>Central Ethiopian Forestry Development Center, 24536 code 1000 Addis Ababa, Ethiopia

\*E-mail: marshetnigatu@gmail.com

Received May 7, 2022; Revised November 30, 2022; Accepted February 21, 2023

Deforestation and degradation of natural forests pose a challenge for the forest sector in Ethiopia. Gathering scientific data on the reproductive biology of selected timber species has now become important to develop seed production areas and establish forest management regimes. In this regard, this study is aimed at determining the reproductive phenology of three indigenous tree species. The time of leafing, flowering, and fruiting in the three indigenous timber tree species has been recorded for three years in South West Ethiopia. This study was conducted in natural forests of the Benchi-Maji zone (Debu Bench district). We selected three prioritized species, *Milicia excelsa*, *Antiaris toxicaria*, and *Pouteria adolfi-friedericii*, based on the severity of their depletion and relative timber values in the area and in the country at large. Over 20 reproductively healthy, mature, and average mother trees >10 cm wide in diameter at breast height and with easily visible crowns, located at a distance of 100 m from one another, were selected out of each species and marked with marking ink. We conducted continuous observations and recorded data on leafing, flowering, and fruiting every 15 days (twice every month). The data was then analyzed using descriptive statistics. The result of this study indicates that the actual season when the seeds of *Milicia excelsa* are available for collection is once a year, from January to February. The results also showed that, for *Antiaris toxicaria*, the fruiting time is seasonal, and seeds become available for collection from early January up to the end of February. The fruiting time or the actual season when seeds of *Pouteria adolfi-friedericii* become available for collection is from May to June. Low-cost technologies (to establish seed production areas and domesticate the species) are recommended to be used for seed/seedling acquisition and distribution and preferable to reduce the destruction of the selected indigenous tree species.

*Keywords:* flowering, fruiting, phenology, seed production area, domestication.

**DOI:** 10.31857/S0024114823050078, **EDN:** TUZQJJ

Ethiopia is becoming dependent on imported wood products, as the demand for timber, paper wood, and plywood keeps increasing every year (CSA, 2012). Even though there are many indigenous timber species, tree species used to cover the domestic demand are limited to exotic plants. However, economically important timber species like *Milicia excelsa*, *Antiaris toxicaria*, and *Pouteria adolfi-friedericii*, grow in natural forests or the gene pool, mainly in the southwestern parts of the country (Getachew Desalegn et al., 2011). *Pouteria adolfi-friedericii* is a plant species of the family Spotaceae. Locally in Ethiopia, it is known as *Guduba* or *Suduba* (Oromic), *Keraro* (Amharic). *Milicia excelsa* is commonly known as the African teak, or *Iroko*. It belongs to the family Moraceae and is locally known as *Gonji* (Benchgna), *sachu* (Oromic) in Ethiopia. *Antiaris toxicaria* is commonly known as the Sacking tree. It belongs to the family Moraceae and is locally known as *Tenji* or *Muka late* in Ethiopia. Natural forests in South West Ethiopia are the major source of making a living for people in the area who provide timber and non-timber forest products (honey, wild coffee, spices, and medicines).

However, in recent years associated with increased land use conversion to agriculture and monoculture plantations of coffee and tea, the deforestation rate has become aggravating (Tadesse Woldemariam and Masresha Fetene, 2007; Zelalem Amdie, 2007; Teshome Besufekad, 2012). Thus, domesticating timber species and establishing seed production areas that would serve for seed supply in the long term is crucial. So, it is becoming necessary to find innovative ways of maintaining/improving the genetic quality of these species by domesticating them in a wider scale of ecological and social environments and upgrading the seed supply by developing seed production areas (SPA). Such cases require information on phenology of targeted species to promote selected native timber species through species domestication, seed production area establishment, and setting forest management regimes.

Phenology studies the effects of weather and climate on plant life stages, including flowering, fruiting, leafing, and defoliation. It also studies the timing for recurring biological events. In the case of plants, phenological events involve germination, flowering, fruit-

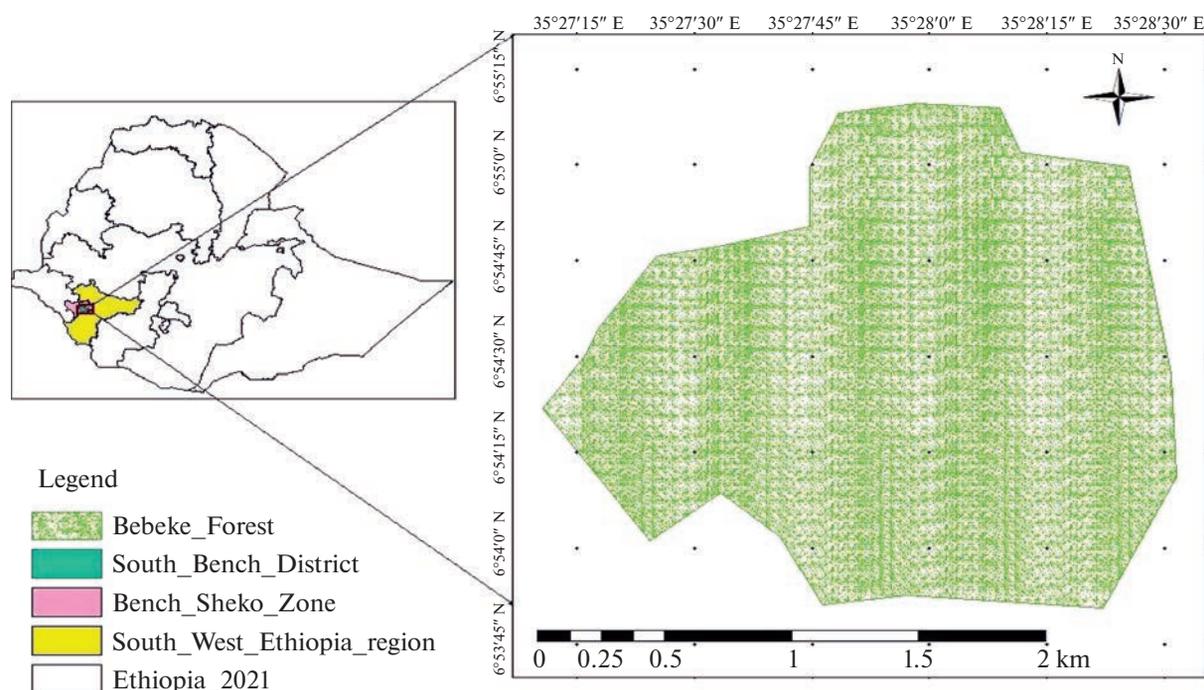


Fig. 1. Map of the study area.

ing, and leaf flushing. The season of these events has important effects on plant survival, reproductive success, and regeneration. Phenology of a species is aimed at examining the seasons when local climatic conditions may influence the behavior of the species in its natural habitat, as collecting the knowledge on seasonal manifestation of biological phenomena like leafing, flowering, and fruiting may effectively contribute to the development of strategies for the use and sustainable management of this species (Fobane et al., 2014).

The knowledge of phenological patterns is fundamental to have a good understanding of biological processes in trees, how they interact with other organisms, and ecosystem functioning in general. The time and duration of flowering and fruiting, for instance, have important consequences for a population's genetic structure and response to selection (Garrison et al., 2008; Hirao and Kudo, 2008). Trees grow when environmental conditions are appropriate. Thus, phenology stages are highly affected by environmental conditions like temperature and photoperiod. Seasonal duration or variations of flowering and fruiting are mainly determined by phenological behavior of trees (Singh and Kushwaha, 2006; Garrison et al., 2008; Hirao and Kudo, 2008).

This paper is aimed at documenting the phenology (timing of flowering and fruiting) of three indigenous tree species, namely *M. excelsa*, *A. toxicaria*, and *P. adolfi-friedericii*, that were selected based on the severity of their depletion and relative timber values. This study presents first-ever detailed studies on the phenology of leafing, flowering, and fruiting in *A. toxicaria*, *M. excelsa*, and *P. adolfi-friedericii* in the Benchi-Maji Zone, Ethiopia. The question this study answered was,

“What are the duration, timing, and frequency of leafing, flowering, and fruiting in the three selected indigenous tree species at the study site?”

## OBJECTS AND METHODS

**Study site description.** The study was conducted in the Debub Bench district of the Bench Maji zone that is, in turn, located in the Southern Nations, Nationalities, and Peoples' Region state (SNNPR). The specific localities of the study area are found at Bebeke (Abiy 4 and Abiy 5) (Fig. 1). It is located within  $07^{\circ}16' N$  and  $36^{\circ}15' E$  (Mihreiu, 2004). The mean annual rainfall is 2200 mm, while the mean annual temperature is about  $25^{\circ}C$ . The altitudinal range is from 1000 to 1350 m.a.s.l.

The vegetation type in the area is classified as the Afromontane moist transitional forest (Sebsebie et al., 2010). The forest in the area can be categorized as a natural (undisturbed) forest and a mixed natural coffee forest. There are areas of dense forests in the district that have been granted the status of high forests. They harbor many timber species, medicinal plants, and *coffee arabica* (Mirutse et al., 2009).

**Data collection.** Three indigenous tree species, namely *A. toxicaria*, *M. excelsa*, and *P. adolfi-friedericii* (formerly *Aningeria*), were selected for the study, because they are of significant ecological and economic importance in the Bench-Maji Forest. Reproductive phenology studies of the targeted species were carried out using the following methods. Over twenty (20) reproductively healthy, mature, and average mother trees  $>10$  cm wide in diameter at breast height (DBH)

depending on the species average size, with easily visible crowns, located at a distance of 100 m from one another, were selected and marked using marking ink along sufficiently large transects.

Following this, we conducted continuous observations and recorded data on leaf phenology (leaf initiation and development of new leaves, maturity and shedding of leaves); flowering phenology (developing flower buds, flower initiation, peak flowering, and withering away/shedding); fruiting phenology (fruit initiation, fruit development, fruit maturation, drying of fruit and bursting out of fruit walls) every 15 days (twice every month). In addition, flowers and fruits that dropped from the trees were used as indicators of reproductive events and recorded as well. Data collectors were selected at respective sites; they completed a training course regarding the different phenological stages and the study format. Close supervision was conducted by researchers as well. Continuous observation and data recording were carried out as follows:

Descriptions of phenological stages used while collecting data

Vegetative Phenophases	Description
Leaf initiation	Dates when the first leaves have emerged
Leaf development	Dates when all emerged leaves are clearly visible but can still be partly folded. Leaves initiate from the flanks of the shoot apical meristem and develop into flat structures of variable sizes and forms (Singh and Kushwaha, 2006)
Leaf maturity	Dates when all emerged leaves are fully visible in their mature form
Flower bud development	Dates when the flower bud scales have opened to reveal the emerging flowers. The color of the flowers is distinguishable
Flower initiation	Dates when the meristem is committed to form a flower. Usually occurs early during active vegetative growth
Peak flowering	Dates when the first flowers are fully open. When open, the stamens can be seen among unfolded petals
Withering away/ Flower shedding	Dates when half or more of the flowers are completely open, or dates when most flowers have wilted or fallen off to form fruits
Fruit initiation	Dates when the first fruits emerge
Fruit development	Dates when all emerged fruits are clearly visible but can still be partly folded
Fruit maturation	Dates when the first fruits become fully ripe or drop seeds naturally from the plant. Ripening is usually signified by a change to the mature color, or by drying and splitting open (for dry fruits such as capsules)

**Data analysis.** The phenology data collected was checked, coded, and encoded by a computer and analyzed using descriptive statistics.

## RESULTS AND DISCUSSION

Both flowering and fruiting were significantly influenced by temperatures and rainfalls. Flowering generally started in the beginning of the rainy season (Fig. 2). The peak fruiting period in *M. excelsa* was in the same month, and sometimes the latter was preceded by one month.

The peak fruiting periods for most species are the mid- to late dry season. Such peak fruiting periods during the dry season have been reported in dry tropical forests of Costa Rica (Frankie et al., 1974) and Cote d'Ivoire (Anderson et al., 2005). The peak flowering periods can be explained by influence of rainfalls on bud break after the dry season (Couralet et al., 2013). In the tropical climate, flowering periods are triggered by first rains in the rainy season with the transition being concentrated in the late dry to early wet season (Stevenson et al., 2008).

**Flowering and fruiting time in *Milicia excelsa*.** Different trees sprout leaves, flowers, and fruits at different times. The flowering and fruiting times are significantly seasonal. This phenological condition was observed throughout the year for different trees at different sites (Weru, 2012). The results of this study indicate that the actual season when seeds of *M. excelsa* become available for collection is once a year, from January to February (Table 1). The results also indicate that the species produce flowers twice a year but have a single seeding period each year. The flowering in *M. excelsa* takes place at the end of the dry season after this tree species have shed their leaves or while the new leaves emerge (Berg et al., 2002).

The data collected in the past three years showed that the flowering and fruit setting time varied by 10 to 15 days within the same month each year. The fruiting time is fairly short in *M. excelsa*, as it takes place at a range of different days, but often occurs in January and February soon after the time shortly before new leaves appear or when most of the leaves fall. In the first year of phenological observation, the fruiting time started in mid-January, while next year the fruit setting or fruiting initiation occurred at the end of January and, during the third year, the fruiting shading occurred in late February.

**Flowering and fruiting time in *Antiaris toxicaria*.** Phenological observations of *A. toxicaria* in the past three years indicated that leafing, flowering, and fruiting may quite commonly vary from year to year and from tree to tree within a single population during the same year. The results also show that the fruiting time (when seeds are available for collection) in *A. toxicaria* is seasonal and occurs from the early January up to the late February (Table 2). In the first year of phenologi-

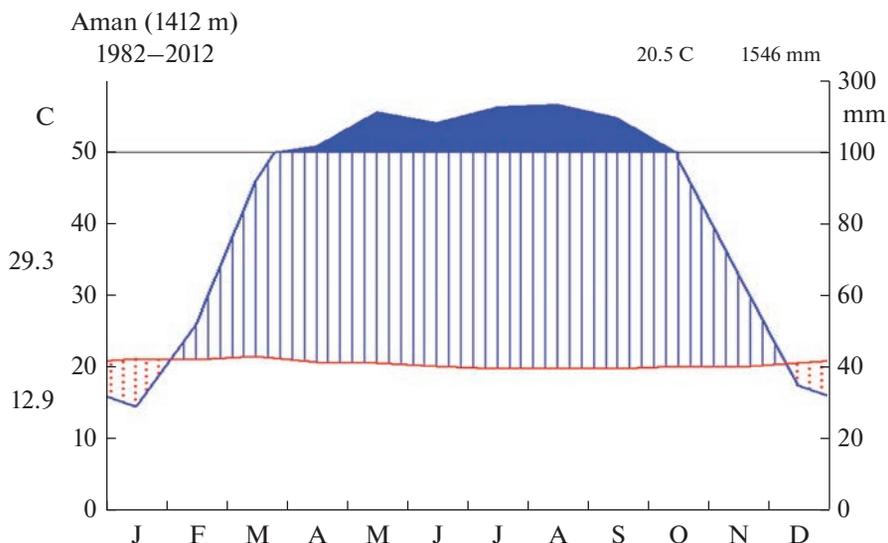


Fig. 2. Walter Climate diagram of Mizan-Aman produced using *R. 4.03*.

cal observation, the fruiting time occurred in mid-February; next year, the fruit setting or fruiting initiation phases occurred at the end of February, and during the third year, the fruiting shading occurred at the end of February. The fruiting duration in *A. toxicaria* is fairly short. Like *M. excelsa*, it produces flowers which set no fruit most of the time.

The phenological observation results indicated that, for the past three years, trees tend to lose their leaves in November, March, and June, but mostly in November, and flowering occurs in this period. This study was in line with *A. toxicaria* (Moraceae) – a new distribution record to the Eastern Ghats (Ravikumar and Sankar, 2009).

Flowering and fruiting of *A. toxicaria* in the past three years was almost similar as it did not extremely vary from year to year. The fruits of *A. toxicaria* are available for seed collection from February to March. The flowers ultimately produce fruit, while only a few

trees can produce viable seeds. Some of the intra-population fruiting variations have been attributed to differences in attractiveness of inflorescences to insects during a particular flowering season. Fluctuations in the populations of sucking insects also play a significant role in determining the number of incipient fruits that abort in a given year.

**Flowering and fruiting time in *Pouteria adolfi-friedericii*.** The fruiting time, or the actual season when seeds of *P. adolfi-friedericii* are available for collection, ranges from May to June (Table 3). Both flower initiation and open flower stages in flowering phenology of *P. adolfi-friedericii* start during November and extend up to early May. The peak flowering time in *P. adolfi-friedericii* is November, while sporadic flowering is reported to occur all year round (Orwa et al., 2009). The fruiting time is seasonal and goes on from the early May up to June.

Table 1. The phenology of leafing, flowering, and fruiting in *M. excelsa* in Bebeka, South West Ethiopia

Phenological stage		Months											
		Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
Leafing	Sprouting (leaf initiation)			■					■				
	Mature (grown leaves)			■	■				■	■	■		
	Senescent shading				■	■	■			■	■		
Flowering	Flower initiation				■	■	■					■	
	Flower shading				■	■	■	■				■	
	Fruit initiation (setting)					■	■	■					■
Fruiting	Fruit growing	■											■
	Fruit ripping (maturity)	■	■										
	Fruit shading												■
													■

**Table 2.** The phenology of leafing, flowering, and fruiting in *Antiaris toxicaria* in Bebek, South West Ethiopia

Phenological stage		Month											
		Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
Leafing	Sprouting (leaf initiation)			■					■	■			
	Mature (grown leaves)			■	■	■	■		■	■	■	■	
	Senescent shading			■	■	■	■		■	■	■	■	
Flowering	Flower initiation			■	■	■	■				■	■	■
	Flower shading	■	■					■	■				■
Fruiting	Fruit initiation (setting)	■	■										■
	Fruit growing	■	■										■
	Fruit ripping (maturity)	■	■										■
	Fruit shading		■	■									

**Table 3.** The phenology of leafing, flowering, and fruiting in *Pouteria adolfi-friedericii* in Bebek, South West Ethiopia

Phenological stage		Month											
		Jan	Feb	Mar	Apr	May	June	July	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec
Leafing	Sprouting (leaf initiation)			■					■	■			
	Mature (grown leaves)			■	■	■			■	■	■	■	
	Senescent shading			■	■	■			■	■	■	■	■
Flowering	Flower initiation			■	■							■	■
	Flower shading			■	■	■						■	■
Fruiting	Fruit initiation (setting)	■	■										■
	Fruit growing	■	■	■	■								■
	Fruit ripping (maturity)	■	■				■	■					■
	Fruit shading							■	■				

CONCLUSION

The patterns of the fruiting phenology of the three selected indigenous tree species can be categorized as annual with two of the selected tree species (*A. toxicaria* and *M. excelsa*) producing fruit during the dry season, and one tree species (*P. adolfi-friedericii*) producing fruit in the rainy season. Recommendations: 1. Low-cost technologies for seed/seedling acquisition and distribution are a necessity; 2. Artificial regeneration of indigenous tree species through cuttings and air layering produces better results than using seeds, and matures in a shorter time.

**Declaration of Interest Statement.** No potential conflict of interest was reported by the authors.

REFERENCES

Anderson D.P., Nordheim E.V., Moermond T., Gone Z.B., Boesch C. Factors influencing tree phenology in Tai National Park, Cote d'Ivoire // *Biotropica*. 2005. V. 37. P. 631–641.  
 Berg W.C.C., Bureau W., Sim M. Seed leaflet. 2002.

Couralet C., Van Den Bulcke J., Ngoma L.M., Van Acker J., Beeckman H. Phenology in functional groups of Central African rainforest trees // *J. Tropical Forest Science*. 2013. V. 25. P. 361–374.  
 Fobane J.L., Ndam E.N., Mbololo M. Population structure and natural regeneration of *Allanblackia floribunda* Oliv. (Clusiaceae) in a forest concession of East Cameroon // *J. Biodiversity and Environmental Sciences*. 2014. V. 4. P. 403–410.  
 Frankie W., Baker G., Opler A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica // *J. Ecology*. 1974. V. 62. P. 881–919.  
 Garrison B.A., Koenig W.D., Knops J.M.H. Spatial synchrony and temporal patterns in acorn production of California black oaks // *Proceedings of the Sixth Symposium on Oak Woodlands: Ecology and management*. USDA Forest Service General Technical Report. 2008. PSW-GTR-217, Pacific Southwest Research USA. P. 343–356.  
 Giday M., Asfaw Z., Woldu Z., Teklehaymanot T. Medicinal plant knowledge of the Bench ethnic group of Ethiopia: an ethnobotanical investigation // *J. Ethnobiology and Ethnomedicine*. 2009. V. 5. № 34. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-5-34>  
 Hirao A.S., Kudo G. The effect of segregation of flowering time on fine-scale spatial genetic structure in an alpine-

snow bed herb *Primula cuneifolia* // Heredity. 2008. V. 100. № 4. P. 424–430.

Mihretu M. Growth Performance of Some Indigenous and Exotic Tree Species in Southwestern Ethiopia. Addis Ababa: Ethiopian Institute of Agricultural Research, 2004. 47 p.

Orwa C., Mutua A., Kindt R., Jamnadass R., Simons A. Agroforestry Database: a Tree Reference and Selection Guide. 2009. Version 4.

Ravikumar K., Sankar R.V. *Antiaris toxicaria* (Moraceae) – a new distribution record to the Eastern Ghats // J. Threatened Taxa. 2009. V. 1. P. 58–59.

Singh K.P., Kushwaha C.P. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India // Annals of Botany. 2006. V. 97. P. 265–276.

Stevenson P.R., Castellanos M.C., Cortés A.I., Link A. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia // Biotropica. 2008. V. 40. P. 559–567.

Tadesse W. Vegetation of the Yayu forest in Southwest Ethiopia: Impacts of human use and Implications for In situ Conservation of Wild *Coffea arabica* L. populations // Ecology and Development. 2003. Series No. 10. Center for Development Research, University of Bonn. 8 p.

Weru S.M. Distribution, Utilization and Management of *Prunus africana* (Hook. f) in Gichugu Division, Kirinyaga District, Central Kenya Simon Mugwe Weru (BSc. Forestry A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Master o. MSc. Thesis. Kenya, Kenyatta University, 2012. 112 p.

## РЕПРОДУКТИВНАЯ ФЕНОЛОГИЯ *MILICIA EXCELSA*, *ANTIARIS TOXICARIA* И *POUTERIA ADOLFI-FRIEDERICII* В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЭФИОПИИ

М. Нигату<sup>1</sup>, \*, И. Мулату<sup>1</sup>, М. А. Сеид<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Эфиопский центр развития лесного хозяйства, 24536 код 1000 Аддис-Абеба, Эфиопия

\*E-mail: marshetnigatu@gmail.com

Обезлесение и деградация естественных лесов представляют собой проблему для лесного сектора Эфиопии. Сбор научных данных о репродуктивной биологии отдельных древесных пород в настоящее время приобрел важное значение для развития семеноводческих районов и установления режимов лесопользования. В связи с этим целью данного исследования является определение репродуктивной фенологии местных видов деревьев. Время листопада, цветения и плодоношения трех древесных пород регистрировалось в течение трех лет в Юго-Западной Эфиопии в естественных лесах зоны Бенчи-Маджи (район Дебуб Бенч). Были выбраны три приоритетных вида, *Milicia excelsa*, *Antiaris toxicaria* и *Pouteria adolfi-friedericii*, исходя из степени их истощения и относительной ценности древесины в данном районе и в стране в целом. Из каждого вида было отобрано более 20 репродуктивно здоровых, зрелых и средних материнских деревьев с диаметром на высоте груди >10 см и с легко различимыми кронами, расположенных на расстоянии 100 м друг от друга и помеченных маркировочными чернилами. Мы проводили непрерывные наблюдения и записывали данные о листопаде, цветении и плодоношении каждые 15 дней (дважды в месяц). Затем данные были проанализированы с помощью описательной статистики. Результаты этого исследования показывают, что фактический сезон, когда семена *Milicia excelsa* доступны для сбора, бывает один раз в год, с января по февраль. Результаты также показали, что для *Antiaris toxicaria* время плодоношения является сезонным, семена становятся доступными для сбора с начала января до конца февраля. Время плодоношения или фактический сезон, когда семена *Pouteria adolfi-friedericii* становятся доступными для сбора, – с мая по июнь. Для приобретения и распространения семян/саженцев рекомендуется использовать низкзатратные технологии для создания зон производства семян и одомашнивания вида, которые предпочтительнее использовать для сокращения уничтожения выбранных местных видов деревьев.

*Ключевые слова:* цветение, плодоношение, фенология, зона производства семян, одомашнивание.

УДК 632.752.2:635.9.047

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ТЛЕЙ ТРЕХ ПАРКОВ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ В 2021 ГОДУ

© 2023 г. М. Н. Берим\*

Лаборатория фитосанитарной диагностики и прогнозов, Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, д. 3, Пушкин, Санкт-Петербург, 196608 Россия

\*E-mail: berim\_m@mail.ru

Поступила в редакцию 30.05.2022 г.

После доработки 04.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Ввиду высокой вредоносности тлей, развивающихся на деревьях и кустарниках парковой зоны Санкт-Петербурга и Ленинградской области, возникает необходимость мониторинга за динамикой численности и видовым составом данной группы насекомых. На протяжении вегетационного периода 2021 г. проводилось определение видового состава тлей трех парков Санкт-Петербурга и Ленинградской области: Сосновского лесопарка, Павловского и Гатчинского парков. Материал отбирался непосредственно с растений и отлавливался с помощью энтомологического сачка. Всего было идентифицировано 16 видов. В Сосновском лесопарке выявлено 10 видов, в Павловском парке – 12, в Гатчинском – 9. Два вида развивались на хвойных породах деревьев, остальные – на лиственных. Такие виды, как серая свидинно-злаковая тля (*Anoecia corni* F.), черемухово-злаковая тля (*Rhopalosiphum padi* L.), серебристая березовая тля (*Euceraaphis betulae* gr. sp.), обыкновенная дубовая тля (*Tuberculatus annulatus* Hart.), бобовая тля (*Aphis fabae* Scop.), зеленая розанная тля (*Macrosiphum rosae* L.), встречались во всех трех парках, остальные – в одном или двух парках. Виды серой свидинно-злаковой тли, черемухово-злаковой тли, серебристой березовой тли, бобовой тли, зеленой розанной тли наблюдались массово большими колониями на значительном количестве деревьев – хозяев. У других видов встречались небольшие колонии на отдельных деревьях, у третьих были отловлены лишь единичные особи. В первой половине сентября количество тлей было относительно невысоким.

**Ключевые слова:** *Aphidoidea*, вредители декоративных растений, восточная (При-)Балтика, зеленые насаждения, тли – дендробионты.

**DOI:** 10.31857/S0024114823050029, **EDN:** NZMJII

Тли являются многочисленной группой насекомых. На северо-западе России с помощью всасывающей ловушки нами отловлено и идентифицировано более 40 видов (Берим, 2018). Места их обитания – все биотопы произрастания кормовых растений, в том числе болота и культурфитоценозы, которые изучались автором. Насекомые существенно повреждают деревья и кустарники, являющиеся их хозяевами (Рупайс, 1981). При этом растения отстают в росте, листья их желтеют, деформируются. Тли питаются флоэмным соком растений, выделяют при помощи стилета слюну, содержащую токсичные вещества. Липкими сладкими экскрементами питаются муравьи (Новгородова, 2005; Островский, 2021), также экскрементами являются субстратом для развития сажистых грибов. Среди данных фитофагов известна экологическая группа галлообразователей, формирующих на листьях яркие, выпуклые галлы. В годы вспышек массового размножения вредителей кроны деревьев имеют уродливый

внешний вид, что негативно сказывается на парках и скверах. Многие виды являются переносчиками вирусной инфекции (Сухов, Развязкина, 1955; Тарр, 1975; Развязкина, 1975; Цыпленков, и др., 2002). Целью нашего исследования было в период высокой численности тлей (2021 год) провести мониторинг их видового состава на деревьях и кустарниках в трех парках Санкт-Петербурга и Ленинградской области.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в одном парке Ленинградской области и в двух парках Санкт-Петербурга.

Парк Ленинградской области:

Гатчинский дворцовый парк (Гатчинский район). Местоположение – 59°33' с.ш., 30°06' в.д. Площадь – 146 га. Основная растительность – широколиственные породы деревьев, такие как дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа мелко-

лиственная (*Tilia cordata* Mill.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.). Также имеется большое количество березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и других деревьев. Встречаются хвойные породы деревьев и кустарники.

Парки Санкт-Петербурга:

Сосновский лесопарк (Выборгский район). Местоположение — 60°01' с.ш., 30°21' в.д. Площадь — 302 га. В ландшафте преобладает сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.). Встречается береза пушистая, а также деревья широколиственных пород: дуб черешчатый, липа мелколистная, клен остролистный и другие. Среди кустарников наблюдаются шиповник (*Rosa* spp.), черемуха (*Prunus padus* L.) и др.

Павловский парк (пригород Санкт-Петербурга). Местоположение — 59°41' с.ш., 30°19' в.д. Площадь — 600 га. Преобладают лиственные породы деревьев. Это береза повислая (*Betula pendula* Roth), береза пушистая, дуб черешчатый, липа мелколистная, клен остролистный и др. В то же время имеется значительное количество хвойных деревьев, преимущественно сосны обыкновенной и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). Произрастает большое количество кустарников.

Наблюдения проводились в III декаде мая (21–31), I–II декадах июня (3–18), I–II декадах сентября (2–16). В эти периоды отмечается наибольшая активность у гетероцидных видов тлей. Просматривались деревья и кустарники (до 10–15 каждой из основных пород) внешне на наличие колоний тлей. Растения выбирались рандомизированно в различных частях парков. Насекомые снимались с растений при помощи специального энтомологического пинцета и кисточки. Также проводилось кошение энтомологическим сачком на растениях и вокруг них. Отловленные особи фиксировались в 70% этиловом спирте и идентифицировались в лабораторных условиях под бинокуляром по морфометрическим признакам с использованием определителя насекомых европейской части России (Бей-Биенко, 1964), атласа дендрофильных тлей Прибалтики (Рупайс, 1969), в отдельных случаях — электронного определителя (Blackman, Eastop, 2006). Большие колонии (от 50 особей) встречались массово на многих растениях, небольшие (до 20 особей) — на отдельных деревьях и кустарниках. Данные о погодных условиях получены с сайта <http://pogodaklimat.ru> > Saint-Petersburg > 2021.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За вегетационный период 2021 г. в трех парках Санкт-Петербурга и Ленинградской области нами отмечено и идентифицировано 16 видов тлей. Полученные данные представлены ниже.

### Виды тлей, отмеченные на деревьях и кустарниках в Сосновском лесопарке:

сосновая хвоевая тля (*Schizolachnus pineti* F.) — на сосне обыкновенной в I–II декадах июня 8 небольших колоний (б/кр. самки, личинки);

серая свидинно-злаковая тля — на свидине белой (*Cornus alba* L.) большие колонии в III декаде мая (б/кр. самки, личинки), I–II декадах июня (кр. самки, личинки), в I–II декадах сентября — 20 крылатых самок;

пихтовая опушенная тля (*Mindarus abietinus* Koch.) — на пихте сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) 2 б/кр. самки в III декаде мая;

черемухово-злаковая тля — на черемухе обыкновенной большие колонии в III декаде мая (б/кр. самки, личинки), I–II декадах июня (кр. самки, личинки), в I–II декадах сентября — 16 крылатых самок;

серебристая березовая тля (*Euceraphis betulae* gr. sp.) — на березе пушистой в массе крылатые самки в III декаде мая, большие колонии (кр. самки, личинки) в I–II декадах июня, в I–II декадах сентября — 15 крылатых самок;

березовые тли — на березе пушистой 4 б/кр. самки в I–II декадах июня;

обыкновенная дубовая тля — на дубе черешчатом кр. самки, личинки у жилок в III декаде мая, в I–II декадах июня;

бобовая тля — на чубушнике венечном (*Philadelphus coronarius* L.) большие колонии (б/кр. самки, личинки) в I–II декадах июня;

каштановая листовая тля (*Myzocallis castanicola* Vak.) — на дубе черешчатом 3 б/кр. самки в I–II декадах июня;

зеленая розанная тля (*Macrosiphum rosae* L.) — на шиповнике большие колонии (б/кр. самки, личинки) в III декаде мая, в I–II декадах июня, в I–II декадах сентября.

### Виды тлей, отловленные на деревьях и кустарниках в Павловском парке:

серая свидинно-злаковая тля — на свидине белой большие колонии в III декаде мая (б/кр. самки, личинки), I–II декадах июня (кр. самки, личинки), в I–II декадах сентября — 16 крылатых самок;

черемухово-злаковая тля — на черемухе обыкновенной большие колонии в III декаде мая (б/кр. самки, личинки), I–II декадах июня (кр. самки, личинки), в I–II декадах сентября — 24 крылатых самок;

серебристая березовая тля — на березе пушистой в массе крылатые самки в III декаде мая, большие колонии (кр. самки, личинки) в I–II декадах июня, в I–II декадах сентября — 25 крылатых самок;

березовые тли — на березе пушистой 9 б/кр. самок в I–II декадах июня;

обыкновенная дубовая тля — на дубе черешчатом кр. самки, личинки у жилок в III декаде мая, в I—II декадах июня;

бобовая тля — на чубушнике венечном большие колонии (б/кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

липовая тля (*Eucallipterus tiliae* L.) — на липе мелколистной большие колонии (кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

ивово-морковная тля (*Cavariella aegopodii* Scop.) — на иве белой (*Salix alba* L.) 10 небольших колоний (б/кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

тополевая бурая тля (*Chaitophorus populeti* Panz.) — на осине обыкновенной (*Populus tremula* L.) 7 небольших колоний (б/кр. самки, личинки) в III декаде мая, 5 небольших колоний (кр. самки, личинки) в I—II декадах июня, 12 кр. самок в I—II декадах сентября;

зеленоватая вязовая тля (*Tinocallis platani* Kalt.) — на вязе гладком 11 кр. самок в III декаде мая, 3 небольшие колонии (кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

щетиноквая длинноусая кленовая тля (*Periphyllus aceris* L.) — на клене остролистном 5 б/кр. самок в III декаде мая, 9 небольших колоний (б/кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

зеленая розанная тля — на шиповнике большие колонии (б/кр. самки, личинки) в III декаде мая, в I—II декадах июня, в I—II декадах сентября.

#### **Виды тлей, отловленные на деревьях и кустарниках в Гатчинском дворцовом парке:**

серая свидинно-злаковая тля — на свидине белой большие колонии в III декаде мая (б/кр. самки, личинки), I—II декадах июня (кр. самки, личинки), в I—II декадах сентября — 28 крылатых самок;

черемухово-злаковая тля — на черемухе обыкновенной большие колонии в III декаде мая (б/кр. самки, личинки), I—II декадах июня (кр. самки, личинки), в I—II декадах сентября — 9 крылатых самок;

серебристая березовая тля — на березе пушистой в массе крылатые самки в III декаде мая, большие колонии (кр. самки, личинки) в I—II декадах июня, в I—II декадах сентября — 32 крылатые самки;

тополево-салатная тля (*Pemphigus bursarius* L.) — на тополе (*Populus* spp.) 4 кр. самки в I—II декадах июня;

обыкновенная дубовая тля — на дубе черешчатом кр. самки, личинки у жилок в III декаде мая, в I—II декадах июня;

бобовая тля — на чубушнике венечном большие колонии (б/кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

липовая тля — на липе мелколистной большие колонии (кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

ивово-морковная тля — на иве белой 3 небольшие колонии (б/кр. самки, личинки) в I—II декадах июня;

зеленая розанная тля — на шиповнике большие колонии (б/кр. самки, личинки) в III декаде мая, в I—II декадах июня, I—II декадах сентября.

Для наглядности полученные данные представлены в табл. 1.

В Сосновском лесопарке идентифицировано 10 видов тлей. Два вида питаются на деревьях хвойных пород — сосне и пихте. Это сосновая хвоевая тля, пихтовая опушенная тля. Они живут на нижней стороне хвоинок, обычно у их основания. Растения-хозяева остальных видов — деревья лиственных пород и кустарники.

В Павловском парке идентифицировано 12 видов тлей, в Гатчинском — 9. Такие виды, как серая свидинно-злаковая тля, черемухово-злаковая тля, серебристая березовая тля, обыкновенная дубовая тля, бобовая тля, зеленая розанная тля, встречались во всех трех парках. Сосновая хвоевая тля, пихтовая опушенная тля наблюдались только в Сосновском лесопарке; березовые тли — как в Сосновском лесопарке, так и в Павловском парке; каштановая листовая тля — в Сосновском лесопарке; ивово-морковная тля, липовая тля — в Павловском и Гатчинском парках; тополевая бурая тля, зеленоватая вязовая тля, щетиноквая длинноусая кленовая тля — только в Павловском парке; тополево-салатная тля — только в Гатчинском парке.

Благоприятные погодные условия весеннего периода 2021 г. способствовали активному отрождению из яиц личинок самок-основательниц. В конце мая наблюдалось появление взрослых самок-основательниц. В III декаде мая в обследуемых парках отмечено 9 видов тли. Наибольшее количество зарегистрировано в Павловском парке — 8 видов. Такие виды, как серая свидинно-злаковая тля, серебристая березовая тля, зеленая розанная тля, черемухово-злаковая тля, встречались массово большими колониями во всех трех парках. В первой половине июня происходило значительное увеличение численности насекомых, у большинства видов встречались крылатые и бескрылые партеногенетические самки. За этот период зарегистрировано 12 видов во всех трех парках. Отмечены такие виды, как бобовая тля, березовые тли, ивово-морковная тля, липовая тля, каштановая листовая тля, тополево-салатная тля, сосновая хвоевая тля. Бобовая тля встречалась массово в большом количестве во всех парках, липовая тля — в Павловском и Гатчинском парках. Такие тли, как березовые, каштановая

**Таблица 1.** Видовой состав тлей, выявленных в трех парках Санкт-Петербурга и Ленинградской области (2021 г.)

Виды тлей	Сосновский лесопарк			Павловский парк			Гатчинский парк		
	май	июнь	сентябрь	май	июнь	сентябрь	май	июнь	сентябрь
<i>Anoecia corni</i>	+++	+++	+	+++	+++	+	+++	+++	+
<i>Aphis fabae</i>	□	+++	□	□	+++	□	□	+++	□
<i>Betulaphis</i> spp.	□	+	□	□	+	□	□	□	□
<i>Cavariella aegopodii</i>	□	□	□	□	++	□	□	++	□
<i>Chaitophorus populeti</i>	□	□	□	++	++	+	□	□	□
<i>Euceraphis betulae</i> gr. sp.	+++	+++	+	+++	+++	+	+++	+++	+
<i>Eucalliperus tiliae</i>	□	□	□	□	+++	□	□	+++	□
<i>Myzocallis castanicola</i>	□	+	□	□	□	□	□	□	□
<i>Mindarus abietinus</i>	□	□	+	□	□	□	□	□	□
<i>Macrosiphum rosae</i>	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Periphyllus aceris</i>	□	□	□	+	++	□	□	□	□
<i>Pemphigus bursarius</i>	□	□	□	□	□	□	□	+	□
<i>Rhopalosiphum padi</i>	+++	+++	+	+++	+++	+	+++	+++	+
<i>Schizolachnus pineti</i>	□	++	□	□	□	□	□	□	□
<i>Tinocallis platani</i>	□	□	□	+	++	□	□	□	□
<i>Tuberculatus annulatus</i>	+	+	□	+	+	□	+	+	□

Примечание. +++ – большие колонии; + – единичные особи; ++ – небольшие колонии; □ – тли не отмечены.

лиственная тля, пихтовая опушенная тля, встречались в виде единичных особей.

В это же время наблюдался лет гетераций видов на своих летних хозяев: у таких видов, как серая свидинно-злаковая тля, черемухово-злаковая тля, – на злаковые травы и зерновые культуры; у бобовой тли – на растения из семейства бобовых, а также многие другие растения; у ивово-морковной тли – на растения из семейства зонтичных; у зеленой розанной тли – факультативно на растения из семейств ворсянковых и валериановых. На северо-западе России у черемухово-злаковой тли гетерация имеет место в конце мая–начале июня на злаки, в августе–сентябре – обратно на черемуху (Gandrabor, Vereshchagina, 2015; Верещагина, Гандрабор, 2017; Берим, 2019). Остальные перечисленные виды являются моноцидными и проводят свою жизнь на единственном хозя-

ине или на других растениях того же вида (Dixon, 1998; Williams, Dixon, 2007), а также на растениях различных видов одного и того же семейства, например, особи серебристой березовой тли.

В сентябре количество зарегистрированных видов, а также их численность была существенно ниже. Это следующие виды: серая свидинно-злаковая тля, серебристая березовая тля, зеленая розанная тля, черемухово-злаковая тля, тополевая бурая тля.

Прошедший 2021 год характеризовался в целом высокой численностью тлей в различных биоценозах, в том числе в биоценозах парков Петербурга и Ленинградской области. Отмечено значительное количество видов, шесть из которых встречалось массово большими колониями во всех трех парках. Это такие виды, как серая свидинно-злаковая тля, бобовая тля, серебристая

березовая тля, липовая тля, зеленая розанная тля, черемухово-злаковая тля. Наибольшая численность насекомых наблюдалась в июне. Необходимо отметить высокие температуры воздуха в этот период в регионе (среднедекадные температуры варьировали от 18.8 до 24°C), что было на 4.1–6.8°C выше среднеголетних показателей. Этот период характеризовался незначительным количеством осадков – 27.5 мм. В то же время в мае выпало большое их количество – 134 мм, что создало достаточную степень увлажнения в биоценозах. Данный фактор наряду с высокими температурами воздуха создал благоприятные условия для развития и размножения насекомых. Первая половина июля также характеризовалась высокими температурами воздуха и почти полным отсутствием осадков. Далее погодные условия вошли в свою климатическую норму. В конце августа начался лет самцов и самок-гинопар на своих зимних хозяев. Количество тлей на растениях заметно уменьшилось. Самки-гинопары отрождают личинок половых самок, самки после спаривания откладывают на растения оплодотворенные яйца.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях вегетационного периода 2021 г. была проведена идентификация видового состава тлей в трех парках Санкт-Петербурга и Ленинградской области. В Сосновском лесопарке зарегистрировано 10 видов, в Павловском парке – 12, в Гатчинском – 9. Во всех трех парках отмечено 16 видов тлей, шесть из которых встречались массово большими колониями во всех парках. Это такие виды, как серая свидинно-злаковая тля, бобовая тля, серебристая березовая тля, липовая тля, зеленая розанная тля, черемухово-злаковая тля. Вид серая свидинно-злаковая тля отмечен на свидине белой, бобовая тля – на чубушнике вечном, серебристая березовая тля – на березе пушистой, липовая тля – на липе мелколистной, зеленая розанная тля – на шиповнике, черемухово-злаковая тля – на черемухе обыкновенной. Такие виды, как тополевая бурая тля, зеленоватая вязовая тля, щетинковая длинноусая кленовая тля, ивово-морковная тля, встречались в виде небольших колоний. Вид тополевая бурая тля зарегистрирован на осине обыкновенной, зеленоватая вязовая тля – на вязе гладком, щетинковая длинноусая кленовая тля – на клене остролистном, ивово-морковная тля – на иве белой. Тополево-салатная тля, бобовые тли, обыкновенная дубовая тля, каштановая листовая тля наблюдались в виде немногочисленных особей.

Наибольшая численность насекомых отмечалась в июне: выявлено 12 видов, в сентябре зарегистрировано только четыре вида: серая свидинно-злаковая тля, зеленая розанная тля, черемухово-злаковая тля.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г.Я.* Определитель насекомых Европейской части СССР. Том 1. М.–Л.: Наука, 1964. 489–616 с.
- Берим М.Н.* Дистанционный мониторинг тлей с помощью всасывающей ловушки // Современные технологии и средства защиты растений – платформа для инновационного освоения в АПК России: Материалы конференции. СПб, Пушкин: ВИЗР, 2018. С. 28–29.
- Берим М.Н.* Влияние погодных условий на численность черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* L. на Северо-Западе России // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2019. № 6 (80). С. 109–111.
- Верещагина А.Б., Гандрабур Е.С.* Особенности развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) при гетероцидном образе жизни // XV съезд Русского энтомологического общества: Материалы съезда. Новосибирск: Гранд. 2017. С. 104–105.
- Новгородова Т.А.* Долевой вклад членов многовидовой ассоциации муравьев в потенциал численности общих симбиотов – тлей. // Доклады Академии наук. 2005. Т. 401. № 6. С. 848–849.
- Островский А.М.* Первые результаты изучения облигатных мирмекофильных тлей (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae) юга-востока Беларуси // Трансформация экосистем. 2021. Т. 4. № 2 (12). С. 103–110.
- Погода и климат [Электронный ресурс]. <http://pogodaklimat.ru> > Saint-Petersburg > 2021 (дата обращения – 13.07.2022).
- Рунайс А.А.* Вредители деревьев и кустарников в зеленых насаждениях Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1981. 264 с.
- Рунайс А.А.* Атлас дендрофильных тлей Прибалтики. Рига: Зинатне, 1969. 361 с.
- Развязкина Г.М.* Вирусные болезни зерновых. Новосибирск: Наука, 1975. 292 с.
- Сухов К.С., Развязкина Г.М.* Биология вирусов и вирусных болезней. М.: Советская наука, 1955. 228 с.
- Tapp C.* Основы патологии растений. М.: Мир, 1975. 587 с.
- Цыпенков А.Е., Берим М.Н., Жарова Е.А.* Особенности проявления эпифитотий вируса желтой карликовости ячменя // Вестник защиты растений. 2002. № 3. С. 60–64.
- Blackman R.L., Eastop V.F.* Aphids on the World's herbaceous plants and shrubs. 2006. V. 1: Host lists and keys. London: Natural history museum. 1438 p. Freely available at: <http://www.aphidsonworldsplants> (retrieval elate: 25.10.2021).
- Gandrabor E.S., Vereshchagina A.B.* Formation of the number of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphidoidea) when feeding on two genotypes of its primary host under the influence of different climate conditions in a North-West Russia // Proc. XVIII Int. Plant Protection Cong. (Berlin, 24–28 aug. 2015). Berlin, 2015. P. 710–711.
- Dixon A.F.G.* Aphid ecology. 2nd edn. London, UK: Chapman and Hall, 1998. 300 p.
- Williams J.S., Dixon A.F.* Life cycles and polymorphism // Aphid as crop pests. Ed. H.F.van Emden and R. Harrington. CABI, 2007. 717 p.

## Aphid Species Composition in Three Parks of Saint-Petersburg and Leningrad Region in 2021

M. N. Berim\*

All-Russian Institute of Plant Protection, Laboratory of Phytosanitary Diagnostics and Forecasts,  
Podbelskogo hwy, 3, St. Petersburg – Pushkin, 196608 Russia

\*E-mail: berim\_m@mail.ru

Due to the high harmfulness of aphids inhabiting trees and shrubs in the St. Petersburg's and the Leningrad Region's park areas, it becomes necessary to monitor the dynamics of the numbers and species composition of this group of insects. During the vegetation season of 2021, the species composition of aphids was determined in three parks in St. Petersburg and the Leningrad Region: Sosnovsky forest park, Pavlovsky and Gatchina parks. The material was taken directly from plants and caught using an entomological net. A total of 16 species were identified. In the Sosnovsky forest park, 10 species were identified, in the Pavlovsky park – 12, in the Gatchinsky park – 9 species. Two species were found on coniferous trees, the rest – on the deciduous ones. Species such as dogwood aphid (*Anoecia corni* F.), bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.), silver birch aphid (*Euceraphis betulae* gr. sp.), common oak aphid (*Tuberculatus annulatus* Hart.), black bean aphid (*Aphis fabae* Scop.), rose aphid (*Macrosiphum rosae* L.) were found in all three parks, the rest – in one or two parks. Dogwood aphid, bird cherry-oat aphid, silver birch aphid, black bean aphid and rose aphid were observed in massively large colonies on a significant number of host trees. In other species, small colonies were found on separate trees; finally, for some species only single individuals were caught. In the first half of September, the number of aphids was relatively low.

*Keywords: Aphidoidea, ornamental plants pests, eastern Baltic region, greenery, dendrobiont aphids.*

### REFERENCES

- Bei-Bienko G.Y., *Opredelitel' nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR* (Keys to the insects of the European USSR), Moscow, Leningrad: Nauka, 1964, Vol. 1, pp. 489–616.
- Berim M.N., Distantionnyi monitoring tlei s pomoshch'yu vsasyvayushchei lovushki (Remote monitoring aphids with suction trap), *Modern plant protection technologies and means – platform for innovative development in Russian agricultural sector*, Proc. of International Scientific and Practical Conf., Saint Petersburg, Pushkin: VIZR, 2018, pp. 28–29.
- Berim M.N., Vliyanie pogodnykh uslovii na chislennost' cheremukhovo-zlakovoi tli *Rhopalosiphum padi* L. na Severo-Zapade Rossii (Effect of weather conditions on the number of cherry tree – cereal aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) in the north-west of Russia), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2019, No. 6 (80), pp. 109–111.
- Blackman R.L., Eastop V.F., *Aphids on the World's herbaceous plants and shrubs*, 2006, Vol. 1: Host lists and keys, London: Natural history museum, 1438 p., available at: <http://www.aphidsonworldsplants> (25 October, 2021).
- Dixon A.F.G., *Aphid ecology*, London, UK: Chapman and Hall, 1998, 300 p.
- Gandrabur E.S., Vereshchagina A.B., Formation of the number of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphidoidea) when feeding on two genotypes of its primary host under the influence of different climate conditions in a North-West Russia, *XVIII Int. Plant Protection Cong.*, Proc., Berlin, 24–28 August, 2015, Berlin, 2015, pp. 710–711. <http://pogodaklimat.ru>> Saint-Petersburg> 2021 (July 13, 2022).
- Novgorodova T.A., Investments of the members of a multi-species ant association to the numerical potential of aphids as their common symbionts, *Doklady Biological Sciences*, 2005, Vol. 401, No. 1–6, pp. 150–151.
- Ostrovskii A.M., Pervye rezul'taty izucheniya obligatnykh mirmekofil'nykh tlei (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae) yuga- vostoka Belarusi (First results of the study of obligatorily myrmecophilous aphids (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae) of south-eastern Belarus), *Transformatsiya ekosistem*, 2021, Vol. 4, No. 2 (12), pp. 103–110.
- Razvyazkina G.M., *Virusnye bolezni zernovykh* (Virus diseases of cereals), Novosibirsk: Nauka, 1975, 292 p.
- Rupais A.A., *Atlas dendrofil'nykh tlei Pribaltiki* (Atlas of dendrophilic aphids in the Baltics), Riga: Zinatne, 1969, 361 p.
- Rupais A.A., *Vrediteli derev'ev i kustarnikov v zelenykh nasazhdeniyakh Latviiskoi SSR* (Pests of Trees and Shrubs in Green Plantations of the Latvian SSR), Riga: Zinatne, 1981, 264 p.
- Sukhov K.S., Razvyazkina G.M., *Biologiya virusov i virusnykh boleznei* (Biology of viruses and viral diseases), Moscow: Sovetskaya nauka, 1955, 228 p.
- Tarr S., *Osnovy patologii rastenii* (Basics of Plant Pathology), Moscow: Mir, 1975, 587 p.
- Tsyplenkov A.E., Berim M.N., Zharova E.A., Osobennosti proyavleniya epifitotii virusa zheltoi karlikovosti yachmenya (Peculiarities of manifestation of epiphytotic of barley yellow dwarf virus), *Vestnik zashchity rastenii*, 2002, No. 3, pp. 60–64.
- Vereshchagina A.B., Gandrabur E.S., Osobennosti razvitiya klonov cheremukhovo-zlakovoi tli *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) pri geterotsinom obraze zhizni (Development features of bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae) clones during host-alternation life cycle), *XV s'ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva* (15th Congress of The Russian Entomological Society), Materials of the Congress, Novosibirsk: Gramond, pp. 104–105.
- Williams J.S., Dixon A.F., Life cycles and polymorphism, In: *Aphid as crop pests*, Harrington: CABI, 2007, 717 p.

УДК 582.734.3:581.522 (470.67)

## ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ БОЯРЫШНИКОВ В ДАГЕСТАНЕ

© 2023 г. М. Д. Залибеков<sup>а</sup>, \*, А. Р. Габибова<sup>а</sup><sup>а</sup>Горный ботанический сад ДагФИЦ РАН, ул. М. Гаджиева, д. 45, Махачкала, 367000 Россия

\*E-mail: marat.zalibekov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 19.09.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В работе представлены результаты эколого-географического эксперимента 4 видов боярышника на двух экспериментальных базах Горного ботанического сада (1100 м и 1700 м над ур. м.). Для выявления внутривидовой и межвидовой изменчивости побега и листа использовали описательную статистику, t-критерий Стьюдента, одно-, двухфакторный дисперсионный и дискриминантный анализы, для чего были проанализированы 10 количественных признаков годичного побега в виргинильном периоде особей. Определены адаптивные способности и изменчивость морфологических признаков боярышника годичного побега и листа в различных условиях выращивания. В пятилетнем возрасте наибольшие величины по средним значениям имеют образцы, выращенные на высоте 1700 м над ур. м. Различия от места выращивания более всего проявились у *C. pseudoheterophylla*, для остальных образцов влияние высоты над ур. м. незначимо. Одно- и двухфакторные дисперсионные анализы в иерархическом комплексе позволили определить признаки, по которым у образцов имеются различия, а также долю влияния экотопа на изменчивость признаков. Рассмотрев межвидовые отличия/сходства по признакам побега и листа в различных условиях произрастания, используя дискриминантный анализ, мы смогли сделать предварительное заключение: наиболее отчетливо проявляются субсекционные отличия/сходства на высоте 1700 м, а межвидовые – на высоте 1100 м. Работа выполнена на уникальной научной установке “Система экспериментальных баз Горного ботанического сада”.

*Ключевые слова:* годичный побег, изменчивость, количественные признаки, эколого-географический эксперимент, высотный градиент.

DOI: 10.31857/S0024114823050121, EDN: MUOZBW

Внутривидовое разнообразие и количество видов рода *Crataegus* L., относящихся к различным таксономическим рангам, на сегодняшний день четко не установлено. Исследователи рода приходят к выводу, что изучать боярышник следует как в природе, где произрастает тот или иной вид (гибрид), так и в экспериментальных условиях, потому что возникают вопросы идентификации при определении таксономического ранга. Выращивание в условиях эксперимента растений (*ex situ*) на ранних этапах роста и развития позволит обнаружить влияние абиотических факторов на морфогенез организма. Исследованию взаимоотношений близкородственных видов в процессе естественной гибридизации древесных растений посвящено много работ, особенно в таком объеме роде, как *Crataegus* L., который неоднократно подвергался критическому таксономическому анализу. Согласно системе А.И. Поярко-вой (1939), род состоит из пяти секций, куда входит и секция *Crataegus* (*Oxyacantae*) с 7 рядами

и 18 видами, распространенными в Евразии. В Дагестане (Залибеков, 2015) произрастают виды из 6 рядов (11 видов). С помощью эколого-географо-морфологического метода (Камелин, 2009) при интродукции в различных условиях горного Дагестана в ГорБС было отобрано четыре вида боярышника из рядов: *Crataegus* – *Crataegus ser. Kyrstylaer* Pojark. (*C. rhipidophylla* Gand.), *Steveni-anae* Pojark. (*C. pallasii* Griseb.), *Monogynae* Pojark. (*C. monogyna* Jacq., *C. pseudoheterophylla* Pojark.). При изучении систематики, географии рода и отдельных видов *Crataegus* монографами рассматриваются различные системы определения таксона. Во флоре Восточной Европы Н.Н. Цвелев (2001) делит этот род на два подрода: *Crataegus* с четырьмя секциями, произрастающими на европейском континенте, и *Americanae* El Gazzar; немного изменяет последовательность рядов в секции *Crataegus*, где ряд *Steveni-anae* (*C. pallasii*) идет четвертым, за ним – *Crataegus* (*C. rhipidophylla*) и *Monogynae* (*C. monogyna*, *C. pseudoheterophylla*).

**Таблица 1.** Географические пункты сбора плодов боярышника в Дагестане

Вид	Места сбора плодов (семян)	Высота над уровнем моря	Географический элемент	Ряд в секции <i>Crataegus</i>	Число хромосом
<i>C. rhipidophylla</i>	Приморская низменность	–20 м	Субатлантический	<i>Crataegus</i>	$2n(2x) = 34$ ; $2n(3x) = 51$ ; $2n(4x) = 68$
<i>C. pallasii</i>	Предгорный	250 м	Восточно-средиземноморский	<i>Steveniana</i>	—
<i>C. pseudoheterophylla</i>	Внутреннегорный	1500 м	Переднеазиатский	<i>Monogyna</i>	$2n(3x) = 51$ ; $2n(4x) = 68$
<i>C. monogyna</i>	Терско-Кумская низменность	70 м	Среднеевропейский	<i>Monogyna</i>	$2n(2x) = 34$

Р.А. Уфимов (2013) в своей работе разделил этот род на три подрода, включив в него подрод *San-guineae* Ufimov subgen nov. и указав на его промежуточное таксономическое положение между западным и восточным полушариями Земли. Вместе с тем он (Уфимов, 2013) секцию *Crataegus* разделил на 3 подсекции, в свою очередь, подсекцию *Crataegus* разделил на четыре ряда: *Ambigua* Pojark., *Laevigatae* Tzvelev, *Pallasianae* Pojark. (*C. pallasii*) и *Crataegus* (*C. rhipidophylla*, *C. monogyna*, *C. pseudoheterophylla*). А.С. Зернов (2006) выделил вид *C. monogyna* отдельно, куда включил синонимы *C. rhipidophylla*, *C. pseudoheterophylla*. Выявление закономерностей внутри- и межвидового разнообразия представителей рода *Crataegus* L. в Дагестане дает нам возможность составить материальную и информационную базу фундаментальных и прикладных исследований для определения изменчивости вида в новых условиях произрастания.

Цель данного исследования – выявление адаптивных возможностей в виргинильном периоде боярышника, сравнение между собой видов по изменчивости морфологических признаков вегетативных органов в различных условиях Дагестана вдоль высотного градиента.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для проведения эколого-географического эксперимента были использованы саженцы пятилетнего возраста 4 видов *Crataegus* L. (*C. monogyna*, *C. pseudoheterophylla*, *C. rhipidophylla*, *C. pallasii*), собранных в различных районах Дагестана (табл. 1). Выращены они в Горном ботаническом саду ДФИЦ РАН на уникальной научной установке “Система экспериментальных баз, расположенных вдоль высотного градиента” для выявления вариативности количественных признаков годичного побега боярышника ГорБС. Гунибская экспериментальная база расположена на высоте 1700 м над ур. м., климат континентальный, почвы коричневые лесные и горнолуговые черноземновидные каменисто-щебнистые, мало-

мощные. Цудахарская экспериментальная база размещена на высоте 1100 м над ур. м., климат средне-континентальный, почвы сухостепные, каменисто-щебнистые, маломощные и хрящеватые. (Залибеков, Габиева, 2019).

Для определения вариативности годичных побегов, обусловленной местом произрастания боярышника, проводились следующие измерения в фазе полного вызревания вегетативных органов: длина побега (А), число листьев на побеге (В), диаметр побега (С), а также длина черешка (D), длина листового пластинки листа (Е), общая длина листа (F), ширина листа (G), число зубцов на краю листа (H), число колючек (I), длина колючек (J) – всего 10 признаков (рис. 1).

Обработку материала проводили методом описательной статистики, одно-, двухфакторного дисперсионного и дискриминантного анализов. Из-за малой выборки предварительно все признаки проверялись на нормальное распределение с помощью пакета статистических программ (ПСП) “Statistica 10”.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 2 приведены средние значения и коэффициент вариации признаков вегетативных органов для видов боярышника, зависящих от места его произрастания. Как видно из табл. 2, на высоте 1700 м над ур. м. наиболее крупные размеры (или величины) характерны по следующим признакам: у *C. rhipidophylla* – по длине побега, числу метамеров и диаметру побега, а также по морфологическим параметрам листа у *C. pallasii*. На высоте 1100 м над ур. м. по всем признакам преобладают показатели у *C. rhipidophylla*, а по показателю число метамеров он близок к *C. monogyna* (12–12.5 шт.). Независимо от места произрастания боярышника, диапазон варьирования признаков колеблется от низкого уровня изменчивости ( $CV = 8–12\%$ ) до высокого ( $CV = 31–40\%$ ). Обращают на себя внимание такие признаки, как длина и число колю-

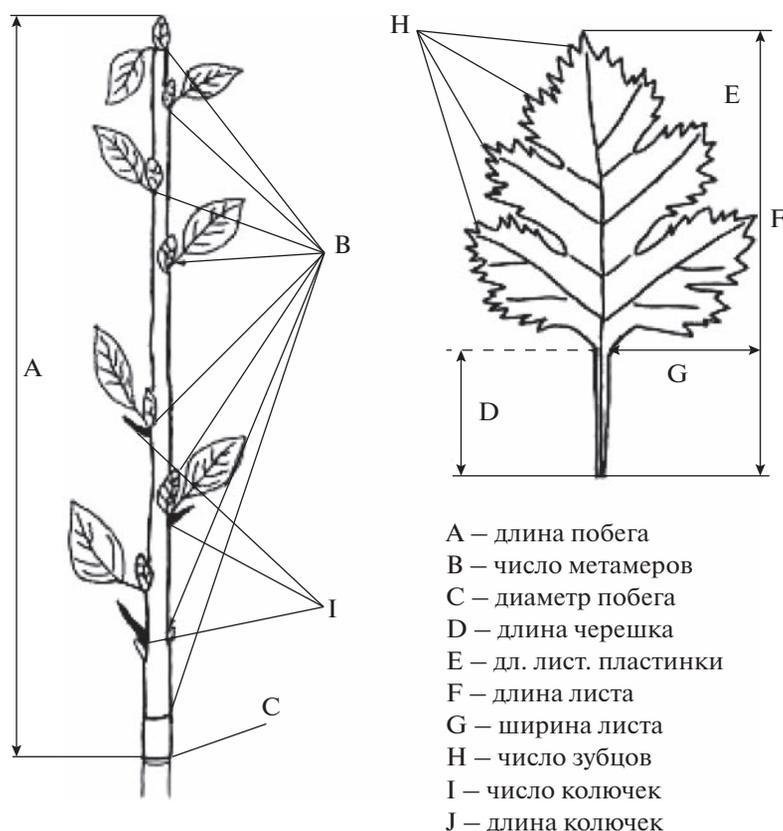


Рис. 1. Морфологические (количественные) признаки годичного побега и листа *Crataegus*.

чек, у которых очень высокий размах варьирования (Мамаев, 1973).

Средние значения признаков по t-критерию Стьюдента (табл. 2) дали возможность определить различия боярышника от места его произрастания по тем или иным признакам. Выделяется *C. pseudoheterophylla*, у которого почти по всем признакам имеются различия, тогда как для остальных видов боярышника различия не столь значительные. У *C. monogyna* различий от места произрастания нет, у *C. rhipidophylla* различие прослеживается только по числу зубцов, у *C. pal-lasii* – по листовой пластинке листа.

Для дальнейшего изучения изменчивости, связанной с эколого-географическими условиями произрастания, и определения доли влияния факторов был проведен одно- и двухфакторный иерархический дисперсионный анализ. Однофакторный анализ показал различия между видами в зависимости от их места произрастания (табл. 3) и абиотическое влияние, оказываемое на изменчивость признаков годичного побега. Из табл. 3 видно, что наиболее наглядно отличия по признакам проявляются на высоте 1100 м над ур. м., кроме таких признаков, как ширина и зазубренность листа, тогда как на высоте 1700 м над ур. м. отличия не столь значительные. В двухфакторном

анализе (табл. 4), где фактор А – различие между образцами (видами); фактор В – эколого-географическое разнообразие, связанное с высотой над уровнем моря; Е – индивидуальная изменчивость побегов, нет существенного влияния на зазубренность листа как между видами (фактор А), так и по эколого-географическим условиям выращивания (фактор В). Обращает на себя внимание такой признак, как ширина листа, для которого нет существенного влияния по фактору А, тогда как от места произрастания различие между видами достоверно значимое. Для остальных признаков побега и листа различия между видами и доля влияния достоверно значимые. Эколого-географические условия существенное влияние ( $h^2$ , %) оказывают на длину побега, число листьев, длину листовой пластинки, на остальные признаки влияния не обнаружено. Основная доля влияния на изменчивость всех признаков приходится на остаточную дисперсию, оцениваемую здесь как индивидуальное варьирование побегов, которое составляет 64–100%.

Результаты дискриминантного анализа позволили обнаружить отличие/сходство видов боярышника по вегетативным органам, их оптимум к условиям произрастания. В табл. 5 представлены результаты количественных признаков побега, объ-

Таблица 2. Описательная статистика морфологических признаков побега и листа видов *Crataegus* в ГорБС

Признаки	Вид				<i>t</i> -критерий
	<i>C. pseudoheterophylla</i> <i>n</i> = 8		<i>C. pseudoheterophylla</i> <i>n</i> = 5		
	1700 м		1100 м		
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	
Длина побега, см	14.1 ± 1.43	28.6	6.9 ± 1.55	50.3	3.3**
Число метамеров, шт.	13.9 ± 1.13	22.9	10.2 ± 1.16	25.4	—
Диаметр побега, мм	2.1 ± 0.13	16.6	1.5 ± 0.09	13.5	3.4**
Длина черешка	1.4 ± 0.08	16.7	1 ± 0.13	30	2.8*
Длина листовой пластинки	3.2 ± 0.21	18.7	2.3 ± 0.08	7.8	3.3**
Длина листа, см	4.5 ± 0.25	15.7	3.3 ± 0.18	12.5	3.5**
Ширина листа, см	1.8 ± 0.07	10.5	1.2 ± 0.1	19.8	5.7***
Число зубцов, шт.	27.4 ± 1.56	16.1	24.2 ± 1.53	14.1	—
Число колючек	1.3 ± 0.73	164	1 ± 1	223	—
Длина колючек	0.2 ± 0.09	139	0.1	223	—
Признаки	Вид				<i>t</i> -критерий
	<i>C. rhipidophylla</i> <i>n</i> = 5		<i>C. rhipidophylla</i> <i>n</i> = 5		
	1700 м		1100 м		
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	
Длина побега, см	18.6 ± 3.38	40.7	12.2 ± 1.12	20.6	—
Число метамеров, шт.	14.4 ± 2.29	35.6	12 ± 1.22	22.8	—
Диаметр побега, мм	2.4 ± 0.23	21.6	2.5 ± 0.22	20.4	—
Длина черешка	1.4 ± 0.24	20.5	1.7 ± 0.22	29.1	—
Длина листовой пластинки	3.1 ± 0.28	20.5	3.1 ± 0.27	18.9	—
Длина листа, см	4.5 ± 0.45	22.3	4.8 ± 0.45	20.9	—
Ширина листа, см	1.6 ± 0.13	18.7	1.7 ± 0.11	15.1	—
Число зубцов, шт.	23.2 ± 1.46	14.1	31.4 ± 1.91	13.6	−3.4**
Число колючек	3.4 ± 1.6	105	0.4 ± 0.4	223	—
Длина колючек	0.3 ± 0.12	91.3	1	223	—
Признаки	Вид				<i>t</i> -критерий
	<i>C. pallasii</i> <i>n</i> = 5		<i>C. pallasii</i> <i>n</i> = 6		
	1700 м		1100 м		
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	
Длина побега, см	9.6 ± 1.62	37.8	8.6 ± 1.4	40.1	—
Число метамеров, шт.	10 ± 0.71	15.8	9.2 ± 0.54	14.5	—
Диаметр побега, мм	1.9 ± 0.1	11.9	1.7 ± 0.09	13.2	—
Длина черешка	1.6 ± 0.17	24.2	1.6 ± 0.09	13.8	—
Длина листовой пластинки	3.2 ± 0.17	12.2	2.5 ± 0.18	16.9	2.4*
Длина листа, см	4.7 ± 0.33	15.5	4.2 ± 0.25	15.1	—
Ширина листа, см	1.7 ± 0.13	16.6	1.4 ± 0.14	23.9	—
Число зубцов, шт.	31.6 ± 1.72	12.2	25 ± 2.82	27.6	—
Число колючек	2.4 ± 1.29	120	2.2 ± 0.83	94.2	—
длина колючек	0.3 ± 0.12	99.1	0.3 ± 0.1	78.4	—

Таблица 2. Окончание

Признаки	Вид				t-критерий
	C. monogyna n = 9		C. monogyna n = 8		
	1700 м		1100 м		
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	CV %	
Длина побега, см	12.4 ± 1.17	28.5	11.7 ± 1.04	25.2	—
Число метамеров, шт.	12.7 ± 0.88	20.9	12.5 ± 0.63	14.2	—
Диаметр побега, мм	1.8 ± 0.09	15.4	2 ± 0.15	21.2	—
Длина черешка	1.1 ± 0.09	25.6	1.1 ± 0.08	20	—
Длина листовой пластинки	2.7 ± 0.16	18	2.3 ± 0.07	8.7	—
Длина листа, см	3.8 ± 0.24	19.2	3.5 ± 0.2	15.9	—
Ширина листа, см	1.9 ± 0.08	15.5	1.4 ± 0.08	17	—
Число зубцов, шт.	25 ± 0.86	10.4	27.3 ± 1.85	19.2	—
Число колючек	5.3 ± 0.74	41.9	4 ± 0.71	50	—
Длина колючек	0.5 ± 0.04	23	0.4 ± 0.06	41.9	—

Примечание: n – количество образцов; t-критерий Стьюдента (критерий существенности разности значений) \* P < 0.05; \*\* P < 0.01; \*\*\* P < 0.001.

Таблица 3. Однофакторный дисперсионный анализ признаков годичного побега боярышника от места произрастания

Источник изменчивости	df	Признаки																			
		длина побега		число листьев		диаметр побега		длина черешка		длина листовой пластинки		длина листа		ширина листа		число зубцов		число колючек		длина колючек	
		F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %	F	h <sup>2</sup> , %
1100 м над уровнем моря																					
А-образцы (виды)	3	3.7*	31.1	3.5*	29.8	6.4*	47.6	7.6*	52.7	6.3*	47.2	5.8*	44.7	—	—	—	—	4.6*	37.6	3.4*	28.5
Е-побеги (особи)	20	—	68.9	—	70.2	—	52.4	—	47.3	—	52.8	—	55.3	—	—	—	—	—	62.4	—	71.5
1700 м над уровнем моря																					
А-образцы (виды)	3	3.4*	26.8	—	—	3.1*	23.6	—	—	—	—	—	—	5.5*	40.7	—	—	3.7*	29.2	3.6*	28.6
Е-побеги (особи)	23	—	73.2	—	—	—	76.4	—	—	—	—	—	—	—	59.3	—	—	—	70.8	—	71.4

Примечание: df – число степеней свободы; F (критерий Фишера) \* – p < 0.05; \*\* – <0.01; \*\*\* – p < 0.01; h<sup>2</sup> – сила влияния фактора.

единенных в группы (виды), при этом использовался вариант “Forward stepwise” с переменными, вносящими большой вклад в межгрупповые различия (Тюрин, Щеглов, 2015). Расстояние между отдельными видами и попарное сравнение ожидаемых значений Махаланобиса указывают на то, что отличия/сходства служат предварительной оценкой в межвидовом разнообразии, различающемся по

условиям места произрастания. Как видно из табл. 5, на высоте 1700 м над ур. м. расстояние Махаланобиса между видами (образцами) является значительным, следует отметить *C. rhipidophylla*, который независимо от места произрастания держит определенную дистанцию от остальных образцов. На высоте 1100 м над ур. м. расстояние Махаланобиса между видами уменьшается. Так-

**Таблица 4.** Двухфакторный иерархический дисперсионный анализ признаков годичного побега боярышника

Источник изменчивости	df	Признаки																			
		длина побега		число листьев		диаметр побега		длина черешка		длина листовой пластинки		длина листа		ширина листа		число зубцов		число колючек		длина колючек	
		F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$	F	$h^2, \%$
А-образцы (виды)	3	4**	15.8	3.8**	16.7	6.1***	27.9	6.4**	30.1	3.8**	13.8	4.6*	20.4	–	–	–	–	6.8***	30.1	6.4***	29.5
В-места произрастания	1	8.9**	20.2	4.3*	9.6	–	–	–	–	12.2***	26.7	–	–	13.5***	33.3	–	–	–	–	–	–
Е-побеги (особи)	47	–	64	–	73.7	–	72.1	–	69.9	–	59.5	–	79.6	–	66.7	–	–	–	69.9	–	70.5

Примечание. df – число степеней свободы; F (критерий Фишера) \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $< 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.01$ ;  $h^2$  – сила влияния фактора.

**Таблица 5.** Расстояние между отдельными видами боярышника и их попарное значение Махаланобиса

вид	ЦЭБ (1100 м)				ГЭБ (1700 м)			
	<i>C. monogyna</i>		<i>C. pallasii</i>		<i>C. pseudoheterophylla</i>		<i>C. rhipidophylla</i>	
<i>C. monogyna</i>	0		14.1 5.6		4.6 9.9		6.3 19.7	
<i>C. pallasii</i>			0		9.5 7.6		11.6 24.7	
<i>C. pseudoheterophylla</i>					0		6.9 12.9	
<i>C. rhipidophylla</i>							0	

же надо выделить *C. pallasii*, для которого с понижением высоты над ур. м. расстояние между видами возрастает, так или иначе этот образец далеко не отделяется от группы *C. monogyna*, *C. pseudoheterophylla*.

В работе М.Д. Залибекова, А.Р. Габитовой (2019) были изучены закономерности морфогенеза вегетативных органов годичного побега сеянцев первого года, где одним из факторов изменчивости количественных признаков оказалась высота над ур. м. и были вскрыты некоторые закономерности в развитии организма.

Исследование пятилетних образцов видов боярышника в различных условиях выращивания позволили нам, аргументируя полученными статистическими показателями, зависящими от места произрастания, сделать предварительные обобщения. В целом изменчивость морфологических (количественных) признаков образцов 4 видов *Crataegus* свидетельствует о значительной доле влияния экологических факторов на изменчивость признаков годичного побега. Установлено, что с высотой над ур. м. увеличиваются приросты размерных и числовых признаков побега. Видимо, это связано с тем, что на высоте 1700 м климат характеризуется как континентальный и относится к верхней полосе встречаемости в природе боярышника в Дагестане. Вместе с тем на высоте 1100 м образцы культивируются в аридных горных условиях климата с нагорно-ксерофильной и

нагорно-степной растительностью, где в середине лета температура воздуха может достигать 44°C и где наиболее хорошо проявляются показатели изменчивости.

Проведенные статистические исследования позволяют нам определить оптимум в условиях произрастания боярышника. Как было изложено выше, *C. rhipidophylla*, *C. pallasii*, *C. monogyna* имеют не такие значительные различия в зависимости от места произрастания, как *C. pseudoheterophylla*.

*C. pseudoheterophylla*, образцы которого были собраны относительно недалеко от места исследований (Гунибское плато), оказался более чувствительным к условиям произрастания. Однофакторный дисперсионный анализ дал возможность выявить различия между видами в зависимости от места их произрастания, из которого следует, что более значительные различия варьирования признаков проявились на высоте 1100 м по сравнению с высотой 1700 м над ур. м. Двухфакторный дисперсионный анализ показал не только различия между видами, но и степень влияния абиотических условий на изменчивость следующих признаков (длина, диаметр побега, пластинка, ширина листа). Дискриминантный анализ позволил выявить родовые (секционные) и видовые закономерности, меру влияния абиотических факторов на различия между видами и причину этих различий.

На примере эксперимента с 4 видами боярышника из секции *Crataegus*, интродуцированных в ГорБС с использованием географических элементов и их таксономии, не вдаваясь в анализ разделения рядов в работах, опубликованных учеными ранее (Пояркова, 1939), новых публикациях (Цвелев, 2001; Зернов, 2006; Уфимов, 2013), а также в исследованиях других авторов, изучавших этот род из секции *Crataegus*, мы пришли к предварительному заключению, что *C. rhipidophylla* (*C. oxycantha*) с голарктическим географическим элементом выделен как отдельный ряд, который пришел путем эмиграции через древне-средиземноморскую флору. *C. monogyna* обосновался с северной части как средневропейский элемент, *C. pseudoheterophylla* – с восточной части евроазиатского материка как переднеазиатский элемент. *C. pallasii* из восточно-средиземноморской флоры мог сформироваться в результате естественной гибридизации с участием *C. monogyna* и *C. pseudoheterophylla*. Также надо отметить, что система определения видов *Crataegus* А.И. Поярковой (1939) оказалась более реалистична видообразованию секции *Crataegus* и ее делению на ряды. С помощью эколого-географо-морфологического метода мы пришли к заключению, что с изменением высоты над ур. м. абиотические и биотические факторы оказывают влияние не только на виды с жесткими условиями произрастания, но и на более высокие таксономические единицы. В данном случае пока данных молекулярных исследований с участием вышеперечисленных видов нет. Вопрос остается открытым.

### ВЫВОДЫ

Таким образом, изученные виды *Crataegus* в ходе эколого-географического эксперимента имеют совершенно разные величины изменчивости годичного побега, обусловленные различными условиями выращивания. Изменчивость признаков у 4 видов *Crataegus* в целом свидетельствует о значительной

доле влияния высоты над ур. м. Наибольшие значения в числовом и размерном выражении имеют образцы, выращенные на высоте 1700 м над ур. м. Различия от места произрастания между видами свидетельствуют о том, что в изменчивости количественных признаков немаловажную роль играют условия произрастания образцов.

Рассматривая морфологические признаки годичного побега изученных видов боярышника, можно сделать предварительное заключение, что с повышением высоты над ур. м. межвидовые различия наиболее отчетливо проявляются. Для дальнейшего экспресс-прогноза нужно провести дополнительные исследования в области изменчивости с участием генеративной системы боярышника.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Залибеков М.Д. Конспект видов рода *Crataegus* L. (*Rosaceae*) флоры Дагестана // Труды Дагестанского отделения Русского ботанического общества. 2015. Вып. 3. С. 29–32.
- Залибеков М.Д., Габимова А.Р. Виды *Crataegus* L. на начальном этапе интродукции в Горном Дагестане // *Notus botanicus* 2019. Т. 14. С. 286–297.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
- Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. № 51. С. 141–149
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 283 с.
- Пояркова А.И. Флора СССР. М.–Л.: Наука, 1939. Т. 9. 539 с.
- Тюрин В.В., Щеглов С.Н. Дискриминантный анализ в биологии. Краснодар, 2015. 126 с.
- Уфимов Р.А. Род боярышник *Crataegus* L. (*Rosaceae*) во флоре Восточной Европы и Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01. Санкт-Петербург, 2013. 23 с.
- Цвелев Н.Н. Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и Семья, 2001. Т. 10. 670 с.

## Ecological and Geographical Variability of Annual Shoots of Hawthorn in Dagestan

M. D. Zalibekov<sup>1</sup>, \* and A. R. Gabibova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Research Centre of the RAS, Gadzhiev st., 45, Makhachkala, 367000 Russia

\*E-mail: marat.zalibekov@mail.ru

The paper presents the results of an ecological-geographical experiment on 4 species of hawthorn at two experimental bases of the Mountain Botanical Garden (1100 m and 1700 m a.s.l.). To identify intraspecific and interspecific variability of shoots and leaves, descriptive statistics, Student's t-test, one- and two-way ANOVA and discriminant analyses were used, for which 10 quantitative signs of the annual shoot of individuals in the virginal period were analysed. The adaptive abilities and morphological features' variability of annual shoots and leaves of hawthorn under different growing conditions were determined. At the age of five, the samples grown at an altitude of 1700 m a.s.l. have the largest average indicators values. Differences depending on the

place of cultivation were most pronounced in *C. pseudoheterophylla*, for other samples, the effect of altitude is insignificant. One- and two-factor ANOVA in a hierarchical complex made it possible to determine the difference-defining traits, as well as the degree to which the ecotope affected the variability of traits. Having considered interspecific differences/similarities in terms of shoots' and leaves' traits under different growing conditions and using discriminant analysis, we were able to draw a preliminary conclusion: subsectional differences/similarities were most clearly manifested at an altitude of 1700 m, and interspecific differences – at an altitude of 1100 m. a.s.l. The work was carried out within the unique scientific installation “The System of Experimental Bases of the Mountain Botanical Garden”.

*Keywords: annual shoot, variability, quantitative traits, ecological and geographical experiment, altitudinal gradient.*

#### REFERENCES

- Kamelin R.V., Osobennosti vidoobrazovaniya u tsvetkovykh rastenii (The peculiarities of flowering plants speciation), *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN.*, 2009, Vol. 313, No. 51, pp. 141–149.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii* (Forms of intraspecific variability of woody plants), Moscow: Nauka, 1973, 282 p.
- Poyarkova A.I., *Flora SSSR* (Flora of the USSR), Moscow, Leningrad: 1939, Vol. 9, 539 p.
- Tsvelev N.N., *Flora Vostochnoi Evropy* (Flora of Eastern Europe), Saint Petersburg: Mir i Sem'ya, 2001, Vol. 10, 670 p.
- Tyurin V.V., Shcheglov S.N., *Diskriminantnyi analiz v biologii* (Discriminant analysis in biology), Krasnodar: Izd-vo KubGU, 2015, 126 p.
- Ufimov R.A., *Rod boyaryshnik Crataegus L. (Rosaceae) vo flore Vostochnoi Evropy i Kavkaza. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (The genus *Crataegus* L. (Rosaceae) in the flora of Eastern Europe and the Caucasus. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Saint Petersburg, 2013, 23 p.
- Zalibekov M.D., Gabibova A.R., *Vidy Crataegus L. na nachal'nom etape introduktsii v Gornom Dagestane* (The species of *Crataegus* L. at the initial phase of introduction in the mountains of Dagestan), *Hortus botanicus*, 2019, Vol. 14, pp. 286–297.
- Zalibekov M.D., *Konspekt vidov roda Crataegus L. (Rosaceae) flory Dagestana* (Synopsis of species of the genus *Crataegus* L. (Rosaceae) of the flora of Dagestan), *Trudy Dagestanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva*, 2015, No. 3, pp. 29–32.
- Zernov A.A., *Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza* (Flora of the Northwestern Caucasus), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 664 p.

**СИРИН АНДРЕЙ АРТУРОВИЧ (1956–2023)**

DOI: 10.31857/S0024114823050066, EDN: MXMQSL



Российская лесная наука понесла тяжелую утрату. 17 мая 2023 г. на 68-м году жизни скоропостижно скончался Андрей Артурович Сирин, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, хорошо известный в нашей стране и за рубежом специалист в области лесного болотоведения и экологии болотных экосистем, гидроэкологии и гидроресомелиорации.

Андрей Артурович Сирин родился 13 февраля 1956 г. в Москве в семье научных работников. Его отец работал в Институте вулканологии АН СССР, мать – во Всесоюзном НИИ ядерной геохимии и геофизики Министерства геологии СССР. Видимо, сын от родителей унаследовал любовь к географии: окончив в 1973 г. среднюю школу с углубленным изучением английского языка, Андрей

Артурович поступил на географический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (МГУ), где выбрал для специализации кафедру физической географии мира и геоэкологии. В 1977–1978 гг. он проходил преддипломную практику в Монголии. В 1979 г. окончил МГУ, получив диплом по специальности “география (физическая география)”.

В том же 1979 г. А.А. Сирин поступил на работу в Лабораторию лесоведения АН СССР (с 1991 г. — Институт лесоведения РАН, ИЛАН). Здесь, в лаборатории лесного болотоведения, он прошел все этапы карьеры научного работника: стажер-исследователь, младший научный сотрудник (с 1982 г.), научный сотрудник (с 1986 г.), старший научный сотрудник (с 1992 г.), ведущий научный сотрудник (с 2000 г.).

Работу в лаборатории лесного болотоведения Андрей Артурович совмещал с учебой в заочной аспирантуре под руководством доктора биологических наук С.Э. Вомперского, сдав кандидатские экзамены на географическом факультете МГУ. В 1989 г. он успешно защитил диссертацию “Исследование формирования и режима стока с осушенных лесных болот” на соискание ученой степени кандидата географических наук по специальности 11.00.07 — Гидрология суши в Институте географии Сибирского отделения АН СССР (г. Иркутск).

Диссертацию “Водообмен и структурно-функциональные особенности лесных болот: На примере европейской тайги” на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.16 — Экология А.А. Сирин защитил в 1999 г. в Институте лесоведения РАН. За год перед этим, в 1998 г., ему было присвоено ученое звание “старший научный сотрудник” по специальности “экология”.

Материалы для обеих диссертаций А.А. Сирин собирал в основном на Западновинском научном стационаре ИЛАН в Тверской области. Но постепенно его исследования расширялись как по тематике, так и в пространстве. В круг интересов, помимо гидрологии болот, вошли вопросы баланса парниковых газов, дистанционного зондирования Земли, лесоторфяных пожаров, зарастания сельхозугодий и множество других. Исследования болот и лесоболотных систем проводились А.А. Сириным на территории от Калининградской обл. до Западной Сибири и Монголии, от Ненецкого АО до степных регионов.

В списке научных и научно-популярных трудов А.А. Сирина более 370 наименований, в том числе статьи в ведущих научных отечественных и зарубежных журналах “Агрехимия”, “Ботанический журнал”, “Журнал общей биологии”, “Известия Российской академии наук. Серия географическая”, “Лесоведение”, “Метеорология и

гидрология”, “Оптика атмосферы и океана”, “Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса”, “Успехи современной биологии”, “Фундаментальная и прикладная климатология”, “Ambio”, “Archives of Agronomy and Soil Science”, “Climate Services”, “Diversity”, “Forests”, “Journal of Geophysical Research”, “Land” и др., монографии и разделы в монографиях, материалы совещаний и тезисы докладов на конференциях, карты, разнообразные нормативные документы.

На протяжении всей своей жизни Андрей Артурович постоянно учился, осваивая новые методы и технологии научных исследований. В частности, в 1996 г. он прошел сертифицированный курс использования ГИС ERPL7 и Arc/Info в университете штата Висконсин и программу практической работы с ГИС в ГИС-лаборатории Института естественных ресурсов университета штата Миннесота в США. В том же 1996 г. он принял участие в краткосрочных курсах по экологическим последствиям строительства и эксплуатации сточных систем при компании Pumpsco Minnesota. В 1995–1997 гг. он, выиграв грант на проведение исследований, периодически работал на кафедре лесной экологии лесного факультета Шведского университета сельскохозяйственных наук в г. Умео.

Одновременно с собственным обучением А.А. Сирин учил других, щедро делясь полученными знаниями. В 1994 г. он начал вести курс “Гидроэкология болот” на кафедре гидрологии географического факультета МГУ. В 1997 г. этот курс был расширен до курса “Геоэкология болот”, который Андрей Артурович читал до последнего времени. Кроме того, в 1996–1997 гг. им были подготовлены и прочитаны лекции по вопросам гидроэкологии болотных экосистем и гидрологических аспектов лесохозяйственного использования лесных болот и заболоченных лесов в рамках курсов “Болотное лесоводство” и “Экология лесоболотных экосистем” на факультете лесоводства Шведского университета сельскохозяйственных наук.

Все годы своей научной и преподавательской деятельности Андрей Артурович руководил дипломниками, магистрантами и аспирантами на географическом и геологическом факультетах МГУ, на кафедре экологии растений Мюнхенского технического университета. В Институте лесоведения РАН шесть кандидатов биологических наук подготовили диссертации под его руководством.

В 2008 г. начался новый, пожалуй, самый трудный и ответственный период в жизни А.А. Сирина — руководство Институтом лесоведения РАН: 29.05.2008 г. он стал заместителем директора по научной работе, 16.02.2009 г. — и.о. директора, а с 10.06.2009 г. по 24.08.2020 г. был директором.

Кроме этого, 24 ноября 2009 г. А.А. Сирин стал председателем Ученого совета ИЛАН, оставаясь на этом посту до конца жизни.

На этот период пришлось несколько этапов реформирования российской науки, результатом которых стало многократное возрастание бюрократической нагрузки на руководство академических институтов. Это было тяжело для всех, но в случае ИЛАН ситуация усугублялась наличием двух опытных лесничеств и нескольких стационаров, находящихся на территории разных субъектов Российской Федерации. Взаимодействие с многочисленными административными органами этих субъектов, с различными структурами РАН, Федерального агентства научных организаций, позже преобразованного в Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, отнимало много времени и нервных сил и от директора, и от администрации ИЛАН. Однажды, после нескольких лет директорства, Андрей Артурович сказал коллегам: “Я знал, что будет тяжело, но не предполагал, что будет настолько тяжело”.

Тем не менее, А.А. Сирин, будучи директором ИЛАН, не прекращал интенсивной научной работы, руководил одной из тем госзадания, исследованиями по грантам РФФИ и РНФ, принимал, хоть и недолго, участие в экспедиционных работах, продолжил читать лекции в МГУ, неоднократно был председателем ГЭК магистратуры по направлению “География” в Санкт-Петербургском государственном университете. В эти годы он был членом диссертационных советов на базе Института лесоведения РАН, Мордовского государственного университета имени Н.П. Огарева, Северного (Арктического) федерального университета. Много раз он был оппонентом кандидатских и докторских диссертаций, защищавшихся в разных научных институтах и вузах.

А.А. Сирин был членом редколлегий журналов “Лесоведение”, “Лесотехнический журнал”, “Охрана дикой природы”, международного журнала “Болота и торф” (“Mires and Peat”), редактором нескольких русско- и англоязычных монографий и сборников.

Одновременно с научной и преподавательской деятельностью Андрей Артурович Сирин занимался пропагандой научных знаний, необходимых для рационального использования и охраны болот. Он активно сотрудничал в международных общественных организациях: в Международной группе по охране болот – IMCG, в российской части программы Wetlands International, был членом Международного общества болотоведов (Society of Wetland Scientists), активно участвовал в деятельности рабочих групп ИЮФРО по болотному лесоводству и лесной гидрологии, Международного союза по торфу, научно-технического совета Рамсарской конвенции о водно-болотных угодьях.

При непосредственном участии А.А. Сирина были разработаны утвержденные Министерством природных ресурсов Российской Федерации “Основные направления рационального использования торфяных болот в Российской Федерации”. В качестве члена рабочих групп комитета по природным ресурсам и экологии Государственной Думы Российской Федерации он участвовал в подготовке “Водного кодекса Российской Федерации” в части болот, а также других законопроектов, имеющих значение для рационального использования и охраны болот в России.

На протяжении ряда лет А.А. Сирин был экспертом национальной делегации Российской Федерации в конференциях сторон Рамочной конвенции ООН об изменении климата. Он был одним из авторов раздела по болотам Руководства Межправительственной группы экспертов по изменению климата, подготовленного МГЭИК и Европейским агентством по окружающей среде и другими организациями, а также рецензентом нескольких разделов и глав этого Руководства, посвященных адаптации болотных экосистем к климатическим изменениям.

Одним из крупнейших международных проектов, которым в течение нескольких лет руководил А.А. Сирин, был российско-германский проект “Восстановление торфяных болот в России в целях предотвращения пожаров и смягчения изменений климата”, призванный защитить население от последствий торфяных пожаров, в котором ИЛАН осуществлял научное и научно-техническое сопровождение. Проект стал одним из четырех победителей в номинации “Здоровье планеты” конкурса “Момент для перемен – 2017” (“Momentum for Change 2017”), проводимого Секретариатом Рамочной конвенции ООН об изменении климата.

А.А. Сирин вел активную экспертную работу как член Научного совета по лесу РАН и как участник Рабочей группы в сфере лесного хозяйства при подкомиссии по совершенствованию контрольных (надзорных) и разрешительных функций федеральных органов исполнительной власти при Правительственной комиссии по проведению административной реформы, так называемой “регуляторной гильотины”, был членом экспертного совета по биологическим наукам при Высшей аттестационной комиссии Министерства высшего образования и науки Российской Федерации.

А.А. Сирин неоднократно выступал в СМИ разного уровня – на теле- и радиостанциях, в информационных агентствах, газетах и журналах. Его последнее интервью электронному периодическому изданию “Научная Россия” на тему “Болота надо изучать и охранять” состоялось 15 мар-

та 2023 г. и выложено на сайте издания в открытом доступе.

В 2008 г. приказом Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации А.А. Сирин был награжден ведомственным Почетным знаком “За отличие в службе”, в 2009 г. приказом президента РАН – Почетной грамотой Российской академии наук и Профсоюза работников Российской академии наук.

В июне 2022 г. А.А. Сирин был избран членом-корреспондентом РАН по специальности “общая биология”. Воодушевленный этим заслуженным и давно ожидаемым событием, он с энтузиазмом планировал новые работы, новые проекты, намереваясь расширить и углубить накопленные им знания, написать новые статьи, продолжить работу с ранее принятыми аспирантами и начать работу с новыми. Но всему этому не было суждено сбыться. Постепенно накапливаемые в процессе работы на износ, без поблажек по отношению к себе, проблемы со здоровьем 17 мая 2023 г. превратились в катастрофу, оборвавшую жизнь неугомонного исследователя и путешественника.

Андрей Артурович был доброжелательным и внимательным по отношению к окружающим человеком. Пребывание на руководящей должности не изменило стиля его обращения с подчиненными, проработавшими вместе с ним несколько десятилетий. За его сдержанностью и немногословностью, похожими на закрытость, скрывалась тонкая натура, преисполненная интереса и любви к миру.

Все мы, кто знал Андрея Артуровича Сирина, работал или хотя бы общался с ним, будем всегда вспоминать его с уважением и теплотой, сожалея, что он так рано и так внезапно ушел из жизни.

*Отделение биологических наук РАН*

*Научный совет по лесу РАН*

*Институт лесоведения РАН*

*Центр по проблемам экологии  
и продуктивности лесов РАН*

*Редколлегия журнала “Лесоведение”*

*E-mail: UtkinaIA@yandex.ru*