

Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

ISSN 2311-1410

Сибирский лесной журнал

Номер 4
Июль-Август 2024



ФГБУ «Сибирское отделение
Российской академии наук»
Новосибирск

FEDERAL RESEARCH CENTER KRASNOYARSK SCIENTIFIC CENTER
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, SIBERIAN BRANCH
V. N. SUKACHEV INSTITUTE OF FOREST
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, SIBERIAN BRANCH

SIBERIAN JOURNAL OF FOREST SCIENCE

Number 4 July–August 2024

Peer-reviewed Scientific Journal. Established January 2014

Founder: Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Published bimonthly, 6 times per year
ISSN 2311-1410 (Print), ISSN 2312-2099 (Online)

Editor-in-Chief

Alexander A. Onuchin
onuchin@ksc.krasn.ru

Associate Editors-in-Chief

Igor M. Danilin, Tamara S. Sedel'nikova
danilin@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

Managing Editor

Larisa N. Skripal'schikova
lara@ksc.krasn.ru

Associate Editors

Galina F. Antonova (RF), Natalia E. Antonova (RF), Stanislav P. Arefyev (RF), Sezgin Ayan (Turkey), Vladimir F. Baginskiy (Belarus), Eugene V. Banaev (RF), Yuri N. Baranchikov (RF), Kirsten Barrett (UK), Sergei A. Bartalev (RF), Sergei M. Bebiya (Abkhazia), Alexander I. Belyaev (RF), Vera E. Benkova (RF), Kapitolina S. Bobkova (RF), Jiquan Chen (USA), Tumen N. Chimitdorziev (RF), Chimidnyam Dorjsuren (Mongolia), Chultem Dugarjav (Mongolia), Alexey A. Dymov (RF), Steve Eubanks (USA), Svetlana Yu. Evgrafova (RF), Sergey N. Goroshkevich (RF), Irina D. Grodnitskaya (RF), Andrei N. Gromtsev (RF), Georg Guggenberger (Germany), Alexander P. Isaev (RF), Galina A. Ivanova (RF), Vladislav N. Kalaev (RF), Olga V. Kalugina (RF), Vyacheslav I. Kharuk (RF), Alexander V. Kirdyanov (RF), Natal'ya I. Kirichenko (RF), Alexander P. Kovalev (RF), Yuri N. Krasnoshchekov (RF), Konstantin V. Krutovsky (RF, Germany), Alexander M. Kryshen (RF), Konstantin N. Kulik (RF), Andrei N. Kupriyanov (RF), Qinglin Li (Canada), Sune Linder (Sweden), Sergei R. Loskutov (RF), Tatyana A. Moskalyuk (RF), Elena N. Muratova (RF), Sergei V. Osipov (RF), Igor N. Pavlov (RF), Heli Peltola (Finland), Viliam Pichler (Slovakia), Alexander V. Pimenov (RF), Anatoly S. Prokushkin (RF), Olga A. Shapchenkova (RF), Dmitriy G. Schepaschenko (RF, Austria), Christiane Schmuilius (Germany), Olga V. Shergina (RF), Alexander S. Shishikin (RF), Svetlana D. Shlotgauer (RF), Anatoly Z. Shvidenko (RF, Austria), Vladimir A. Sokolov (RF), Vladimir V. Soldatov (RF), Vladislav G. Soukhovolsky (RF), Ge Sun (USA), Vyacheslav V. Tarakanov (RF), Alexander N. Tashev (Bulgaria), Elena E. Timoshok (RF), Josef Urban (Czechia), Vladimir V. Usenya (Belarus), Vladimir A. Usoltsev (RF), Eugene A. Vaganov (RF), Viktor I. Voronin (RF), Chuankuan Wang (China), Adam X. Wei (Canada), Yulay A. Yanbaev (RF), Vasily T. Yarmishko (RF)

Leading Editor

Tatyana A. Nikitina

Scientific Editor

Kseniya A. Kryukova

Technical Editor

Tatyana R. Pantyukhina

Address for journal office:

Russian Federation, 660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Editorial office for the Siberian Journal of Forest Science
Phones: +7 (391) 249-4639; +7 (391) 290-5516; E-mail: lara@ksc.krasn.ru
Web: sibjforsci.com; сибирскийлеснойжурнал.рф

Novosibirsk

Siberian Branch of the Russian Academy of Science

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«КРАСНОЯРСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»
ИНСТИТУТ ЛЕСА ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК –
ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

СИБИРСКИЙ ЛЕСНОЙ ЖУРНАЛ

№ 4 2024 Июль – Август

Научный журнал. Издается с января 2014 г.

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Периодичность – 6 номеров в год
ISSN 2311-1410 (печатное издание), ISSN 2312-2099 (сетевое издание)

Главный редактор
А. А. Онучин

Редакционная коллегия:

Г. Ф. Антонова (РФ), Н. Е. Антонова (РФ), С. П. Арефьев (РФ), С. Аян (Турция), В. Ф. Багинский (Беларусь),
Е. В. Банаев (РФ), Ю. Н. Баранчиков (РФ), К. Баррет (Великобритания), С. А. Бартаев (РФ), С. М. Бебия (Абхазия),
А. И. Беляев (РФ), В. Е. Бенькова (РФ), К. С. Бобкова (РФ), Е. А. Ваганов (РФ), Ч. Ван (Китай), А. Х. Вен (Канада),
В. И. Воронин (РФ), С. Н. Горшкевич (РФ), И. Д. Гродницкая (РФ), А. Н. Громцев (РФ), Г. Гуггенбергер (Германия),
И. М. Данилин (*зам. главного редактора*, РФ), Ч. Доржсурэн (Монголия), Ч. Дугаржав (Монголия), А. А. Дымов (РФ),
С. Ю. Евграфова (РФ), Г. А. Иванова (РФ), А. П. Исаев (РФ), В. Н. Калаев (РФ), О. В. Калугина (РФ), А. В. Кирдянов (РФ),
Н. И. Кириченко (РФ), А. П. Ковалев (РФ), Ю. Н. Краснощеков (РФ), К. В. Крутовский (РФ, Германия), А. М. Крышень (РФ),
К. А. Крюкова (*научный редактор*, РФ), К. Н. Кулик (РФ), А. Н. Куприянов (РФ), Ж. Ли (Канада), С. Линдер (Швеция),
С. Р. Лоскутов (РФ), Т. А. Москалюк (РФ), Е. Н. Муратова (РФ), С. В. Осипов (РФ), Т. А. Никитина (*ведущий редактор*, РФ),
И. Н. Павлов (РФ), Х. Пелтола (Финляндия), А. В. Пименов (РФ), В. Пихлер (Словакия), А. С. Прокушкин (РФ),
Т. С. Седельникова (*зам. главного редактора*, РФ), Л. Н. Скрипальщикова (*отв. секретарь*, РФ), В. А. Соколов (РФ),
В. В. Солдатов (РФ), Г. Сун (США), В. Г. Суховольский (РФ), В. В. Тараканов (РФ), А. Н. Ташев (Болгария),
Е. Е. Тимошок (РФ), Й. Урбан (Чехия), В. В. Усень (Беларусь), В. А. Усольцев (РФ), В. И. Харук (РФ), Д. Чен (США),
Т. Н. Чимитдоржиев (РФ), О. А. Шапченкова (РФ), А. З. Швиденко (РФ, Австрия), О. В. Шергина (РФ),
А. С. Шишкин (РФ), С. Д. Шлотгауэр (РФ), К. Шмуллиус (Германия), Д. Г. Щепаченко (РФ, Австрия),
С. Юбанкс (США), Ю. А. Янбаев (РФ), В. Т. Ярмишко (РФ)

Адрес редакции: 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, ИЛ СО РАН
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»
Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

Редакция «Сибирского лесного журнала»
Телефоны: (391) 249-4639; (391) 290-5516
E-mail: lara@ksc.krasn.ru
Интернет-сайт: sibirskijлеснойжурнал.рф, sibjforsci.com

Новосибирск
Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сибирское отделение Российской академии наук»

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», 2024
© Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), 2024



Основная тематика журнала:

лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация
структура, динамика и функционирование лесных экосистем
биосферные функции леса, их изменения под влиянием глобальных и региональных
климатических процессов и антропогенных воздействий
география, экология и типология лесов
лесная генетика, селекция и интродукция, дендрология
лесное ресурсоведение, ботаника, этноботаника
лесные культуры
физиология и биохимия лесных растений
биотехнология, древесиноведение, химическая переработка древесины и недревесных продуктов леса
дендрохронологические исследования
лесная гидрология
лесная пирология
лесные зоокомплексы
лесная фитоценология
лесное почвоведение
лесная микробиология
лесная фитопатология и защита леса
лесомелиорация и лесная рекультивация
лесная политика, экономика, управление лесами, лесное законодательство
дистанционные и геоинформационные методы в оценке биосферных функций леса

Журнал представляет собой мультидисциплинарное рецензируемое научное издание, освещающее широкий спектр вопросов лесоведения, лесоводства, лесоустройства, лесной таксации, генетики и селекции, лесной экологии и экономики – наук о сложнейших закономерностях структуры, формирования и развития лесных экосистем и использования лесных ресурсов человеком.

«Сибирский лесной журнал. Siberian Journal of Forest Science» (ISSN 2311-1410 (печатное издание), ISSN 2312-2099 (сетевое издание)) публикуется Федеральным государственным бюджетным учреждением «Сибирское отделение Российской академии наук» на русском и английском языках.

«Сибирский лесной журнал» включен в российскую систему научного цитирования eLibrary.ru (РИНЦ), международные реферативные базы данных: Ulrichsweb: Global Serials Directory, Directory of Open Access Journals (DOAJ), AGRIS, CABI Forest Science Database, Перечень периодических научных изданий ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ (категория K1), готовится к включению в международные реферативные базы данных научной периодики и цитирования: Springer, Scopus, Web of Science. Полнотекстовые статьи размещаются на сайте журнала в сети: сибирскийлеснойжурнал.рф, sibjforsci.com.

«Сибирский лесной журнал» предполагает следующие разделы: «Обзорные статьи», «Исследовательские статьи», «Краткие сообщения», «Рецензии», «Хроника», «Международное сотрудничество». В нем освещаются самые разные вопросы, касающиеся проблем биологического разнообразия лесов на всех уровнях его организации (генетическом, видовом, экосистемном). Публикуются статьи по антропогенной и техногенной трансформации лесных экосистем. Журнал не ограничивается лесными проблемами Сибири, принимает и публикует материалы из различных регионов мира, представляющие общенаучный интерес.

Подготовлено к печати Федеральным государственным бюджетным учреждением
«Сибирское отделение Российской академии наук»

Ведущий редактор Т. А. Никитина

Научный редактор К. А. Крюкова

Дизайн обложки С. Р. Лоскутов

Техническое редактирование и верстка Т. Р. Пантюхина

Журнал зарегистрирован Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор). Свидетельство о регистрации средства массовой информации:

Периодическое печатное издание, журнал – ПИ № ФС 77-68699 от 09 февраля 2017 г.

Сетевое издание – ЭЛ № ФС 77-70737 от 15 августа 2017 г.

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение

Федеральный исследовательский центр

«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Сдано в набор 05.08.2024. Выход в свет 30.08.2024. Бумага типографская. Формат 60 × 84 1/8

Усл. печ. л. 14.2. Уч.-изд. л. 12.0. Тираж 100 экз. Заказ № 174. Цена свободная.

Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сибирское отделение Российской академии наук»
630090, г. Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 17

Отпечатано в Федеральном государственном бюджетном учреждении «Сибирское отделение Российской академии наук»
630090, г. Новосибирск, Морской просп., 2

Тел.: 8 (383) 330-8466; электронная почта: e.lyannaya@sb-ras.ru; http://www.sibran.ru

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630*232.328.1+630*232.31 (571.51)

ВЕГЕТАТИВНОЕ И СЕМЕННОЕ ПОТОМСТВО РЕДКИХ ФОРМ СОСНЫ СИБИРСКОЙ В КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Г. В. Кузнецова

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: galva@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 19.02.2024 г.

Представлены результаты исследования роста и генеративной структуры у вегетативного и семенного потомства редких форм сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) (кедра сибирского), созданных на территории опытного экспериментального хозяйства «Погорельский бор» в Красноярской лесостепи (Емельяновский район Красноярского края). Материнские деревья вегетативного потомства произрастают в оптимальных условиях для кедра сибирского в низкогорье Западного Саяна, семенного – в предгорье Хамар-Дабана бассейна оз. Байкал. Для редких форм деревьев кедра сибирского помимо двухлетнего семеношения характерно развитие мегастробил в год цветения, на год раньше, чем у типичных форм. По результатам исследования выявлено что вегетативное потомство кедра сибирского наследует однолетний и смешанный типы семеношения материнского дерева (808) саянской популяции; семенное потомство байкальской популяции выделяется по ростовым показателям (повышенным числом семядолей, длиной хвоей, числом латеральных побегов, высотой, приростом), характерным также для материнских деревьев. Выявленные признаки у вегетативного и семенного потомства кедра сибирского редких форм в Красноярской лесостепи характерны для гибридных растений, проявляющихся как гетерозис роста.

Ключевые слова: кедр сибирский, редкие формы, вегетативное потомство, семенное потомство, однолетняя, двухлетняя, смешанное, семеношение, шишка, раметы.

DOI: 10.15372/SJFS20240401

ВВЕДЕНИЕ

Эффективной формой лесного семеноводства является плантационный метод, позволяющий совмещать генетическое и селекционное улучшение древесных растений. Основное направление селекции кедровых сосен – регулярное и обильное семеношение, мощное развитие кроны, быстрота роста, долговечность, размер шишек и число семян в шишке. Наряду с созданием плантаций из деревьев сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) (кедра сибирского) лучших форм целесообразно закладывать и плантации, содержащие коллекции особей вида как

из разных местопроизрастаний их ареала, так и деревьев разных внутривидовых форм. Интересным объектом для селекции и интродукции кедра сибирского, а также для изучения в целом эволюции кедровых сосен являются формы с ускоренным развитием женских шишек. Для рода сосна (*Pinus* L.) характерен двухлетний цикл развития женских шишек, в год цветения развивается только озимь и лишь на второй год происходят оплодотворение семяпочек и рост шишек и семян до их окончательного размера и созревания. Для очень редких форм, обнаруженных в Западном Саяне (Ирошников, 1974), в экологически оптимальных условиях произ-

растания кедра сибирского (низкогорные, травяные и папоротниковые кедровники), а также в Хамар-Дабане (Епова, 1956; Карбаинов, 1982; Ирошников, 1985; Карбаинов, Кузнецова, 2009; Кузнецова, 2019) встречаются деревья с ускоренным (однолетним) и смешанным (одно-, одно-двух-, двухлетним) циклом формирования шишек. У мегастробилы с ускоренным циклом развития, обычно в нижней ее части, происходит разрастание семенных чешуй, оболочки и эндосперма семян в год цветения, т. е. на год раньше, чем у типичных форм. Познание природы этого признака и разведение таких форм прививкой позволят выбрать метод селекции кедра сибирского на однолетнее развитие шишек, получение семян для орехопродуктивных плантаций и плантационных культур.

Выявление и испытание ценных форм – актуальная задача лесной селекции для их сохранения, изучения и использования с целью повышения продуктивности лесных культур. Такая работа должна опираться на эксперименты по испытанию потомства отдельных форм деревьев и насаждений.

Цель настоящего исследования – изучение вегетативного (саянская популяция) и семенного (байкальская популяция) потомств деревьев редких форм кедра сибирского, выявление гетерозисных признаков материнских деревьев у их потомств в новых условиях произрастания, установление причин проявления этих признаков в природных популяциях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования стали вегетативное и семенное потомство кедра сибирского редких форм, созданных на территории опытного экспериментального хозяйства «Погорельский бор» в Красноярской лесостепи, в 38 км к северу от г. Красноярска. Географические координаты экспериментального участка – 56°22' с. ш., 92°57' в. д.

В 1973–1975 гг. под руководством А.И. Ирошникова была создана плантация прививок редких форм кедра сибирского саянской популяции. Черенки брали с материнских деревьев с ускоренным и нормальным типом формирования женских шишек, произрастающих в экологически оптимальных для кедра сибирского условиях (низкогорные, высокотравно-папоротниковые припоселковые кедровники) на высоте 350–400 м н. у. м. в возрасте 90–100 лет в Запад-

ном Саяне (Ермаковский район Красноярского края) (рис. 1).

Данные исследования проводили на прививках, выполненных черенками с маточного дерева 808 с ускоренным однолетним и смешанным (одно-, одно-двух и двухлетним) циклом формирования шишек. Для маточного дерева 808 характерна большая изменчивость в развитии шишек от однолетнего, смешанного до нормального двухлетнего цикла развития.

Для дерева 808 свойственен также промежуточный тип развития шишек, когда разрастание семенных чешуй до нормального размера, характерного для двухлетних шишек, захватывает только нижнюю часть шишки (Ирошников, 1974). На разросшихся в год цветения семенных чешуях семена в последующий вегетационный период не развиваются, оставаясь мелкими и пустыми. Не разросшиеся в год цветения семенные чешуи в верхней части мегастробила (у смешанного цикла развития шишек) на следующий год нормально развиваются и дают полноценные семена. В редкие годы все семенные чешуи и сама шишка в год цветения сильно разрастаются, достигая почти нормального размера, свойственного двухлетнему развитию. Однако семена в таких однолетних шишках остаются недоразвитыми, без эндосперма и зародыша, и сама шишка опадает в осенне-зимний период (рис. 1).

Для контроля были взяты прививки, выполненные черенками с материнских деревьев кедра сибирского с нормальным двухлетним развитием шишек этой же саянской популяции (деревья 145 и 257), возраст деревьев 250 и 240 лет. Прививки выполнены на подвоях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). За прививками вели фенологические наблюдения, включающие изучение динамики и сезонного прироста побегов, сроков и разрастания семенных чешуй и шишек в год цветения и на втором году формирования шишек (у смешанного и нормального цикла развития шишек), а также различных морфологических признаков деревьев (число и размеры латеральных почек и побегов, длина хвои, охвоенность побегов различных лет и др.). Для проведения исследований использовали вегетативное потомство редкой формы дерева 808 (7 шт. рамет) и контрольных деревьев саянской популяции дерева 145 (7 шт. рамет) и дерева 257 (6 шт. рамет).

Для семенного потомства редких форм со смешанным типом семеношения (одно- и двухлетним) и потомства контрольных деревьев



Рис. 1. Шишки и семена особей кедра сибирского с двухлетним типичным (а) и однолетним (б) циклами семеношения.

типичных форм (с двухлетним циклом формирования шишек) использовали деревья кедра сибирского байкальской популяции (Танхой, Выдрино, Республика Бурятия). Материнские деревья редких форм деревьев кедра сибирского байкальской популяции со смешанным развитием шишек (в дальнейшем будем называть такие деревья аномальными) отличаются от других деревьев в насаждении не только аномальным типом развития шишек, но и более интенсивным ростом центрального и латерального побегов, мощным формированием кроны, длинной хвоей, интенсивным охвоением побегов (рис. 2).

Данные признаки редких форм кедра сибирского байкальской популяции характерны и для деревьев редких форм саянской популяции (Карбаинов, Кузнецова, 2009). Возраст материнских деревьев редких и нормальных форм, с которых собраны семена в Талнахском лесничестве, – 100 лет и в Выдринском – 40 лет.

Семена с редких форм кедра сибирского и с контрольных деревьев были собраны в 2009 г.,

стратифицированы и посеяны в 2010 и 2011 гг. в питомнике опытного экспериментального хозяйства «Погорельский бор» Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. В трехлетнем возрасте сеянцы деревьев байкальской популяции были пересажены на лесокультурную площадь территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор».

Исследования проводили у 10 деревьев семенного потомства редких форм кедра сибирского и 10 деревьев потомства контрольных деревьев байкальской популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вегетативное потомство. На прививках, выполненных черенками с дерева 808 в Красноярской лесостепи, шишки, по нашим наблюдениям, развивались в основном по нормальному двухлетнему циклу и только в отдельные годы – по смешанному. Аномальные шишки с уско-



Рис. 2. Шишки кедра сибирского байкальской популяции с одно- и двухлетним развитием с аномального дерева (а) и с обычного, озимь с нормальными чешуями (б), 2010 г.

ренным развитием у прививок были обнаружены в возрасте 10 лет в середине июля в 1985 г. Далее наблюдения проводились с 1987 по 2004 г. (в 2004 г. вегетативное потомство редких форм



Рис. 3. Однолетние шишки с разросшимися семенными чешуями у вегетативного потомства дерева 808.

деревьев было уничтожено пожаром). Выявлено, что для рамет с маточного дерева 808 характерно также развитие однолетнего цикла формирования шишек в год опыления, когда они имели 28–35 % (от всей шишки) разросшихся нижних семенных чешуй (рис. 3).

В однолетних шишках семенные чешуи и семена в них не достигают характерных размеров для двухлетней шишки. К концу сезонного роста размер однолетних шишек чуть больше озими типичных форм кедра сибирского (табл. 1).

Зародыши у семян в однолетних шишках не обнаружены. Зародышевый канал, как показали данные рентгенологического анализа, оказывался пустым. Семена на следующий год не развивались, оставаясь мелкими и пустыми. На прививках также были отмечены однолетние шишки, у которых все семенные чешуи и сама шишка в год цветения сильно разрастаются, достигая почти нормального размера, свойственного двухлетнему развитию: длина 44 мм (от 41 до 50 мм), ширина 33 мм (от 25 до 36 мм). Однако семена в таких однолетних шишках оставались недоразвитыми, без эндосперма и зародыша, и такая шишка опадает в осенне-зимний период (рис. 4)

Таблица 1. Вегетативные и генеративные показатели у клонов кедра сибирского с различным типом развития шишек

Номер дерева	Цикл семеношения	Среднее число латеральных побегов на стволе, шт.	Средняя длина центральной почки побегов первого порядка	Средний размер однолетней шишки и ози́ми в конце сезонного роста	
				длина	ширина
				мм	
145	Двухлетний	6.4 ± 0.8	9.2 ± 0.8	25.0 ± 2.05	24.6 ± 3.30
257	»	8.0 ± 1.7	12.2 ± 1.2	22.0 ± 1.15	16.5 ± 0.65
808	Однолетний, смешанный, двухлетний	9.3 ± 0.8	14.0 ± 1.8	29.0 ± 4.80	26.1 ± 5.15

Результаты исследований показали, что прививки с маточного дерева 808 с ускоренным типом формирования шишек отличаются от прививок с нормальным двухлетним циклом развития шишек той же низкогорной популяции более высокими показателями роста, мощным формированием кроны и ассимиляционного аппарата.

У них наблюдается большое число латеральных побегов (9.3 шт.) в мутовке и формирование крупных почек на них длиной от 12 до 20 мм (табл. 1).

Для прививок дерева 808 характерен интенсивный сезонный прирост как центрального побега, так и побегов боковых первого и последующих порядков ветвления, что позволяет деревьям создать мощную хорошо развитую крону

с длинной хвоей, функционирующей 3–4 года (табл. 2).

Как маточное дерево 808, так и прививки с него отличаются от других прививок на плантации мощным охвоением (более 50 хвоинок на 1 см длины побега). Длина хвои маточного дерева 140–160 мм, прививок с него – 135–155 мм, что на 25–37 % больше, чем у других клонов на этой плантации (табл. 2).

Семенное потомство. В первый год роста (2011 г.) у всходов семенного потомства от аномальных и типичных форм деревьев кедра сибирского проводили учет всхожести, состояния и числа семядолей. Выявлено, что всходы потомства сеянцев с деревьев с аномальным развитием отличались по числу сформировавшихся



Рис. 4. Однолетняя шишка у прививок кедра сибирского саянской популяции (дерево 808).

Таблица 2. Сезонный прирост и длина хвои вегетативного потомства кедра сибирского с различным типом развития шишек

Номер дерева	Цикл семеношения	Средний за 5 лет сезонный прирост побегов, см		Длина хвои, мм	
		осевой	боковой первого порядка	средняя длина за 3 года	lim
145	Двухлетний	29.1 ± 2.1	13.2 ± 1.7	102	92–119
257	»	35.5 ± 6.8	18.6 ± 2.7	113	105–125
808	Однолетний, смешанный, двухлетний	37.5 ± 9.5	26.2 ± 2.9	141	135–155

ся вегетативных почек и семядолей. У сеянцев с аномальных деревьев количество семядолей было в среднем 12–13 шт. (максимально 15 шт.), у контроля – в основном 11 шт. Уже в четырехлетнем возрасте потомство с аномальных деревьев байкальской популяции отличалось усиленным ростом, интенсивным ежегодным приростом, повышенным числом заложённых латеральных побегов и более длинной хвоей по сравнению с контролем (Кузнецова, 2019). В 2019 г. высота саженцев с аномальных форм деревьев составляла в среднем 62 см (от 49 до 79 см) с приростами, в среднем 14 см, высота контрольных саженцев – в среднем 40 см (от 24 до 56 см) и с небольшими приростами – в среднем 7 см.

В 2023 г. проведены замеры ростовых показателей у 13-летнего семенного потомства с аномальных деревьев кедра сибирского и их контроля байкальской популяции. Для сравнения фенотипических показателей также было замерено семенное потомство кедра сибирского саянской популяции с нормальным двухлетним циклом семеношения (табл. 3).

Проведенный сравнительный анализ ростовых показателей семенного потомства байкальской и саянской популяций выявил, что по

высоте выделяется семенное потомство с аномальных 100-летних деревьев кедра сибирского (Танхой), средняя высота 162 см, максимальная – 232 см (табл. 3).

Не уступает по высоте семенное потомство с 40-летнего аномального дерева (Выдрино) – средняя высота 160 см (максимальная – 194 см).

Семенное потомство деревьев с нормальным типом семеношения из оптимальных условий произрастания кедра сибирского (Западный Саян) уступает по росту (высоте) семенному потомству аномальных деревьев байкальской популяции, но превышает по этим показателям контрольные деревья байкальской популяции (табл. 3). Для семенного потомства аномальных деревьев характерен ежегодный интенсивный прирост в среднем до 35 см (максимальный 50 см), и вторичный прирост центрального побега с активным ростом почек и длинной свисающей хвоей (рис. 5).

Проведенные исследования показали, что 13-летнее семенное потомство кедра сибирского с аномальных деревьев байкальской популяции по сравнению с потомством контрольным и саянской популяции на протяжении всего периода роста выделяется гетерозисными признаками (большим числом семядолей у сеянцев, интен-

Таблица 3. Семенное потомство аномальных и контрольных деревьев (возраст 13 лет)

Цикл семеношения	Высота		Прирост		Диаметр		Число почек на центральном побеге, шт.
	$X \pm m$, см	V , %	$X \pm m$, см	V , %	$X \pm m$, см	V , %	
<i>Республика Бурятия, Танхой</i>							
Смешанный контроль Двухлетний	161.90 ± 14.20	36	29.70 ± 2.81	39	2.29 ± 0.31	55	5.01 ± 0.41
	107.17 ± 7.38	25	24.25 ± 2.18	31	1.70 ± 0.10	12	5.17 ± 0.62
<i>Республика Бурятия, Выдрино</i>							
Смешанный контроль Двухлетний	159.60 ± 8.42	22	35.60 ± 1.90	22	2.0 ± 0.15	30	6.20 ± 0.49
	100.60 ± 6.20	19	28.30 ± 1.90	20	2.06 ± 0.15	24	5.80 ± 0.45
<i>Западный Саян, Кулумыс</i>							
Двухлетний	128.31 ± 13.07	37	32.23 ± 2.90	33	2.0 ± 0.08	37	6.55 ± 0.62



Рис. 5. Семенное потомство редких форм кедра сибирского байкальской популяции.

сивным приростом, большей высотой, длинной хвоей и большим числом заложения латеральных побегов), характерных и для материнских аномальных деревьев байкальской популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ роста и развития вегетативного и семенного потомства редких форм кедра сибирского, созданных в Красноярской лесостепи, показал, что они отличаются на плантации более интенсивным ростом центрального и латеральных побегов, мощным формированием кроны, длинной хвоей, интенсивным охвоением побегов, вторичным приростом, разрастанием шишек и их семенных чешуй в год цветения частично или полностью. Все эти признаки гетерозисного роста характерны и для материнских деревьев редких форм саянской и байкальской популяций. Это свидетельствует о том, что данный тип редких форм (аномальных) деревьев кедра сибирского может относиться как к му-

тантам и гибридам (Ирошников, 1985, 2001), так и к эволюционно продвинутым деревьям (Минина, Ларионова 1976, 1979; Третьякова, 1990). Так как деревья кедра сибирского редких форм произрастают с представителями реликтового неморального комплекса в районе рефугиума древней третичной флоры, это дает основание считать редкие формы кедра неморальным реликтом (Епова, 1956; Малышев, 1960; Карбаинов, 1982; Кузнецова, Карбаинов, 2012; Nazimova et al., 2014; Кузнецова, 2019). Не исключается, что возникновение новых редких форм деревьев в популяциях является их приспособлением к изменяющимся условиям климата, потеплению, резким сменам температур (Knott et al., 2023). Для познания природы данных утверждений необходимы дальнейшие селекционно-генетические исследования.

Исследования проведены в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН FWES-2024-0028, №124012900557-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Епова Н. А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. биол.-геогр. НИИ Иркут. гос. ун-та. 1956. Т. 16. Вып. 1–4. С. 26–61.
- Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедр сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1974. С. 73–103.
- Ирошников А. И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедр сибирского // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. С. 8–40.
- Ирошников А. И., Твеленев М. В. Изучение генофонда, интродукции и селекции кедровых сосен // Лесоведение. 2001. № 4. С. 62–68.
- Карбаинов Ю. М. Реликтовая популяция кедр сибирского на юго-восточном побережье оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 1982. Ч. 4. С. 22.
- Карбаинов Ю. М., Кузнецова Г. В. Реликтовая популяция хвойных в байкальском заповеднике // Состояние и перспективы изучения охраняемых природных комплексов Прибайкалья: Материалы науч. конф., посвящ. 40-летию Байкал. гос. природ. биосфер. заповед. Иркутск: Репроцентр А1, 2009. С. 84–89.
- Кузнецова Г. В. Семенное потомство редких форм кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) байкальской популяции // Роль научно-исследовательской работы в управлении и развитии ООПТ: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 50-летию со дня образования Байкал. гос. природ. биосфер. заповед., пос. Танхой, 14–15 октября 2019 г. Иркутск: Ин-т геогр. им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2019. С. 148–150.
- Кузнецова Г. В., Карбаинов Ю. М. Редкие формы кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в местах рефугиума древней третичной флоры // Хвойные бореал. зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 102–105.
- Мальшев Л. И. О редких растениях Восточных Саян // Ботанические материалы Гербария Ботанического института АН СССР. М.; Л., 1960. Т. 20. С. 405–408.
- Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Аномалия женских шишек сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) как возможная форма апомиксиса // Докл. АН СССР. 1976. Т. 227. № 5. С. 1261–1263.
- Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с.
- Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 155 с.
- Knott J. A., Liang L., Dukes J. S., Swihart R. K., Fei S. Phenological response to climate variation in a northern red oak plantation: Links to survival and productivity // Ecology. 2023. V. 104. Iss. 3. Article e3940. 14 p.
- Nazimova D. I., Danilina D. M., Stepanov N. V. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains // Bot. Pacif. 2014. V. 3. Iss. 1. P. 39–41.

VEGETATIVE AND SEED PROGENY OF RARE FORMS OF THE SIBERIAN STONE PINE IN KRASNOYARSK FOREST-STEPPE

G. V. Kuznetsova

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: galva@ksc.krasn.ru

The results of a study of the biology of the development of vegetative and seed progeny of rare forms of the Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), created under new testing conditions in the experimental forestry “Pogorelsky Bor” in the Krasnoyarsk forest-steppe, are presented. Mother trees of vegetative offspring grow in optimal conditions in the low mountains of the Western Sayan, and seed trees in the foothills of Khamar-Daban and the Lake Baikal basin. Rare forms of the Siberian stone pine trees are characterized, in addition to the two-year seeding period, by the development of megastrobiles in the year of flowering, a year earlier than in typical forms. According to the results of the study, it was revealed that the vegetative offspring of the Siberian stone pine inherits the annual and mixed type of seed production of the mother tree (808) of the Sayan population; The seed offspring of the Baikal population are distinguished by growth indicators (increased number of cotyledons, long needles, number of lateral shoots, height, growth), which are also characteristic of mother trees. All identified signs of vegetative and seed progeny of the Siberian stone pine rare forms created in the Krasnoyarsk forest-steppe are characteristic of hybrid plants, manifested as growth heterosis.

Keywords: *Siberian stone pine, rare forms, vegetative progeny, seed progeny, annual, biennial, mixed, seed bearing, female cone, ramets*

How to cite: *Kuznetsova G. V. Vegetative and seed progeny of rare forms of the Siberian stone pine in Krasnoyarsk Forest-Steppe // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 3–10 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 630*228.6:582.475(235.222)

СОСТАВ, СТРУКТУРА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ СТАРОВОЗРАСТНЫХ КЕДРОВНИКОВ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА

Е. Е. Тимошок¹, Е. Н. Тимошок¹ И. И. Гуреева²

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, пр. Академический, 10/3

² Национальный исследовательский Томский государственный университет
634050, Томск, пр. Ленина, 36

E-mail: timoshokee@mail.ru, ten80@mail.ru, gureyeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.02.2024 г.

Представлены результаты 23-летних исследований видового состава, вертикальной и горизонтальной структуры и экологических особенностей старовозрастных высокогорных кедровых (*Pinus sibirica* Du Tour) лесов, сохранившихся в долине р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай) на высотах 2160–2300 м н. у. м. и не подвергавшихся воздействию человека и пожаров на протяжении их существования. Исследования проводились на экологических профилях, заложенных на северном, западном и восточном склонах долины р. Актру. Для экологической оценки местообитаний использован метод стандартных экологических шкал Л. Г. Раменского – И. А. Цаценкина, реализованный в программно-информационном обеспечении IBIS. Всего на территории горно-ледникового бассейна Актру выявлено восемь вариантов старовозрастных кедровых лесов, характеризующихся значительными отличиями в составе и структуре кустарникового яруса и напочвенного покрова: три варианта в приледниковой зоне на северном склоне, два – на восточном и три – на западном. Наиболее богатым видовым составом сосудистых растений, мхов и лишайников характеризуются приледниковые кедровники на северном склоне – 46 видов сосудистых растений, 9 видов мхов и 5 видов напочвенных лишайников, в кедровниках западного склона обнаружено 32 вида сосудистых растений, 6 видов мхов и 3 вида лишайников, на восточном склоне – 26 видов сосудистых растений и 8 видов мхов. Всего в составе старовозрастных кедровников, где основное поколение деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), слагающего древесный ярус, имеет возраст более 400 лет, выявлено 104 вида сосудистых растений. Несмотря на приуроченность к разному типу почв (криоземы, маломощные подбуры, дерново-подбуры), леса характеризуются узким диапазоном увлажнения (четыре ступени) и активного богатства почв (две ступени). Исследование высокогорных лесов имеет высокую научную значимость для понимания особенностей их формирования и функционирования. Необходимость сохранения этих лесов обусловлена их редкостью, ненарушенностью и значительным возрастом деревьев.

Ключевые слова: высокогорные старовозрастные кедровники, видовое разнообразие, ценотическая структура, экологические шкалы, Алтае-Саянская горная система.

DOI: 10.15372/SJFS20240402

ВВЕДЕНИЕ

Старовозрастные леса представляют собой значимый объект, являющийся единственным источником информации о развитии и функционировании естественных лесных сообществ в отсутствие влияния человека и катастрофических природных воздействий. К настоящему вре-

мени доля старовозрастных лесов из-за длительной антропогенной деятельности повсеместно уменьшается (Шевченко и др., 2020). Изучению и охране еще не исчезнувших единичных массивов старовозрастных лесов, преимущественно хвойно-широколиственных и хвойных из разных видов-лесообразователей, уделяется особое внимание в Западной и Восточной Европе

с конца XX – начала XXI в. (Peterken, 1996; Линдхольм, 1999; Pullin, 2002; Angelstam et al., 2011; Smirnova et al., 2018; Вельмовский, Чибилев, 2019). На азиатской территории России старовозрастные леса до настоящего времени почти не изучались, нам известна одна работа, посвященная дальневосточным кедровым лесам из *Pinus koraiensis* Siebold., в которой в числе прочих рассматриваются и леса значительного возраста (Колесников, 1956), хотя в целом лесам, в частности горным южно-сибирским, посвящена весьма обширная литература. В разных районах исследованы флористический состав и типы лесов, экологические факторы размещения основных лесобразующих пород и их экологические особенности, особенности возобновления, роль климатических и фитоценологических факторов в формировании лесов. В результате были опубликованы обобщающие труды (Кумина, 1960; Крылов, Речан, 1965; Смагин и др., 1980; Крылов и др., 1983; Поликарпов и др., 1986; Данченко, Бех, 2010; и др.).

Определение старовозрастных (девственных) лесов впервые дал Б. А. Ивашкевич (1929): это насаждения вертикальной сомкнутости, неопределенно долго существовавшие и существующие без вмешательства человека, для которых характерны разновозрастность, периодичность естественного возобновления, групповое размещение деревьев и подроста по площади. В настоящее время девственными принято считать современные леса, достигшие стадии климакса и не подвергавшиеся воздействию антропогенных и природных разрушительных факторов или испытывающие только косвенное влияние человека (Комин, 2017), с возрастом последнего сильного нарушения в не менее 200–500 лет (Эколого-экономическое обоснование..., 2000). В отечественной ботанической и лесоведческой терминологии термину «старовозрастные леса» наиболее соответствует понятие «коренные леса» – финальная относительно устойчивая фаза естественного развития лесных сообществ, наиболее соответствующая экологическим условиям местности (Шмитхюзен, 2014).

Всемирным фондом дикой природы (WWF) составлен перечень более 200 экорегионов с очень высоким уровнем биологического разнообразия, в которых сосредоточено 90 % всех видов живых организмов («Global 200»). К одним из таких экорегионов отнесена Алтай-Саянская горная система, которая, наряду с Дальним Востоком и Кавказом, является приоритетным местом реализации экорегионального подхода

в деятельности Российского представительства Всемирного фонда дикой природы (Система..., 2001). Для сохранения таких экорегионов приоритетное значение имеют исследования уникальных сообществ, к которым с полной уверенностью можно отнести единичные фрагменты старовозрастных лесов, сохранившихся на территории Алтай-Саянской горной системы в Республике Алтай.

Согласно проведенным в 50–60-е годы XX в. исследованиям лесов Алтая (Кумина, 1960; Крылов, Речан, 1965), в Прителецком Алтае (800–1500 м н. у. м.) широко распространены кедровники из *Pinus sibirica* кустарничково-зеленомошные и разнотравно-папоротниковые, а на восточных, северных и западных хребтах Алтая (1800–2000 м н. у. м.) – ерниково-лишайниково-зеленомошные и разнотравные, в которых возраст кедра составляет 100–200, редко около 300 лет, при этом обнаружен только один массив (нижнее течение р. Кыга, 500 м н. у. м.) неморального кедрового леса с примесью пихты и мощным крупнотравно-папоротниковым наземным ярусом, где возраст отдельных деревьев кедра превышал 500 лет. Как справедливо отмечал Е. А. Жуков (2007), в большинстве лесных ландшафтов Алтай-Саянского региона все реже встречаются отдельные экземпляры старых деревьев кедра и лиственницы возрастом более 400 лет, в связи с чем отдельные лесные ландшафты с участками сохранившихся старовозрастных лесов, в древесном ярусе которых присутствуют экземпляры старых деревьев, представляют большой интерес.

В начале XXI в. в верховьях р. Актру (горно-ледниковый узел Биш-Иирду, Северо-Чуйский хребет) на абсолютных высотах более 2160 м были обнаружены кедровые леса, древесный ярус которых состоит из четырех поколений кедра: основного, возрастом 410–490 лет, второго – 220–360, третьего – 90–190; четвертого – 50–80 лет. В этих лесах встречаются единичные деревья кедра возрастом 650–730 и даже 830 лет (Бочаров, 2011; Тимошок и др., 2022; Timoshok et al., 2022). Выраженная разновозрастность древесного яруса, наличие окон возобновления, большого количества валежа кедра разной степени разложения и высокое флористическое разнообразие – 104 вида сосудистых растений (Тимошок и др., 2010), составляющее почти половину флоры кедровых лесов Республики Алтай (236 видов, Кумина, 1960), позволяют отнести эти леса к старовозрастным.

Цель настоящей работы – выявление видового богатства, ценотического и экологического своеобразия старовозрастных кедровников Северо-Чуйского хребта на верхнем пределе их распространения в Республике Алтай (2160–2300 м н. у. м.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объекта исследований были выбраны старовозрастные кедровники, произрастающие в наиболее возвышенной части Северо-Чуйского хребта – горно-ледниковом узле Биш-Иирду, в верховьях р. Актру (50°05' с. ш., 87°45' в. д.). Горно-ледниковый узел находится в зоне высокогорного расчлененного рельефа, сложенного моренным чехлом разного возраста, в составе которого преобладают сильно дислоцированные серицит-хлоритовые сланцы. В долину спускаются морены ледников Малый и Большой Актру (Ледники..., 1987). Климат суровый высокогорный: среднегодовая температура –5.2 °С, среднесуточная температура июня – августа 8.7 °С; средняя многолетняя годовая сумма осадков 520 мм, около 75 % которых выпадает с мая по сентябрь (Севастьянов, 1998). Период вегетации короткий: дней с температурой выше 10 °С – 40–50, сумма активных температур на высоте 2150 м н. у. м. – около 600 °С, на верхней границе сомкнутых лесов (2300 м н. у. м.) – около 500 °С; относительная влажность воздуха высокая – около 70 %. В июле ночью температура нередко понижается до 0–4 °С, днем повышается до 15–18 °С; в июне и августе ночные температуры нередко отрицательные (до –5...–8 °С), дневные 14–15 °С. Средняя амплитуда суточного хода температуры воздуха в июне – августе около 12 °С. Такой контраст ночных и дневных температур в сочетании с высокой влажностью воздуха обуславливает высокую ночную конденсацию влаги.

Изучение старовозрастных кедровых лесов проводилось в течение 23 лет (1999–2021 гг.) на высотных экологических профилях, заложенных в нижних частях северного, западного и восточного склонов долины р. Актру от нижней (2160 м) до верхней (2300 м н. у. м.) границы их распространения. В обследованных кедровниках выполнено около 70 полных геоботанических описаний с детальной характеристикой древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Проективное покрытие каждого вида сосудистых растений,

мхов и напочвенных лишайников, каждого яруса и общее проективное покрытие растений (ОПП) оценивались в процентах, сомкнутость крон древесного яруса – в десятых долях от единицы, состав древесного яруса записан в виде формулы древостоя.

Для оценки местообитаний старовозрастных кедровников по важнейшим абиотическим факторам – увлажнению и активному богатству почв – геоботанические описания обработаны с помощью программно-информационного обеспечения исследований растительного покрова IBIS (Зверев, 2007), базирующегося на стандартных экологических шкалах Л. Г. Раменского – И. А. Цаценкина (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что уникальные старовозрастные кедровники сохранились в долине р. Актру выше обширных полей каменистых россыпей, что обеспечило их многовековую сохранность от пожаров. Ниже этих полей с высоты 2150 м н. у. м. в лесном поясе Северо-Чуйского хребта господствуют молодые лиственничники, восстановившиеся после пожаров середины – конца XIX в., зарегистрированных на этой территории в 1898 г. профессором В. В. Сапожниковым (1901).

На пологих (3–5°) северных склонах в приледниковой зоне на высотах 2200–2300 м н. у. м. выявлено три массива старовозрастных кедровников, разделенных молодыми моренами ледника Малый Актру. В современную регрессивную фазу малого ледникового периода эти массивы располагаются выше и ниже молодых морен этого ледника, во время значительных похолоданий климата и наступания ледника в течение малого ледникового периода, продолжавшегося на Алтае около 400 лет (с конца XIV до середины XIX в. (Окишев и др., 2000)) эти леса произрастали в непосредственной близости от него. В этих экологических условиях древесный ярус старовозрастных лесов сформирован только кедром (10К). В зависимости от особенностей мезорельефа и сомкнутости древесного яруса в приледниковых местообитаниях выделено три варианта кедровников: бруснично-баданово-зеленомошные, ерничково-злаково-лишайниково-зеленомошные и ерничково-зеленомошные.

Кедровники бруснично-баданово-зеленомошные со средней сомкнутостью древесного яру-

са (0.4–0.5) приурочены к вершинам и склонам каменистых грив. В их составе отмечено наибольшее число видов сосудистых растений – 39, 8 видов мхов и 3 вида напочвенных лишайников. Редкие кустарники: *Betula rotundifolia* Spach, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Lonicera altaica* Pall., *L. hispida* Pall. ex Schult., *Salix glauca* L. (ОПП около 5 %), сомкнутого яруса не образуют. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (34 вида, ОПП около 40 %) доминируют *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch (20 %) и *Vaccinium vitis-idaea* L. (10 %); с низким проек-

тивным покрытием участвуют *Empetrum nigrum* L., *Festuca altaica* Trin., *Poa altaica* Trin. и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 40 %) преобладают *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Stereodon revolutus* Mitt. (см. таблицу).

Кедровники ерниково-злаково-лишайниково-зеленомошные с низкой сомкнутостью древесного яруса (0.2–0.3) приурочены к выровненным участкам. В этих кедровниках зарегистрировано 34 вида сосудистых растений, 8 видов мхов, 1 вид напочвенных лишайников.

Видовой состав и проективное покрытие основных видов сосудистых растений, мхов и лишайников (%) в высокогорных старовозрастных кедровниках (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай)

Вид	Склон							
	северный			восточный		западный		
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Кустарниковый ярус</i>								
<i>Betula rotundifolia</i>	2–3	20	60	–	3–5	–	–	–
<i>Juniperus sibirica</i>	ед.	3–5	ед.	–	ед.	1–2	< 1	< 1
<i>Lonicera altaica</i>	1–2	3–5	1–2	ед.	50	5	ед.	< 1
<i>L. hispida</i>	ед.	–	–	–	ед.	ед.	–	–
<i>Salix glauca</i>	ед.	ед.	1–2	–	–	–	–	–
<i>S. sajanensis</i>	–	–	–	–	–	ед.	–	ед.
<i>S. sapozhnikovii</i>	–	ед.	3–5	–	–	ед.	–	–
<i>S. vestita</i>	< 1	< 1	< 1	–	–	–	–	–
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>								
<i>Aconitum decipiens</i>	ед.	ед.	–	–	< 1	–	–	–
<i>A. altaicum</i>	–	–	–	5	–	–	–	–
<i>A. leucostomum</i>	–	–	–	1	1–3	–	–	–
<i>Aegopodium alpestre</i>	< 1	1–2	ед.	1–3	ед.	< 1	–	1–2
<i>Antennaria dioica</i>	–	–	–	–	–	–	–	ед.
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	ед.	ед.	ед.	–	–	ед.	–	5
<i>Bergenia crassifolia</i>	20	1–2	1	–	–	–	10	1
<i>Bistorta major</i>	–	< 1	–	< 1	< 1	–	–	–
<i>B. vivipara</i>	< 1	< 1	< 1	ед.	–	1–2	–	1
<i>Calamagrostis pavlovii</i>	< 1	10	< 1	5–7	10	20	< 1	< 1
<i>Carex macroura</i>	ед.	2–3 %	–	5 %	–	–	< 1	–
<i>C. sabynensis</i>	ед.	–	3–5	–	–	1–3	–	< 1
<i>C. tristis</i>	ед.	< 1	–	–	–	–	–	–
<i>Cerastium pauciflorum</i>	ед.	< 1	–	ед.	ед.	< 1	–	–
<i>Cicerbita azurea</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	–	–	–
<i>Delphinium elatum</i>	ед.	ед.	–	ед.	–	–	–	–
<i>Dianthus superbus</i>	–	ед.	–	ед.	–	–	–	–
<i>Empetrum nigrum</i>	1–3	ед.	–	–	–	–	20	1
<i>Festuca altaica</i>	2–3	1–2	1–2	–	–	10	1–2	2–3
<i>F. sphagnicola</i>	–	–	–	–	–	–	2–3	5
<i>F. tristis</i>	< 1	–	–	–	–	ед.	ед.	1–2
<i>Gentiana grandiflora</i>	ед.	ед.	ед.	–	–	–	ед.	–
<i>Geranium albiflorum</i>	–	ед.	< 1	< 1	1–2	–	–	–
<i>Hedysarum neglectum</i>	1	< 1	ед.	–	–	–	–	–

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Linnaea borealis</i>	ед.	–	–	–	–	–	< 1	ед.
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	–	–	–	ед.	ед.	–	–	–
<i>Luzula parviflora</i>	ед.	ед.	–	–	–	ед.	–	–
<i>L. sibirica</i>	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	–	–	–
<i>Moehringia umbrosa</i>	ед.	–	ед.	–	–	–	–	–
<i>Pedicularis brachystachys</i>	–	ед.	ед.	–	–	–	–	–
<i>P. compacta</i>	–	–	–	–	–	ед.	ед.	ед.
<i>P. elata</i>	–	–	–	ед.	ед.	–	–	–
<i>P. incarnata</i>	ед.	ед.	ед.	–	–	–	–	–
<i>Pleurospermum uralense</i>	–	–	–	< 1	ед.	–	–	–
<i>Poa altaica</i>	2–3	< 1	–	–	–	–	–	–
<i>P. sibirica</i>	< 1	2–3	ед.	3–5	3–5	< 1	–	–
<i>P. ursulensis</i>	< 1	–	–	< 1	ед.	–	–	–
<i>Potentilla gelida</i>	ед.	–	ед.	–	–	–	–	ед.
<i>Pyrola incarnata</i>	ед.	ед.	–	ед.	–	–	ед.	–
<i>Saussurea parviflora</i>	ед.	–	ед.	–	–	–	–	–
<i>Swertia marginata</i>	<1	ед.	ед.	–	–	ед.	–	–
<i>Stellaria peduncularis</i>	–	ед.	–	–	–	ед.	–	–
<i>Tephrosieris integrifolia</i>	ед.	–	–	–	–	–	–	ед.
<i>Thesium repens</i>	–	–	ед.	–	–	–	–	ед.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	7–10	5–7	<1	15	1–2	1	2–3	1–2
<i>Veratrum lobelianum</i>	ед.	–	ед.	–	–	–	–	ед.
<i>Viola altaica</i>	ед.	–	ед.	–	–	–	–	ед.
<i>Мохово-лишайниковый ярус</i>								
<i>Aulacomnium palustre</i>	–	ед.	15	–	–	ед.	–	ед.
<i>Dicranum spadicum</i>	2–3	ед.	10	ед.	ед.	ед.	–	–
<i>Hylocomium splendens</i>	10	10	40	30	30	15	–	2–3
<i>Pleurozium schreberi</i>	10	10	–	–	–	–	3	10
<i>Polytrichum juniperinum</i>	1–2	5	1–2	–	–	–	–	–
<i>P. strictum</i>	–	–	–	5	5	–	–	–
<i>Rhytidium rugosum</i>	1–2	–	–	20	15	5	10	2–3
<i>Sanionia uncinata</i>	2–3	ед.	2–3	5	10	10	–	ед.
<i>Stereodon revolutus</i>	10	5	–	–	–	–	–	–
<i>Cladonia stellaris</i>	5	20	3–5	–	–	50	30	15

Примечания. Цифрами в колонках показано проективное покрытие вида (в %), ед. – единично, прочерк – вид отсутствует. 1–8 – кедровники. **Северный склон:** 1 – бруснично-баданово-зеленомошный, 2 – ерниково-злаково-лишайниково-зеленомошный, 3 – ерниково-зеленомошный; **восточный склон:** 4 – злаково-бруснично-зеленомошный, 5 – жимолостно-зеленомошный; **западный склон:** 6 – овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковый, 7 – баданово-шикшево-лишайниковый, 8 – злаково-зеленомошно-лишайниковый.

В развитом кустарниковом ярусе (ОПП 30 %) преобладает *Betula rotundifolia* (20 %), заметное участие принимают *Juniperus sibirica* и *Lonicera altaica*. В травяно-кустарничковом ярусе (29 видов, ОПП около 30 %) наиболее обильны *Calamagrostis pavlovii* (Roshev.) Roshev. (10–12 %) и *Vaccinium vitis-idaea* (5–7 %), низкое проективное покрытие имеют *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Bergenia crassifolia*, *Carex macroura* Meinsh., *Festuca altaica*, *Poa sibirica* Roshev. и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 50 %) содоминантами яв-

ляются *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* (см. таблицу).

Кедровники ерниково-зеленомошные занимают понижения рельефа. Они представляют собой обширные кедровые редины (сомкнутость 0.1), в которых имеется многочисленный валеж деревьев кедрового диаметром 1 м и более, свидетельствующий о том, что их древесный ярус в недавнем прошлом был более сомкнут. В таких кедровниках зарегистрировано 29 видов сосудистых растений, 5 видов мхов и 3 вида напоч-

венных лишайников. В этих местообитаниях в густом кустарниковом ярусе (ОПП около 70 %) господствует *Betula rotundifolia* (60 %), менее обильны *Salix saposhnikovii* А. К. Skvortsov, *S. glauca*, *Lonicera altaica*. Травяно-кустарничковый ярус очень разрежен (24 вида, ОПП 7–10 %); проективное покрытие видов очень низкое, кроме *Carex sabyrensis* Less. ex Kunth. (3–5 %). В моховом ярусе (ОПП около 80 %) доминирует *Hylocomium splendens*, со значительным покрытием ему сопутствуют *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. и *Dicranum spadicum* J. E. Zetterst (см. таблицу).

В целом приледниковые кедровники на северном склоне характеризуются богатым видовым составом, в них зарегистрировано 46 видов сосудистых растений, 9 видов мхов и 5 видов напочвенных лишайников. Все варианты приледниковых кедровников приурочены к грубогумусовым оглееным криоземам, к середине июля оттаивающим на глубину 40–60 см, ниже располагается льдистая мерзлота (Давыдов, Тимошок, 2010; Davydov, Timoshok, 2010). В этих экологических условиях диапазон увлажнения составляет 4 ступени (67.0–70.0). Самые низкие значения этого показателя (67.1–68.1 ступени) характерны для бруснично-баданово-зеленомошных кедровников на вершинах и склонах каменистых грив; несколько выше увлажнение в ерниково-злаково-лишайниково-зеленомошных лесах (69.3–69.6 ступени), более увлажненные местообитания (69.5–70 ступени) занимают разреженные ерниково-зеленомошные кедровники в понижениях мезорельефа. Анализ данных по второму важнейшему абиотическому фактору – активному богатству почв – показал, что местообитания приледниковых кедровников имеют узкий диапазон этого показателя – 1.6 ступени (7.0–7.6).

В экологических условиях приледниковья различия между кедровыми фитоценозами по этому фактору незначительны: в бруснично-баданово-зеленомошных кедровниках на вершинах и склонах каменистых грив диапазон активного богатства почв составляет 7.1–7.2 ступени, в ерниково-злаково-лишайниково-зеленомошных – 7.1–7.6 ступени, в ерниково-зеленомошных – 7.0–7.3 ступени.

На восточном (10–20°, 2180 м) и западном (5–15°, 2160 м н. у. м.) склонах долины, находящихся соответственно в 300 и 1100 м от конечно-моренного вала середины XIX в. ледника Малый Актру, расположены долинные старовозрастные кедровники, которые в малом леднико-

вом периоде находились на таком же расстоянии от наступавшего ледника.

На восточном склоне отмечено 2 варианта кедровников: злаково-бруснично-зеленомошные и жимолостно-зеленомошные, древесный ярус в них сформирован только кедром (10К).

Кедровники злаково-бруснично-зеленомошные со средней сомкнутостью древесного яруса (0.4–0.6) в напочвенном покрове имеют 21 вид сосудистых растений, 7 видов мхов и 1 вид напочвенных лишайников. Кустарниковый ярус отсутствует. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (20 видов, ОПП 40 %) доминирует *Vaccinium vitis-idaea* (15 %), значительно участие *Calamagrostis pavlovii*, *Poa sibirica*, *Carex macroura* и *Aconitum altaicum* Steinb. В моховом ярусе (ОПП 60 %) преобладают *Hylocomium splendens* и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. (см. таблицу).

Кедровники жимолостно-зеленомошные с сомкнутостью крон 0.1–0.2 в напочвенном покрове имеют 19 видов сосудистых растений, 7 видов мхов и 1 вид лишайников. В хорошо развитом кустарниковом ярусе (ОПП около 60 %) господствует *Lonicera altaica* (50 %), в травяно-кустарничковом ярусе (15 видов, ОПП около 20 %) преобладает *Calamagrostis pavlovii* (10 %), менее значительно участие *Poa sibirica*, *Aconitum leucostomum* Vorosch., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Vaccinium vitis-idaea* и др. В моховом ярусе (ОПП 60 %) доминируют *Hylocomium splendens* и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. (таблица).

В целом в кедровниках восточного склона отмечено 26 видов сосудистых растений, 8 видов мхов, напочвенные лишайники отсутствуют. Под кедровниками хорошо дренированного восточного склона развиты типичные дерново-подбуры, вечная мерзлота отсутствует (Давыдов, Тимошок, 2010; Davydov, Timoshok, 2010). Местообитания этих кедровников характеризуются диапазоном увлажнения 2.4 (67.5–68.9) ступени. В жимолостно-зеленомошных кедровниках увлажнение на 1 ступень выше (68.1–68.9 ступени), чем в злаково-бруснично-зеленомошных (67.5–67.9 ступени). Диапазон активного богатства почв в этих условиях также узок – 1.4 (7.6–8.0) ступени, однако местообитания этого склона немного (на 1 ступень) богаче, чем приледниковые. Различия между местообитаниями кедровников по этому фактору незначительны: в жимолостно-зеленомошных – 7.6–7.8, в злаково-бруснично-зеленомошных – 7.7–8.0 ступени.

В условиях западного склона к господствующему в древесном ярусе к кедру примешивается лиственница сибирская (8К2Л). В настоящее время старовозрастные кедровники здесь разрежены (сомкнутость крон 0.1–0.2), но большое количество крупного валежа кедра (стволы до 1 м в диаметре) разной степени разложения показывает, что ранее их сомкнутость была выше. На западном склоне нами выделено три варианта кедровников: овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковые, баданово-шикшево-лишайниковые и злаково-зеленомошно-лишайниковые.

Кедровники овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковые приурочены к пологим мелкокаменистым участкам. В напочвенном покрове отмечено 19 видов сосудистых растений, 5 видов мхов, 1 вид напочвенных лишайников. Редкие кустарники: *Lonicera altaica*, *L. hispida*, *Juniperus sibirica*, *Salix sajanensis* Nasarow, *S. sapozhnikovii*, яруса не образуют. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (14 видов, ОПП 30–40 %) доминируют *Calamagrostis pavlovii* (20 %) и *Festuca altaica* (10 %), низкое проективное покрытие отмечено для *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray, *Carex sabynensis* и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 80 %) господствует *Cladonia stellaris* (50 %), значительно участие *Hylocomium splendens* и *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske (см. таблицу).

Кедровники баданово-шикшево-лишайниковые на некрутых (3–5°) среднекаменистых участках склона характеризуются наименьшим видовым разнообразием: 14 видов сосудистых растений, 2 вида мхов и 1 вид напочвенных лишайников. Кустарниковый ярус отсутствует. В хорошо развитом травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 40 %) доминируют *Empetrum nigrum* (20 %) и *Bergenia crassifolia* (10 %), низкое участие имеют *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca altaica*, *F. sphagnicola* В. Keller и др. В хорошо развитом мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 40 %) преобладает *Cladonia stellaris* (30 %), значительно участие *Rhytidium rugosum* (см. таблицу).

Кедровники злаково-зеленомошно-лишайниковые описаны нами на более крутых (15–20°) крупнокаменисто-глыбовых участках. В напочвенном покрове отмечено 22 вида сосудистых растений, 5 видов мхов, 1 вид напочвенных лишайников. Редкие кустарники *Lonicera altaica*, *L. hispida*, *Salix sajanensis* яруса не образуют, встречаются отдельными особями. В мозаичном травяном ярусе (19 видов, ОПП 20 %), форми-

рующемся в нишах между крупными камнями и глыбами, наиболее значительно участие злаков: *Anthoxanthum alpinum* Á. Löve et D. Löve, *Festuca sphagnicola*, *F. altaica*, *F. tristis* Krylov (суммарное проективное покрытие около 15 %), являющихся здесь коллективным доминантом; низкое проективное покрытие имеют *Aegopodium alpestre*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 30 %) доминируют *Cladonia stellaris* (15–20 %) и *Pleurozium schreberi* (см. таблицу).

В целом кедровниках западного склона отмечено 32 вида сосудистых растений, 6 видов мхов и 3 вида напочвенных лишайников. Под кедровниками этого склона развиты скелетные грубокаменистые маломощные подбуры. Диапазон увлажнения местообитаний кедровников 2.4 ступени (66.7–68.1). Более сухие местообитания занимают кедровники овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковые (66.7–67.6 ступени) и злаково-зеленомошно-лишайниковые (66.8–67.1 ступени), немного выше увлажнение в баданово-шикшево-лишайниковых кедровниках (67.1–68.1 ступени). Диапазон активного богатства почв здесь также узок и составляет 1.7 ступени (7.0–7.7). По этому фактору местообитания различаются незначительно: в овсяницево-вейниково-зеленомошно-лишайниковых кедровниках этот показатель составляет 7.5–7.6 ступени, в баданово-шикшево-лишайниковых – 7.0–7.5, в злаково-зеленомошно-лишайниковых – 7.3–7.7 ступени.

Все обследованные старовозрастные кедровники экологически приурочены к боковым моренам ледника Актру аккемской стадии, язык которого около 4000 лет назад занимал всю верхнюю часть долины р. Актру и имел мощность 200 м (Душкин, 1965). На этих моренах массивы старовозрастных кедровых лесов развивались по мере отступления ледника аккемской стадии; в древесном ярусе этих лесов в основном поколении преобладают деревья кедра возрастом более 400 лет, а возраст единичных деревьев достигает 700 и даже 800 лет, отмечено большое количество крупного валежа кедра разной степени разложения.

Среди обследованных кедровников с более высоким видовым богатством сосудистых растений характеризуются приледниковые, где число видов изменяется от 29 в разнотравно-ерничково-зеленомошных до 39 видов в бруснично-баданово-зеленомошных и в целом составляет 46 видов. В долинных кедровниках, как на восточном (26 видов), так и на западном (32 вида)

склоне видовое разнообразие сосудистых растений в 1.4–1.8 раза ниже. Для всех кедровников, кроме самого кедра сибирского (*Pinus sibirica*), выявлено 9 общих видов сосудистых растений: *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica*, *Aegopodium alpestre*, *Bistorta vivipara*, *Calamagrostis pavlovii*, *Cerastium pauciflorum*, *Poa sibirica*, *Pyrola incarnata* L., *Vaccinium vitis-idaea*. Для приледниковых и долинных кедровников, расположенных в верховьях одной долины, выявлено значительное число специфических видов. Наибольшее число таких видов (11) зарегистрировано в условиях северного склона в приледниковой зоне, среди них сосудистые растения: *Salix glauca*, *S. vestita* Pursh, *Carex tristis*, *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Pedicularis brachystachys* Bunge, *Poa altaica*, *Saussurea parviflora* (Poir.) DC., мхи: *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Stereodon revolutus* Mitt., напочвенные лишайники: *Cladonia degenerans* (Flörke) Spreng., *C. gracilis* (L.) Willd. (см. таблицу). В долинных кедровниках специфических видов значительно меньше, на восточном склоне их 7 – сосудистые растения: *Aconitum altaicum*, *A. leucostomum*, *Pedicularis elata* Willd., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Lupinaster pentaphyllus* Moench., мхи: *Brachythecium rivulare* Schimp., *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid.; на западном склоне – только 5 видов сосудистых растений: *Larix sibirica* Ledeb., *Salix sajanensis*, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Festuca sphagnicola*, *Pedicularis compacta* Stephan ex Willd. (см. таблицу).

Следует отметить, что в старовозрастных кедровниках отсутствуют папоротники, которые довольно часто встречаются на каменистых россыпях, молодых и старых моренах ледников Малый и Большой Актру, расположенных выше этих лесов (Гуреева, Тимошок, 2016; Gureeva, Timoshok, 2016). Папоротники не обнаружены в обследованных кедровниках ни на скалистых и каменистых субстратах, ни на почве.

Обследованные кедровники различаются не только видовым своеобразием, но и своеобразием ценотической структуры. В кедровниках приледниковой зоны на оглеенных криоземах, в зависимости от сомкнутости древесного яруса, мезорельефа и каменистости субстрата, кустарниковый ярус имеет разное развитие: от его отсутствия на вершинах и склонах каменистых грив при средней сомкнутости древесного яруса до хорошо развитого с господством *Betula rotundifolia* в понижениях мезорельефа в кедровых редирах. Обратная зависимость отмечена для развития травяно-кустарничкового яруса:

в редирах с господством *Betula rotundifolia* (60–70 % проективного покрытия) травяно-кустарничковый ярус разрежен (7–20 % проективного покрытия), тогда как на участках со средней сомкнутостью древесного яруса и отсутствующим или разреженным кустарниковым ярусом, травяно-кустарничковый ярус достигает 30–40 % проективного покрытия. В зависимости от мезорельефа и каменистости субстрата в приледниковой зоне мы наблюдаем и смену доминантов травяно-кустарничкового яруса: на каменистых гривах преобладает *Bergenia crassifolia*, на выровненных участках – *Calamagrostis pavlovii*, в понижениях мезорельефа доминирующие виды отсутствуют. Различия есть и в мохово-лишайниковом покрове: хотя во всех кедровниках этой зоны отмечено значительное участие *Hylocomium splendens*, на каменистых гривах кедровникам сопутствуют *Pleurozium schreberi* и *Stereodon revolutus*, а в редирах, расположенных в понижениях мезорельефа, – *Aulacomnium palustre* и *Dicranum spadicum*.

В отличие от приледниковых кедровников северного склона, различия в составе и структуре кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов кедровников на восточном склоне на типичных дерново-подбурях, определяются, главным образом, сомкнутостью древесного яруса. Так, в редирах доминантом кустарникового яруса является *Lonicera altaica*, травяно-кустарничкового яруса – *Calamagrostis pavlovii*; на среднесомкнутых участках кустарниковый ярус отсутствует, а в травяно-кустарничковом преобладает *Vaccinium vitis-idaea*. В условиях восточного склона значимые отличия в составе и обилии доминантов мохового яруса в редирах и на сомкнутых участках отсутствуют.

В кедровниках, произрастающих в экологических условиях западного склона, при отсутствующем или невыраженном кустарниковом ярусе наиболее значительные различия в составе и обилии доминирующих видов отмечены в травяно-кустарничковом ярусе: на пологих мелкокаменистых участках в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Calamagrostis pavlovii* и *Festuca altaica*, на среднекаменистых – *Empetrum nigrum* и *Bergenia crassifolia*, на крутых крупнокаменистых склонах коллективным доминантом являются злаки *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca sphagnicola*, *F. altaica*, *F. tristis*. В мохово-лишайниковом ярусе всех трех вариантов кедровников этого склона преобладает лишайник *Cladonia stellaris*.

Во всех обследованных кедровниках разреженность травяно-кустарничкового яруса при высокой сомкнутости кустарничкового связана, вероятно, с более низкой освещенностью под пологом кустарников. Мерзлотность не влияет на развитие травяного яруса: при отсутствии кустарничкового яруса травяно-кустарничковый развит хорошо (проективное покрытие 40 %) как на мерзлотных почвах (приледниковые кедровники), так и на почвах без мерзлоты (кедровники на восточном и западном склонах).

Как показали проведенные исследования, в ороклиматических условиях высокогорий Северо-Чуйского хребта все местообитания старовозрастных кедровников по увлажнению занимают диапазон 4-й ступени (67.0–70.0) – влажнолесные серии местообитаний, а по активному богатству почв – 2-й ступени (7.0–8.0) – серии мезотрофных местообитаний. Наибольшее увлажнение характерно для местообитаний приледниковых кедровников на северных склонах, несколько ниже оно на западном склоне; местообитания восточного склона занимают промежуточное положение. По фактору активного богатства почв различия еще менее значительны. Все местообитания по этим важнейшим экологическим факторам находятся в зоне оптимума кедровника сибирского (Тимошок и др., 2014; Timoshok et al., 2014). В целом же диапазоны изменчивости этих показателей в кедровниках, сформировавшихся на моренном чехле ледника аккемской стадии невелики. Под кедровниками на разных склонах в отличающихся условиях рельефа и микроклимата сформировались разные типы почв: в условиях северного склона – грубогумусовые оглеенные криоземы, восточного – дерново-подбуры, западного – грубокаменистые маломощные подбуры. Близкие значения диапазонов увлажнения и активного богатства почв разного типа обусловлены большим количеством осадков, высокой влажностью воздуха, большой разностью ночных и дневных температур, сопровождающейся сильной ночной конденсацией влаги (обильные росы), различными термическими условиями склонов разной ориентации, слабой сформированностью и небольшой мощностью почв на моренах аккемской стадии.

Сумма активных температур на высотах 2150–2300 м н. у. м. в верховьях р. Актру составляет 500–600 °С. Это позволяет сделать заключение о том, что кедр сибирский в этих ороклиматических условиях находится в диапазоне доминирования этого вида, показанного для гор

Южной Сибири – 350–800 °С (Поликарпов и др., 1986). Среднегодовое количество осадков (520 мм) ниже необходимого для доминирования кедровника в горах Южной Сибири (750–1350 мм и > 1500 мм), но соответствующее его экологическим требованиям (> 450 мм), относительная влажность воздуха (70 %) выше оптимальной, показанной для кедровника (45–50 %) (Поликарпов и др., 1986). Наряду с этим, спектр экологических условий местообитаний старовозрастных кедровников по факторам увлажнения и активного богатства почв входит в расчетный диапазон оптимальных условий их эдификатора – кедровника сибирского, с чем, по-видимому, и связана большая продолжительность жизни кедровника – до 570, реже до 650–730 (830) лет, и большая длительность генеративного периода – более 500 лет (Тимошок и др., 2009). Таким образом, вся совокупность благоприятных экологических факторов обуславливает устойчивое существование и многовековое развитие старовозрастных кедровников в верховьях р. Актру на верхней границе их распространения на абсолютных высотах 2160–2300 м н. у. м., в том числе и в непосредственной близости от ледников, в течение многих столетий. В климатических условиях обследованного горно-ледникового бассейна при мало различающихся показателях увлажнения и активного богатства почв, за 600-летний период на склонах разной ориентации и крутизны сформировались кедровники, значительно различающиеся по ценотической структуре, флористическому составу и обилию доминирующих видов сосудистых растений, мхов и лишайников, структуре и проективному покрытию всех подчиненных ярусов. Высокое ценотическое разнообразие старовозрастных кедровников, приуроченных к различным типам почв, определяется, прежде всего, длительностью их существования (более 600 лет) в условиях высокой мозаичности, а также – значительной пространственной и микроклиматической гетерогенностью занимаемых ими местообитаний.

Учитывая заключение Е. А. Жукова (2007) о том, что в большинстве лесных ландшафтов Алтае-Саянского региона редко встречаются только лишь отдельные экземпляры старых деревьев кедровника возрастом более 400 лет, следует констатировать, что обследованные на Северо-Чуйском хребте старовозрастные кедровники, не затронутые пожарами, охватившими Алтай во второй половине XIX в. (Сапожников, 1901), в древесном ярусе которых основное поколение кедровника сибирского достигает возраста 400 и бо-

лее лет, имеют огромное научное значение как эталоны старовозрастных девственных лесов Республики Алтай, объекты для комплексных климато-экологических исследований, индикаторы мониторинга биологического разнообразия лесов на региональном и государственном уровнях, и, в соответствии с Конвенцией ООН (1993), на экосистемном, популяционном и видовом уровнях. Необходимость их сохранения обусловлена их уникальностью, ненарушенностью и значительным возрастом деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате 23-летних исследований крайне редких в Республике Алтай старовозрастных кедровников в орочиматических условиях Северо-Чуйского хребта на абсолютных высотах 2160–2300 м н. у. м. впервые выявлены их своеобразная ценотическая структура, неоднородный видовой состав, экологическая приуроченность к моренам аккемской стадии ледника Актру. В зависимости от особенностей местообитаний – близости или удаленности от морен ледников, ориентации и крутизны склонов, типа почв, сомкнутости древесного яруса, старовозрастные кедровые леса отнесены к трем значительно различающимся группам: приледниковой на северном склоне, долинной на восточном и западном склонах. Весь спектр экологических условий местообитаний старовозрастных кедровников по термическим показателям входит в диапазон доминирования кедра сибирского, а по увлажнению и активному богатству почв – в диапазон оптимальных для этого вида значений, что и обуславливает длительное развитие кедровников на моренах аккемской стадии ледника Актру. В этих экологических условиях кедр сибирский является неизменным эдификатором лесов, которые устойчиво существуют более 600 лет, включая почти 400 лет малого ледникового периода, как в непосредственной близости от долинных ледников бассейна Актру, так и на незначительном расстоянии от них. Ценотическое своеобразие старовозрастных кедровников, сформировавшееся в ходе их длительного развития в экологических условиях северного, восточного и западного склонов, проявляется в значительных отличиях состава и обилия доминирующих видов кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Сохранение старовозрастных кедровников в ненарушенном состоянии важно для будущих климато-экологических исследований, что

обуславливает необходимость включения описаний этих лесов в следующие издания «Зеленой книги Сибири» и «Зеленой книги России».

Исследование выполнено в рамках бюджетного проекта СО РАН № FWRG-2021-0003 Института мониторинга климатических и экологических систем и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FSWM-2020-0019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бочаров А. Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата // Вестн. Том. гос. ун-та. 2011. № 352. С. 203–206.
- Вельмовский П. В., Чибилёв А. А. Проблема сохранения старовозрастных реликтовых сосняков Бузулукского бора в связи с разработкой нефтяных месторождений // Юг России: экология, развитие. 2019. Т. 14. № 2. С. 59–69.
- Гуреева И. И., Тимошок Е. Е. Папоротники в современной перигляциальной зоне Центрального Алтая // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 9. № 1. С. 24–37.
- Данченко А. М., Бех И. А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Том. гос. ун-т, 2010. 424 с.
- Давыдов В. В., Тимошок Е. Е. Формирование почв на молодых моренах в бассейне Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Сиб. экол. журн. 2010. Т. 3. № 3. С. 505–514.
- Душкин М. А. Многолетние колебания ледников Актру и условия развития молодых морен // Гляциология Алтая. 1965. Т. 4. С. 83–101.
- Жуков Е. А. Старые деревья как часть системы наблюдений за климатическими изменениями в Алтае-Саянском регионе // Вычисл. технол. 2007. Т. 11. № 2. С. 109–114.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. филиала им. В. Л. Комарова. Сер. бот. 1956. № 2 (4). С. 3–262.
- Комин Г. Е. О терминологии в теории лесообразовательного процесса // Лесоведение. 2017. № 6. С. 457–463.
- Конвенция ООН о биологическом разнообразии. UN Environ. Program., 1993. https://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/biodiv.shtml
- Крылов А. Г., Речан С. П. Лесорастительное районирование и типы леса // Леса Горного Алтая. М.: Наука, 1965. С. 28–144.
- Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 216 с.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.

- Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеиздат, 1987. 120 с.
- Линдхольм Г. Сохранение старовозрастных лесов в Финляндии // Коренные леса таежной зоны Европы: Современное состояние и проблемы сохранения: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф., Петрозаводск, 06–08 июля 1999 г. Петрозаводск: СДВ-ОПТИМА, 1999. С. 32–33.
- Окишев П. А., Адаменко М. Ф., Нарожный Ю. К. Динамика ледников и климата в горах Южной Сибири // Региональный мониторинг атмосферы. Ч. 4: Природно-климатические изменения. Томск: РАСКО, 2000. С. 164–199.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 225 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во сельскохоз. лит-ры, 1956. 472 с.
- Сапожников В. В. Катунь и её истоки: путешествия 1897–1899 годов. Томск: Паровая типография П. И. Макушина, 1901. 271 с.
- Севастьянов В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1998. 201 с.
- Система особо охраняемых природных территорий Алтае-Саянского экорегиона. Кемерово: Азия, 2001. 176 с.
- Титы лесов гор Южной Сибири / В. Н. Смагин, С. А. Ильинская, Д. И. Назимова и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 333 с.
- Эколого-экономическое обоснование национального парка «Кутса»: отчет о НИР по гос. контракту № 003-98 от 25 мая 1998 г. Апатиты, 2000. 261 с.
- Angelstam P., Andersson K., Axelsson R., Elbakidze M., Jons-son B. G., Roberge J.-M. Protecting forest areas for biodiversity in Sweden 1991–2010: the policy implementation process and outcomes on the ground // *Silva Fenn.* 2011. V. 45. N. 5. P. 1111–1133.
- Davydov V. V., Timoshok E. E. Forming of soils on young moraines in the basin of the Aktru glacier (Central Altai, North-Chuya Ridge // *Contemp. Probl. Ecol.* 2010. V. 3. N. 3. P. 356–362 (Original Rus. text © V. V. Davydov, E. E. Timoshok, 2010, publ. in *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal.* 2010. V. 17. N. 3. P. 505–514).
- Gureeva I. I., Timoshok E. E. Ferns in the present-day periglacial zone of the Central Altai // *Contemp. Probl. Ecol.* 2016. V. 9. N. 1. P. 18–28 (Original Rus. text © I. I. Gureeva, E. E. Timoshok, 2016, publ. in *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal.* 2016. V. 9. N. 1. P. 24–37).
- Peterken G. F. Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996. 518 p.
- Pullin A. S. Conservation biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. 333 p.
- Smirnova O. V., Bobrovsky M. V., Khanina L. G., Smirnov V. E., Glukhova E. M. Old-growth spruce-fir forests in the plain area of the Komi Republic // *Rus. J. Ecosyst. Ecol.* 2018. V. 3. N. 4.
- Timoshok E. E., Nikolaeva S. A., Timoshok E. N., Savchuk D. A., Filimonova E. O., Rayskaya Yu. G., Skorokhodov S. N., Belova M. N., Bocharov A. Yu. Environmental monitoring of the autotrophic section of terrestrial ecosystems in the Severo-Chuisky glaciation center (Central Russian Altai mountains) // *Contemp. Probl. Ecol.* 2022. V. 15. N. 3. P. 201–211 (Original Rus. text © E. E. Timoshok, S. A. Nikolaeva, E. N. Timoshok, D. A. Savchuk, E. O. Filimonova, Yu. G. Rayskaya, S. N. Skorokhodov, M. N. Belova, A. Yu. Bocharov, 2022, publ. in *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal.* 2022. V. 29. N. 3. P. 249–262).
- Timoshok E. E., Timoshok E. N., Skorokhodov S. N. Ecology of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) in the Altai Mountain glacial basins // *Rus. J. Ecol.* 2014. V. 45. N. 3. P. 194–200 (Original Rus. text © E. E. Timoshok, E. N. Timoshok, S. N. Skorokhodov, 2014, publ. in *Ekologiya.* 2014. N.

COMPOSITION, STRUCTURE AND ECOLOGICAL FEATURES OF HIGH-MOUNTAIN OLD-GROWTH SIBERIAN STONE PINE FORESTS OF THE NORTH CHUYA RANGE

E. E. Timoshok¹, E. N. Timoshok¹, I. I. Gureeva²

¹*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch, Russian Academy of Science
Prospekt Akademicheskij, 10/3, Tomsk, 634055, Russian Federation*

²*National Research Tomsk State University
Prospekt Lenina, 36, Tomsk, 634050, Russian Federation*

E-mail: timoshokee@mail.ru, ten80@mail.ru, gureyeva@yandex.ru

The results of 23-year study of the species composition, vertical and horizontal structure, and ecological characteristics of old-growth high-mountain Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) forests survived in the valley of the Aktru River (North-Chuysky Range, Republic of Altai) at altitudes of 2160–2300 m above sea level and not exposed to human impact and fires throughout their existence are presented. The studies were carried out on ecological profiles laid on the northern, western and eastern slopes of the Aktru River valley. For the ecological assessment of habitats, the method of standard ecological scales by L. G. Ramensky – I. A. Tsatsenkin, implemented in the IBIS software were used. In total, eight variants of old-growth *P. sibirica* forests were identified on the territory of the Aktru mountain-glacial basin, characterized by significant differences in the composition and structure of the shrub layer and ground cover: three variants in the periglacial zone on the northern slope, two variants on the eastern slope and three variants on the western one. The richest species composition of vascular plants, mosses and lichens, is characteristic of the periglacial *P. sibirica* forests on the northern slope: 46 species of vascular plants, nine species of mosses and five species of ground lichens occur here; in the western slope forests, 32 species of vascular plants, six species of mosses and three species of lichens were found; on the eastern slope, 26 species of vascular plants and 8 species of mosses were discovered. In total, 104 species of vascular plants were identified in the composition of old-growth *P. sibirica* forests. The main generation of the trees of *P. sibirica* is over 400 years old. Despite being confined to different types of soils (cryozems, thin podburs, soddy podburs), forests are characterized by a narrow range of moisture (4 grades) and active soil richness (2 grades). The studied forests are of high scientific importance for understanding the formation and functioning of high-mountain forests. The necessity to preserve these forests is due to their rarity, undisturbed and significant age of the trees.

Keywords: *high-mountain old-growth Siberian stone pine forests, species diversity, cenotic structure, ecological scales, Altai-Sayan mountain system.*

How to cite: *Timoshok E. E., Timoshok E. N., Gureeva I. I. Composition, structure and ecological features of high-mountain old-growth Siberian stone pine forests of the North Chuya Range // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 11–22 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 582.475-145:581.132.1 (470.1- 924.82)

ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ФИТОМАССЫ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА СМЕШАННОГО ЛЕСА В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Д. А. Полосухина^{1,2}, Д. В. Трусов^{1,2}, С. В. Титов¹, А. С. Прокушкин^{1,2}¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28² Сибирский федеральный университет 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

E-mail: polosukhina@ksc.krasn.ru, trusovd13@gmail.com, titov-sergey@mail.ru, prokushkin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 21.12.2023 г.

Происходящие изменения климата в бореальной зоне оказывают влияние на углероддепонирующую способность лесных экосистем. Экологические условия и таксономическое разнообразие растительного покрова биогеоценозов определяют актуальность исследования фракционного состава их фитомассы и пигментного комплекса в устойчивости и регуляции активности фотосинтетического аппарата. Живой напочвенный покров, как правило, недооценивается или исключается при оценках лесной фитомассы в связи с отсутствием стандартных уравнений. В настоящем исследовании для смешанного леса средней тайги проведена оценка запаса надземной фитомассы и разработан набор аллометрических уравнений у широко распространённых видов, произрастающих в смешанном лесу средней тайги: линнея северная (*Linnaea borealis* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), голубика обыкновенная (*V. uliginosum* L.), брусника обыкновенная (*V. vitis-idaea* L.). Наибольшей встречаемостью в лесном биогеоценозе (60 %) характеризуется брусника. Доминантфом яруса выступает черника обыкновенная, запас которой составляет 21.2 ± 52.8 г/м². Соотношение среднего запаса листовой фитомассы к древесной колеблется от 0.08 ± 0.17 для черники обыкновенной до 0.73 ± 1.04 для брусники. Определены индекс листовой поверхности и концентрация основных фотосинтетических пигментов у преобладающих видов в кустарничковом ярусе растительности. Индекс варьировал от 0.027 ± 0.062 м²/м² для черники обыкновенной до 0.097 ± 0.077 м²/м² для багульника болотного. В смешанном биогеоценозе среднетаежной зоны наибольшее количество хлорофиллов и каротиноидов обнаружено в листьях голубики, а наименьшее – брусники. Фотосинтетический аппарат изучаемых видов характеризуется довольно стабильным накоплением фотосинтетических пигментов, относящихся к светособирающему комплексу.

Ключевые слова: кустарнички, смешанный лес, средняя тайга, запас надземной фитомассы, индекс листовой поверхности, хлорофиллы, каротиноиды.

DOI: 10.15372/SJFS20240403

ВВЕДЕНИЕ

Бореальные леса играют значительную роль в глобальном углеродном цикле вследствие депонирования углекислого газа (CO₂) из атмосферы в биомассу и почву, что в значительной степени способствует смягчению последствий антропогенных эмиссий парниковых газов (Subke, Tenhunen, 2004; Crowther et al., 2016; Reichl et al., 2023).

Оценка запасов надземной фитомассы (НФМ) дает важную информацию о круговороте углерода и питательных веществ на уровне экосистем и используется при составлении кадастров поглощений парниковых газов. Точные измерения НФМ в экосистемах необходимы для совершенствования существующих региональных и глобальных моделей растительности, которые, в частности, определяются НФМ (Scheiter et al., 2013; Martin et al., 2014). Однако крупным источ-

ником неопределенности в количественной оценке запасов углерода является отсутствие стандартных моделей для преобразования индивидуальных измерений древесных растений при учете фитомассы (Temesgen et al., 2015).

Структура фитомассы лесных биогеоценозов и ее отдельные показатели различаются как у разных древесных пород, так и у представителей подчиненных ярусов растительности. Отмечается значительное варьирование фитомассы и ее структуры в зависимости от климатических и почвенных условий, возраста, уровня продуктивности и общего запаса древостоев. Прямое измерение структуры фитомассы трудоемко и проводится либо деструктивным методом (рубка модельных деревьев, разделение на фракции, высушивание образцов и взвешивание) (Liang, 2022), либо наземным, или дистанционным, лидарным сканированием (Gleason, Im, 2012). Запасы надземной фитомассы и углерода древостоев, а также ряд конверсионных коэффициентов определяются далее на основе полученных аллометрических уравнений (Schepaschenko et al., 2018; Duncanson et al., 2019). Практическое применение знаний о структуре живой фитомассы – ее оценка для национальной отчетности в Секретариат Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК).

Несмотря на то, что аллометрические уравнения первоначально требуют деструктивного отбора образцов, в дальнейшем эти уравнения могут быть использованы как неразрушающий метод для оценки запасов НФМ и углерода (Cornet et al., 2015; Roxburgh et al., 2015). Способ определения фитомассы без нарушения почвенного покрова особенно важен в местах регулярного мониторинга запасов и обменных потоков углерода, в том числе методом турбулентных пульсаций (Eddy covariance) (Burba, Anderson, 2010).

В настоящее время глобальные модели включают диаметр ствола на высоте груди (т. е. 1.3 м от уровня земли) в качестве переменной-предиктора НФМ для особей древостоев, которые часто представлены одним стволом (Brown, 2002). В российской национальной Методике количественного определения поглощений парниковых газов учитывается высота дерева, для подчиненных ярусов древесной растительности диаметр ствола на высоте груди не учитывается, используется только высота (Приложение..., 2022).

Пулы фитомассы древостоев в лесных экосистемах изучены достаточно полно, тогда как фи-

томасса кустарникового и кустарничкового ярусов оценивается крайне редко (Dickinson, Zenner, 2010; Усольцев и др., 2023). При этом некоторые авторы (Conti et al., 2019) отмечают наличие у кустарничков большой площади фотосинтетической поверхности по сравнению с лесообразующими породами, что может предполагать их большую продуктивность на единицу массы и поверхности листа (Götmark et al., 2016). Вересковые карликовые кустарнички повсеместно распространены в бореальном биоме и вносят от 3 до 61 % в чистую первичную продуктивность биогеоценозов (Kulmala et al., 2011; Wardle et al., 2012; Ikawa et al., 2015). Они обеспечивают экосистемные услуги за счет увеличения фитомассы экосистем (Dyderski, Jagodziński, 2021), способствуют снижению эрозии почвы (Castro-Díez et al., 2019) и образуют легкоминерализуемую подстилку, влияющую на круговорот питательных веществ (Horodecki, Jagodziński, 2017).

Характеристики фотосинтетического аппарата, такие как запас фотосинтезирующей фитомассы, ее листовая поверхность, а также содержание фотосинтетических пигментов, отражают способность растения поглощать свет и соответственно продуцировать фитомассу при фотоассимиляции CO₂ атмосферы (Bussotti, Pollastrini, 2015). Изучение этих составляющих способствует пониманию функциональной экологии растений разных компонентов лесных ценозов (Kaitaniemi, Lintunen, 2010).

Цель исследования заключалась в определении структурно-функциональной организации фитомассы кустарничкового яруса смешанного леса подзоны средней тайги в зоне охвата станции высотной мачты ZOTTO.

В работе решались следующие задачи:

- количественная оценка запасов надземной фитомассы и разработка аллометрических моделей, учитывающих ее фракционный состав;
- определение индекса листовой поверхности;
- измерение концентрации и запасов фотосинтетических пигментов у доминантных видов кустарничков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район и объекты исследования. Изучаемая территория расположена в южной части Туруханского района Красноярского края, в зоне охвата станции высотной мачты ZOTTO (60.72° с. ш., 89.13° в. д.) (Zotino..., 2024). Сред-

негодовая температура воздуха $-3.3\text{ }^{\circ}\text{C}$; среднегодовое количество осадков 558 мм (Махныкина и др., 2020; Makhnykina et al., 2020; Park et al., 2021). Типичными почвами данного региона являются подзолы иллювиально-железистые (Думов et al., 2022). Подробное описание лесорастительных условий представлено в множестве работ (Панов и др., 2009; Трефилова и др., 2011; Климченко и др., 2011; Карпенко и др., 2022).

Настоящее исследование проводилось в 40-летнем смешанном типе леса – формула 5Б3С2Ос+П (Koshurnikova et al., 2015), восстановившемся после сплошной рубки. В древостое представлены все основные лиственные и хвойные лесобразующие породы Сибири: береза повислая (*Betula pendula* Roth), осина (*Populus tremula* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour), ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) N. Karst.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). В кустарничковом ярусе встречаются рябина сибирская (*Sorbus sibirica* L.), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.) и ольховник кустарничковый (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar).

Обильно представлен травяно-кустарничковый ярус, проективное покрытие которого достигает 70 %. Основными доминантами выступают виды вечнозеленых – брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), листопадных – голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), черника обыкновенная (*V. Myrtillos* L.), водяника черная (*Empetrum nigrum* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), и кустарничков. Мохово-лишайниковый покров представлен перьевыми мхами – плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.), дикранум метловидный (*Dicranum scoparium* (Hedw.), и лишайниками – кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda), к. оленья (*C. rangiferina* (L.) F. N. Wigg.), цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.)).

На поверхности мохово-лишайникового яруса проводилась регистрация освещенности (lux) и температуры с помощью логгера Hobo Pendant MX Temp/light (США).

В работе исследованы все виды кустарничкового яруса, представленные в выбранном смешанном типе леса: брусника, багульник болотный, голубика, черника обыкновенная, водяника черная, линнея северная.

Оценка запасов фитомассы и регрессионные (аллометрические) модели/уравнения.

Встречаемость каждого вида рассчитывалась по следующему уравнению (Polosukhina et al., 2020):

$$B = \frac{N_{\text{уч}}}{N_{\text{общ}}} \times 100 \%, \quad (1)$$

где B – встречаемость, $N_{\text{уч}}$ – число учетных площадок, на которых отмечен вид, $N_{\text{общ}}$ – общее число учетных площадок.

Запасы фитомассы кустарничков определяли методом укосов на 40 учетных площадках ($S = 400\text{ см}^2$), заложенных на расстоянии не менее 5 м друга от друга. Для оценки морфометрических характеристик (высота, диаметр стволика) кустарничков было отобрано не менее 100 модельных растений каждого исследуемого вида (нарастающим итогом, начиная с первой учетной площадки). Фитомасса фракций каждого из модельных растений (листья, ветви и стебли) получена взвешиванием после высушивания при температуре $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ (точность определения массы до 0.005 г).

Далее проводился расчет аллометрических уравнений для каждого вида:

$$M = a X^b, \quad (2)$$

где M – масса фракции (листья, ветки и стволы), X – высота или диаметр стеблей у корневой шейки в см, a и b – коэффициенты аллометрического уравнения для фракций наземной фитомассы.

Для сравнения точности полученных аллометрических уравнений был использован статистический анализ, а именно коэффициент детерминации (R^2) и среднеквадратичная стандартная ошибка (Root Mean Square Error), рассчитанная по уравнению

$$\text{RMSE} = \sqrt{\sum_{j=1}^N \frac{1}{N} (X_{\text{obs}} - X_{\text{est}})^2}, \quad (3)$$

где X_{obs} – наблюдаемая величина (масса); X_{est} – расчетная величина (масса), N – выборка.

Пространственная вариация рассчитывалась как

$$CV = \frac{SD}{M} \times 100 \%, \quad (4)$$

где CV – коэффициент вариации, SD – стандартное отклонение, M – среднее значение.

Определение функциональных признаков листьев. Площадь листовой поверхности листьев ($n = 50\text{--}70$ шт. в трех повторностях) каждого

исследуемого вида измеряли с помощью анализа сканированного изображения (300 dpi) сразу после отбора, используя программу ImageG (Rueden, Elceiri, 2017). Измерения проводились в период максимального развития фитомассы в середине вегетационного сезона (июль).

Удельную площадь листа (УПЛ или SLA, specific leaf area) рассчитывали как отношение площади листьев к их сухой массе; удельную листовую массу (УЛМ или LMA, leaf mass per area) – как отношение массы листьев к площади их поверхности; индекс листовой поверхности (ИЛП, или LAI, leaf area index) – как отношение площади листьев к площади поверхности участка (Уткин и др., 2008).

Экстракция и содержание фотосинтетических пигментов. Для экстракции пигментов использовали навеску из не менее 10 функционально активных листьев (150–200 мг сырой массы) 3–5 отдельных растений.

Процедура экстракции проводилась непосредственно после сбора образцов листьев. В пробирку объемом 20 мл с навеской растительного материала добавляли 10 мл диметилсульфоксида (ДМСО), помещали в водяную баню 5drops-2S (UED Group, Россия) и инкубировали в течение 2 ч при 65 °С согласно методике J. D. Barnes и соавт. (1992). Полученные экстракты помещали во флаконы темного стекла и хранили в холодильнике при 4 °С до проведения анализа.

Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически, без разделения в течение менее 10 дней после экстрагирования, как рекомендовано А. R. Wellburn (1994) и Н. К. Lichtenthaler с соавт. (2007). Концентрация пигментов в экстрактах получена на основе анализа спектров поглощения с использованием спектрофотометра VarianCary 100 (AgilentCorp., США). Спектры записывали в диапазоне 350–700 нм, с шагом 1 нм. Содержание хлорофиллов (Хл.) и суммы каротиноидов (Кар.) рассчитывали по уравнениям (Wellburn, 1994)

$$C_a = 12.47 \times A_{665} - 3.62 \times A_{649}, \quad (5)$$

$$C_b = 25.06 \times A_{649} - 6.5 \times A_{665}, \quad (6)$$

$$C_{x+c} = (1000 \times A_{480} - 1.29C_a - 53.78C_b) / 220, \quad (7)$$

где C_a , C_b и C_{x+c} – массовые концентрации Хл. а, Хл. b и Кар. в растворе с ДМСО соответственно, мг/см³; A_{480} , A_{649} , A_{665} – оптическая плотность раствора при длине волны 480, 665 и 649 нм соответственно.

Полученные концентрации фотосинтетических пигментов пересчитаны на абсолютно сухую массу и далее приведены, как и все расчетные величины, в формате среднего арифметического ± стандартное отклонение. Описательная статистика проведена на основе всех имеющихся значений для каждого вида. Статистическую значимость оценивали при уровне $p < 0.05$.

На основании полученных данных по запасам фитомассы листьев и содержания фотосинтетических пигментов рассчитан проективный запас хлорофиллов и каротиноидов кустарничкового яруса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Встречаемость видов кустарничкового яруса в исследованном фитоценозе составила: брусники – 60 %, багульника болотного – 45 %, голубики – 45 %, черники обыкновенной – 42.5 %, линнеи северной – 42.5 %.

Запасы фитомассы и регрессионные (аллометрические) модели/уравнения. Средние запасы фитомассы кустарничкового яруса для каждого вида в исследованном смешанном древостое варьировали от 3.0 ± 5.3 г/м² для линнеи северной до 37.9 ± 56.3 г/м² для багульника болотного (табл. 1).

Запас общей надземной фитомассы кустарничкового яруса в этом насаждении варьировал по учетным площадкам от 17.4 до 611.9 г/м² и в среднем составил 106.2 ± 110.5 г/м². Значения запаса травяно-кустарничкового яруса для среднетаежных сосняков Сибири, приведенные Г. А. Ивановой и соавт. (2014), составляли от 22 ± 7 до 68 ± 8 г/м² при доминирующем вкладе кустарничков (> 90 %).

При сравнении морфометрических характеристик видов кустарничков выявлено, что наибольшей средней высотой характеризуется голубика (30.2 см), при этом ее минимальная высота составляла 8.7 см, а максимальная – 74.3 см. Также она обладает наибольшим средним диаметром у корневой шейки (0.28 см) при минимальном диаметре 0.10 см и максимальном 0.69 см. Наименьшей средней высотой (длиной побега) (13.6 см) обладает линнея северная – минимальная 4.2 см и максимальная – 25.7 см. Линнея северная также имеет и наименьший средний диаметр у корневой шейки (0.09 см) при минимальном диаметре 0.02 см и максимальном 0.13 см.

Таблица 1. Морфометрические характеристики, фракционный и общий запас надземной фитомассы кустарничкового яруса в смешанном лесу

Вид	Значение	Высота	Диаметр	Фитомасса, г/м ²		
		см		общая надземная	древесных органов	листьев
Линнея северная*	Макс.	25.7	0.13	17.4	9.2	9.5
	Мин.	4.2	0.02	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	13.6 ± 5.7	0.09 ± 0.02	3.0 ± 5.3	1.4 ± 2.6	1.6 ± 2.7
	Медиана	12.2	0.09			
Багульник болотный	Макс.	73.5	0.50	213.3	143.9	69.4
	Мин.	4.3	0.05	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	28.4 ± 14.7	0.20 ± 0.10	37.9 ± 56.3	28.0 ± 41.4	10.0 ± 15.9
	Медиана	25.3	0.20			
Черника обыкновенная	Макс.	52.5	0.52	506.3	458.6	47.7
	Мин.	6.7	0.09	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	20.2 ± 10.3	0.21 ± 0.09	21.1 ± 80.7	19.0 ± 73.2	2.0 ± 7.6
	Медиана	17.6	0.20			
Брусника	Макс.	30.7	0.32	47.3	26.8	22.3
	Мин.	4.2	0.06	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	14.6 ± 5.4	0.10 ± 0.04	8.8 ± 21.3	4.3 ± 6.2	4.5 ± 6.5
	Медиана	14.0	0.10			
Голубика	Макс.	74.3	69	280.3	240.3	40.0
	Мин.	8.7	0.10	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	30.2 ± 12.3	0.30 ± 0.11	35.4 ± 58.1	29.8 ± 49.4	5.5 ± 8.9
	Медиана	29.8	0.25			

* Длина побега.

Соотношение среднего запаса листовой фитомассы к стволу для черники обыкновенной составляет 0.08 ± 0.17 , голубики – 0.10 ± 0.15 , багульника болотного – 0.19 ± 0.32 , линнеи северной – 0.54 ± 0.77 , брусники – 0.73 ± 1.04 . Таким образом, у черники обыкновенной, голубики, багульника болотного преобладала фитомасса древесных органов, а у линнеи северной и брусники – фитомасса листьев. При этом наибольшей средней фитомассой древесных органов характеризуется голубика – 29.8 ± 49.4 г/м², а наибольшей средней фитомассой листьев – багульник болотный – 10.0 ± 15.9 г/м². Наименьшую среднюю фитомассу древесных органов и листьев имеет линнея северная – 1.4 ± 2.6 и 1.0 ± 2.1 г/м² соответственно.

В результате построения зависимости фитомассы в абсолютно сухом состоянии от высоты и диаметра отобранных растений были получены коэффициенты аллометрических уравнений для всех пяти видов кустарничков по фракциям их фитомассы (рис. 1, табл. 2).

Наибольшим значением коэффициента детерминации (R^2) характеризуется зависимость, полученная от высоты растений. Вместе с тем,

исходя из рассчитанной среднеквадратичной стандартной ошибки (RMSE) от наблюдаемой и прогнозируемой на основе аллометрического уравнения фракций фитомассы, наиболее значимой зависимостью от высоты растения характеризовались брусника, линнея северная, тогда как багульник болотный, голубика и черника обыкновенная – зависимостью от диаметра у корневой шейки. Полученные закономерности свидетельствуют, что фитомасса ветвящихся видов наиболее адекватно описывается зависимостью от диаметра ($p < 0.001$), а для видов со слабым ветвлением – от высоты ($p < 0.001$).

На основе полученных аллометрических уравнений проведены оценки запасов надземной фитомассы всех представителей кустарничкового яруса на учетных площадках и их сравнение с прямыми измерениями их запасов, полученных методом укусов (рис. 2).

Смоделированные запасы фитомассы, рассчитанные как с использованием высоты, так и диаметра растений, характеризуются сильной корреляцией с измеренными на учетных площадках: для общей надземной фитомассы – $r = 0.95$ ($p < 0.001$) и 0.97 ($p < 0.001$), для

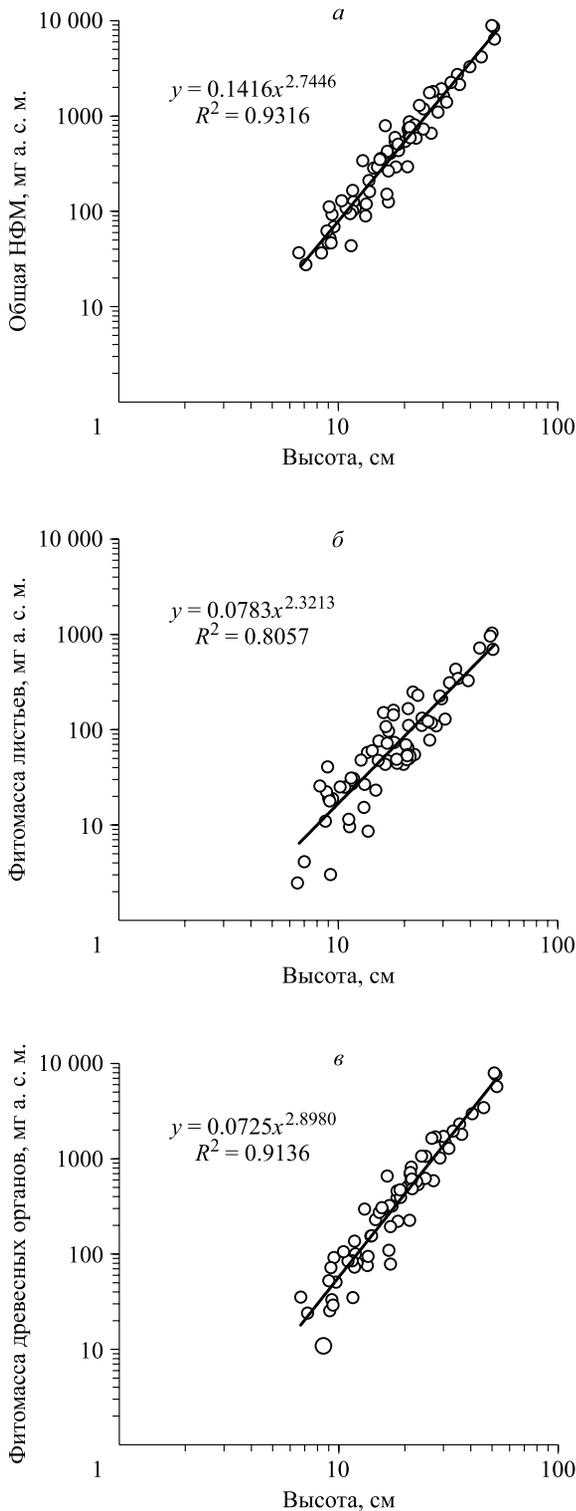


Рис. 1. Зависимость фитомассы в абсолютно сухом состоянии по фракционному составу кустарничков черники обыкновенной от высоты. *а* – для общей надземной фитомассы (НФМ), *б* – для листьев, *в* – для древесных органов.

Таблица 2. Параметры аллометрических уравнений вида $M = aX^b$, полученные в зависимости от высоты (числитель, масса, мг) и диаметра у корневой шейки (знаменатель, масса, г) для отдельных видов кустарничкового яруса в смешанном лесу

Константы уравнения и его параметры	Фитомасса		
	общая надземная	древесных органов	листьев
Линнея северная*			
<i>a</i>	4.671	1.0711	3.8313
	19.889	22.304	5.4466
<i>b</i>	1.0461	1.2753	0.9051
	2.426	2.795	2.171
R^2	0.76	0.78	0.61
	0.60	0.53	0.45
RMSE	2.15	0.84	1.59
	3.35	1.44	1.99
Багульник болотный			
<i>a</i>	0.3807	0.1262	0.3143
	32.652	26.29	7.2498
<i>b</i>	2.2086	2.4215	1.9077
	2.7297	2.8381	2.5379
R^2	0.93	0.91	0.87
	0.91	0.89	0.87
RMSE	34.39	21.90	12.68
	25.99	19.31	9.96
Черника обыкновенная			
<i>a</i>	0.1416	0.0725	0.0783
	72.615	81.35	8.0332
<i>b</i>	2.7446	2.8980	2.3213
	3.1437	3.3146	2.8446
R^2	0.93	0.91	0.81
	0.86	0.86	0.76
RMSE	36.43	22.37	6.30
	32.99	28.36	6.35
Брусника			
<i>a</i>	0.6366	0.2949	0.2595
	256.43	209.83	101.96
<i>b</i>	2.076	2.0663	2.1764
	3.5947	3.8408	3.5083
R^2	0.90	0.91	0.80
	0.66	0.63	0.53
RMSE	5.92	2.97	5.42
	19.22	11.33	9.24
Голубика			
<i>a</i>	0.4691	0.2411	0.4722
	15.482	14.168	1.6992
<i>b</i>	2.1932	2.3276	1.6699
	2.1498	2.2508	1.7622
R^2	0.92	0.91	0.81
	0.86	0.85	0.81
RMSE	30.75	28.60	6.00
	26.44	21.16	5.98

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации; RMSE – среднеквадратичная стандартная ошибка. * Длина побега.

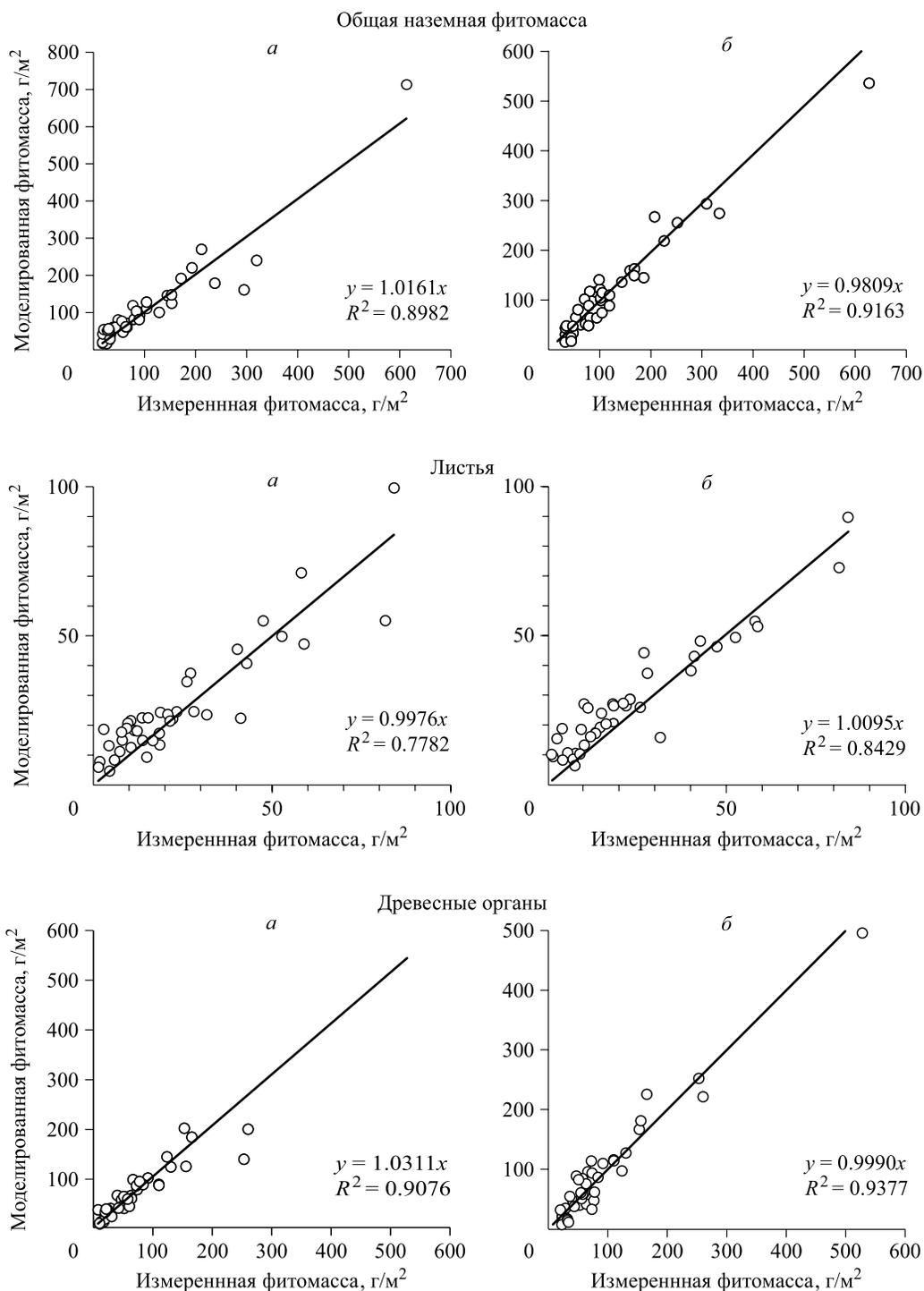


Рис. 2. Соотношение смоделированных данных запаса фитомассы кустарничков и ее фракционного состава с фактическими значениями на учетной площадке.

а – высота; б – диаметр.

древесных органов – $r = 0.95$ ($p < 0.001$) и 0.97 ($p < 0.001$), для листьев – $r = 0.91$ ($p < 0.001$) и 0.95 ($p < 0.001$) соответственно, при использовании в аллометрических уравнениях высоты и диаметра.

Функциональные признаки листьев. Эколого-морфологические признаки листа влияют

на стратегию растений и отражают их адаптацию к среде (Лидер и др., 2016). Виды с более крупными листьями имеют большую удельную площадь (Шидаков, Онипченко, 2007), хотя в пределах отдельных видов зависимость противоположная (Ахметжанова и др., 2011; Akhmetzhanova et al., 2011). В изучаемом сме-

Таблица 3. Функциональные признаки листьев основных доминантов кустарничков смешанного леса Средней Сибири

Вид	Значение	Площадь листьев, см ²	Удельная площадь листа, см ² /г	Индекс листовой поверхности, м ² /м ²
Линнея северная	Макс.	61.1	68.9	0.075
	Мин.	60.1	60.4	0.003
	Среднее ± ст. откл.	60.5 ± 0.5	65.8 ± 4.7	0.030 ± 0.025
	Медиана	60.3	68.1	0.029
Багульник болотный	Макс.	64.7	44.5	0.304
	Мин.	63.0	42.7	0.003
	Среднее ± ст. откл.	64.0 ± 0.9	43.8 ± 0.9	0.097 ± 0.077
	Медиана	64.4	44.1	0.087
Черника обыкновенная	Макс.	57.1	54.8	0.257
	Мин.	56.1	52.7	0.001
	Среднее ± ст. откл.	56.5 ± 0.6	53.9 ± 1.1	0.027 ± 0.062
	Медиана	56.1	54.4	0.008
Брусника	Макс.	79.9	50.0	0.108
	Мин.	70.081	46.6	0.002
	Среднее ± ст. откл.	74.4 ± 5.0	48.6 ± 1.8	0.037 ± 0.033
	Медиана	73.1	49.3	0.024
Голубика	Макс.	60.8	64.9	0.250
	Мин.	60.7	59.0	0.002
	Среднее ± ст. откл.	60.8 ± 0.1	62.4 ± 3.0	0.077 ± 0.060
	Медиана	60.8	63.4	0.063

шанном лесу наибольшая УПЛ у линнеи северной – 65.8 ± 4.7 см²/г и наименьшая – у багульника – 43.8 ± 0.9 см²/г (табл. 3).

Полученные результаты близки к значениям, приводимым Р. А. Moore с соавт. (2022) для экосистем высоких широт Сенейского национального заповедника (Мичиган, США). Так, для кустарничков кальмии многолистной (*Kalmia polifolia* Wengenh.) и голубики узколистной (*V. angustifolium* Aiton) удельная площадь листа составила 122.0 ± 1.8 и 62.4 ± 3.1 см²/г соответственно. В смешанном биогеоценозе среднетаежной зоны Скандинавии удельная площадь листьев брусники составляет 48.7 ± 1.8 см²/г (Wijk et al., 2005), в арктических тундрах она возрастает до 53 – 65 см²/г (Абиско, Швеция), для альпийского пояса Кавказа приводится существенно более высокое значение – 104 см²/г (Шидаков, Онопченко, 2007). Сходные значения УПЛ отмечены и для водяники черной: в смешанном лесу среднетаежной подзоны Средней Сибири они составили 65.8 ± 4.6 см²/г, в арктических тундрах – 41 см²/г (Wijk et al., 2005), а в альпийском поясе Кавказа – 84 см²/г (Шидаков, 2009), в высокопродуктивных широколиственных лесах Китая – 140 – 180 см²/г (Ishihara, Niura, 2011). Таким образом, УПЛ кустарничкового яруса в лесных биогеоценозах имеет свою видоспе-

цифичность, а также определяется влиянием внешних экологических условий произрастания видов и, в частности, различиями в доступности ФАР в экотопах.

Удельная площадь листьев влияет на скорость фотосинтеза и транспирации растений, поэтому ИЛП является одним из наиболее важных показателей при моделировании фотосинтеза экосистем, эвапотранспирации и микроклимата (Weiss et al., 2004). В исследуемом типе леса видовая принадлежность имеет значимое влияние на индекс листовой поверхности ($p = 0.002$), однако ИЛП достоверно не отличается между видами, относящимся к листопадным и вечнозеленым жизненным формам. Относительно высокие значения ИЛП присущи багульнику болотному и голубике, имеющим большую высоту в сравнении с брусникой, черникой обыкновенной, линнеей северной и водяникой черной, что может обуславливать получение ими большего количества ФАР в биогеоценозе и конкурентное преимущество в растительном сообществе смешанного леса.

Суммарно для кустарничкового яруса смешанного ценоза ИЛП составил 0.268 ± 0.256 м²/м². У вечнозеленых растений показатель соответствует 0.037 ± 0.033 м²/м² для брусники и 0.097 ± 0.077 м²/м² для багульника болотного

(табл. 3). Среди листопадных видов наименьшими ИЛП характеризуются черника обыкновенная – $0.027 \pm 0.062 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и линнея северная – $0.030 \pm 0.025 \text{ м}^2/\text{м}^2$, наибольшим голубика – $0.077 \pm 0.060 \text{ м}^2/\text{м}^2$.

Полученные нами данные согласуются с приводимыми для Северной Финляндии, где ИЛП вечнозеленых кустарничков составляло $0.13 \pm 0.15 \text{ м}^2/\text{м}^2$, а у листопадных – $0.04 \pm 0.12 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Räsänen et al., 2020). Для кустарничков открытых омбротрофных болот Канады приводятся существенно более высокие ИЛП – от $0.82 \pm 0.30 \text{ м}^2/\text{м}^2$ в мочажине до $2.18 \pm 0.28 \text{ м}^2/\text{м}^2$ на грядах (Sonntag et al., 2007). Не менее высокие их значения отмечены для кустарничкового яруса болот Сенейского национального заповедника (Мичиган, США): $2.02 \text{ м}^2/\text{м}^2$ на буграх и $1.79 \text{ м}^2/\text{м}^2$ в мочажинах (Moore et al., 2022), в экосистемах тундр Северной Швеции данный показатель для водяники черной соответствовал $1.13 \pm 0.41 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Azevedo et al., 2021), для голубики – $0.1\text{--}0.5 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и водяники гермафродитной (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup) – $0.25\text{--}1.00 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Spadavecchia et al., 2008), а в кустарничковой тундре Сибири (район п. Тикси) он не превышал $0.6 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Juutinen et al., 2017; Mikola et al., 2018), в канадских тундрах у листовых кустарничков – $1.04 \pm 1.02 \text{ м}^2/\text{м}^2$, а у вечнозеленых – $2.60 \pm 0.43 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Chen et al., 2009).

Функциональные признаки листьев, такие как удельная площадь листа и индекс листовой поверхности, у видов кустарничкового яруса в смешанном лесу в подзоне средней тайги существенно ниже, чем на открытых пространствах – болотах и тундрах. Данный факт может быть обусловлен различиями в условиях освещенности. Так, в рассматриваемом нами лесном сообществе кустарничковый ярус развивается под сомкнутым пологом древостоя, определяющим

существенное снижение (до 43 %) поступающей солнечной радиации.

Фотосинтетические пигменты. Содержание пигментов в фотосинтезирующих органах широко применяется для определения потенциальной фотосинтетической продуктивности растений (Зарубина, Коновалов, 2009) и оценки ежегодного атмосферного стока углерода (Дымова, Головки, 2019; Dumova, Golovko, 2019), а также используется как индикатор влияния изменений экологических условий и стресс-факторов (Голубева и др., 2019). Все исследованные виды кустарничков характеризуются четко выраженными различиями в содержании суммы хлорофиллов (Хл. а + b) ($p = 0.0002$). Отношение Хл. а/b варьирует в пределах 2.28–2.75 и является пониженным (табл. 4).

Данный факт свидетельствует о принадлежности существенной доли зеленых пигментов в исследованных видах кустарничкового яруса к ССК фотосистем (59–67 %). Полученные результаты хорошо согласуются с диапазоном 50–65 %, выявленным для растений Европейского Северо-Востока (Головки и др., 2010) и свойственно представителям флоры бореальной зоны. По литературным источникам (Шмакова, Марковская, 2010; Shmakova, Markovskaya, 2010), значение ССК (пул пигментов) может достигать 92 %. Повышенное содержание антенного хлорофилла может объясняться компенсацией низкого уровня накопления хлорофиллов и связан с адаптацией фотосинтетического аппарата к световым условиям обитания (Головки и др., 2010).

Наибольшей концентрацией хлорофиллов характеризуется голубика – $15.69 \pm 5.49 \text{ мг/г}$ а. с. м. Минимальное содержание Хл. а + b в кустарничках исследованного смешанного древостоя выявлено у брусники – $4.81 \pm 0.91 \text{ мг/г}$ а. с. м. (от 3.84 до 5.64), что соотносится со зна-

Таблица 4. Организация пигментного аппарата основных доминантов кустарничков смешанного леса Средней Сибири

Вид	Хл. а + b	Кар.	Хл. а/b	Хл./Кар.	ССК, %
	мг/г сухой массы				
Голубика	15.69 ± 5.49	2.00 ± 0.69	2.28 ± 0.21	7.84 ± 0.65	67
Брусника	4.81 ± 0.91	0.83 ± 0.17	2.65 ± 0.07	5.84 ± 0.24	60
Багульник болотный	10.40 ± 1.22	1.64 ± 0.19	2.70 ± 0.05	6.35 ± 0.03	59
Черника обыкновенная	9.29 ± 1.39	1.51 ± 0.23	2.66 ± 0.07	6.16 ± 0.23	60
Водяника черная	8.51 ± 5.04	1.50 ± 0.89	2.75 ± 0.07	5.68 ± 0.07	59
Линнея северная	12.72 ± 0.84	1.75 ± 0.17	2.44 ± 0.06	7.27 ± 0.34	64

Примечание. ССК – светособирающий комплекс.

чениями, полученными на территории заповедника «Красноярские Столбы» – 6.00 ± 0.42 мг/г а. с. м. (Пахарькова и др., 2014). Для хвойных лесов Мурманской области (Голубева и др., 2019) для брусники приводится близкое количество общего хлорофилла – 5.84 мг/г а. с. м. Для остальных представителей кустарничкового яруса оно существенно более низкое по сравнению с нашими данными: у голубики – 3.38, у черники обыкновенной – 3.84, у багульника болотного – 2.95 мг/г а. с. м. Вместе с тем в этой работе выявлена значительная вариация (в 2 раза) суммарного содержания хлорофилла в пределах одного вида растений, произрастающих в различных экотопах. Еще более высокое пространственное варьирование значений содержания Хл. а + b приведено для среднетаежных лесов Ханты-Мансийского автономного округа (Устинова и др., 2019): для черники обыкновенной – от 1.64 до 6.33 мг/г а. с. м., а для брусники – от 1.24 до 3.98 мг/г а. с. м.

В смешанном лесу все исследованные нами виды кустарничков характеризуются видоспецифичностью в содержании каротиноидов ($p = 0.0005$). При этом выявлено существенно более высокое содержание каротиноидов в сравнении с литературными данными, приводимыми для кустарничкового яруса хвойных лесов средней тайги Сибири. Так, в заповеднике «Красноярские Столбы» у брусники оно составляет 0.60 ± 0.01 мг/г а. с. м. (Пахарькова и др., 2014), а в Западной Сибири у черники обыкновенной – 0.62 ± 0.11 мг/г а. с. м., у брусники – 0.52 ± 0.12 мг/г а. с. м. (Устинова и др., 2019) По этому показателю изученные нами виды смешанного леса более сходны с кустарничками, растущими в тундрах Западного Шпицбергена – 1.1–1.6 мг/г (Марковская, Шмакова, 2017). Относительно высокое содержание желтых пигментов



Рис. 3. Зависимость содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях кустарничков.

в листьях исследованных кустарничков может обуславливать адаптацию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата в условиях затенения, и способствовать более эффективному использованию солнечной радиации в течение вегетации.

Концентрация каротиноидов характеризуется высокой положительной корреляцией с содержанием хлорофиллов ($r = 0.95, p < 0.001$) (рис. 3).

Наличие тесной прямой связи этих показателей отмечается в ряде работ (Головко и др., 2010; Дымова, Головко, 2019; Dumova, Golovko, 2019), что обуславливает высокую активность фотосинтетического аппарата растений.

По отношению хлорофиллов к каротиноидам (Хл./кар.) виды исследуемых кустарничков достоверно не различаются ($p = 0.72$), оно варьирует от 5.68 ± 0.86 у водяники черной до 7.84 ± 0.65 у линнеи северной (табл. 4). Для растений Европейского Северо-Востока оно варьирует от 3 до 7 (Головко и др. 2010). По литературным данным (Дымова, Головко, 2019; Dumova, Golovko, 2019), этот показатель коррелирует

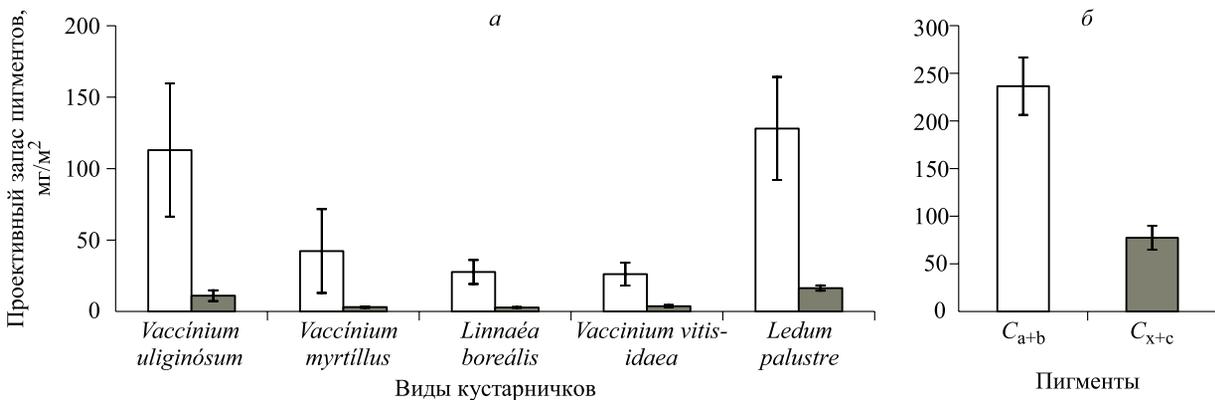


Рис. 4. Проективный запас хлорофиллов (1) и каротиноидов (2) в листьях исследуемых кустарничков (а) и суммарный запас пигментов кустарничкового яруса в исследованном смешанном древостое (б).

лирует с проективным запасом хлорофиллов в растительном покрове.

В настоящем исследовании, исходя из рассчитанных выше запасов фитомассы листьев и содержания фотосинтетических пигментов, рассчитан проективный запас хлорофиллов и каротиноидов кустарничкового яруса.

Наибольший проективный запас фотосинтетических пигментов в исследованном древостое отмечен у багульника болотного, а наименьший – у брусники (рис. 4, а).

Суммарный проективный запас хлорофиллов кустарничкового яруса составил около 240 мг/м², а каротиноидов – 70 мг/м² (рис. 4, б).

По литературным данным (Дымова, Головкин, 2019; Dumova, Golovko, 2019), на территории Северной Евразии проективный запас пигментов всех ярусов растительного покрова может варьировать от 3500–4000 мг/м² в южной и средней тайге до 300–400 мг/м² в тундре.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованном среднетаежном смешанном лесу Средней Сибири для широко распространенных в бореальном поясе видов кустарничкового яруса впервые проведена детальная оценка запасов надземной фитомассы и разработан набор аллометрических уравнений для определения структуры его фитомассы по фракциям.

Наибольшей встречаемостью характеризуется брусника (60 %) и меньшей (42.5 %) – черника обыкновенная и линнея северная. Запас надземной фитомассы кустарничкового яруса для отдельно взятых видов характеризуется значительной пространственной вариацией: багульника болотного – 148 %, голубики – 164 %, линнеи северной – 177 %, брусники – 242 %, черники обыкновенной – 382 %. Однако запас общей надземной фитомассы кустарничкового яруса характеризовался существенно меньшей пространственной вариацией – 104 %, что свидетельствует о достаточно эффективном занятии этой экологической ниши в смешанном лесу средней тайги.

По соотношению среднего запаса листовой фитомассы к древесным органам черника обыкновенная, голубика, багульник болотный характеризуются преобладанием фитомассы древесных органов, а линнея северная и брусника – фитомассы листьев. При этом наибольшую среднюю фитомассу древесных органов имеет голубика, а наибольшую среднюю фитомассу листьев – багульник болотный, наимень-

шую среднюю фитомассу древесных органов и листьев – линнея северная.

Аллометрические уравнения общей надземной фитомассы и ее фракций, включающие переменную диаметра у корневой шейки, обладают значительно лучшей прогностической способностью для багульника болотного, голубики и черники обыкновенной, а включающие переменную высоту – брусники и линнеи северной. Полученные закономерности свидетельствуют, что фитомасса ветвящихся видов наиболее адекватно описывается зависимостью от диаметра, а для видов без существенного ветвления – от высоты.

Достоверных отличий удельной площади и массы листа у исследуемых видов, относящихся к листопадным и вечнозеленым жизненным формам, не обнаружено. Значения индекса листовой поверхности обусловлены экологическими условиями местообитания видов, а именно произрастанием под развитым пологом древостоя и ослаблением ФАР.

Установлена тесная связь содержания зеленых и желтых пигментов у всех исследуемых видов. Большая часть хлорофиллов относится к светособирающему комплексу, что свойственно представителям флоры бореальной зоны. В целом для кустарничков смешанного леса подзоны средней тайги характерно невысокое содержание хлорофиллов, соотношение Хл. а/б находится в пределах 2.2–2.8.

Полученные результаты дополняют имеющиеся сведения о флористическом разнообразии таежных экосистем и в дальнейшем их можно использовать как базовые при прогнозировании продуктивности, оценки стока углерода, верификации спектральных характеристик растительного покрова, полученных методами дистанционного зондирования.

Работа выполнена при поддержке важнейшего инновационного проекта общегосударственного значения: «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (№ 123030300031-6). Натурные наблюдения и обработка экспериментальных данных выполнены в рамках базовых проектов Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН № FWES-2024-0023 и № FWES-2024-0040 государственного задания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметжанова А. А., Онипченко В. Г., Эльканова М. Х., Стогова А. В., Текеев Д. К. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72. № 5. С. 388–400.
- Головка Т. К., Далькэ И. В., Дымова О. В., Захожий И. Г., Табаленкова Г. Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. 2010. № 1. С. 39–46.
- Голубева Е. И., Червякова А. А., Шмакова Н. Ю., Зимин М. В., Тимохина Ю. И. Видовые и фитоценотические особенности пигментного состава растений Севера // Пробл. рег. экол. 2019. № 1. С. 6–12.
- Дымова О. В., Головка Т. К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны Европейского Северо-Востока России // Физиол. раст. 2019. Т. 66. № 3. С. 198–206.
- Зарубина Л. В., Конавалов В. Н. Особенности сезонной динамики пигментов в листьях растений сосняка кустарничково-сфагнового // ИВУЗ. Лесн. журн. 2009. № 4. С. 24–33.
- Иванова Г. А., Конард С. Г., Макрае Д. Д., Безкорвайная И. Н., Богородская А. В., Жила С. В., Иванов В. А., Иванов А. В., Ковалева Н. М., Краснощекова Е. Н., Кукавская Е. А., Орешков Д. Н., Перевозникова В. Д., Самсонов Ю. Н., Сорокин Н. Д., Тарасов П. А., Цветков П. А., Шишкин А. С. Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 232 с.
- Карпенко Л. В., Гренадерова А. В., Михайлова А. Б., Подобуева О. В. Реконструкция локальных пожаров в голоцене по данным содержания макрочастиц угля в торфяной залежи в долине реки Дубчес // Сиб. лесн. журн. 2022. № 4. С. 3–13.
- Климченко А. В., Верховец С. В., Слинкина О. А., Кошурникова Н. Н. Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах Приенисейской Сибири // Геогр. и природ. рес. 2011. № 2. С. 91–97.
- Лидер Е. Н., Казанцева Е. С., Елумеева Т. Г., Онипченко В. Г. Эколого-морфологические признаки растений альпийских болот Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. № 3. С. 51–59.
- Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск: Петрозаводск. гос. ун-т, 2017. 270 с.
- Махныкина А. В., Прокушкин А. С., Меняйло О. В., Верховец С. В., Тычков И. И., Урбан А. В., Рубцов А. В., Кошурникова Н. Н., Ваганов Е. А. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы // Экология. 2020. № 1. С. 51–61.
- Панов А. В., Онучин А. А., Кошурникова Н. Н. Структура и динамика фитомассы на вырубках в сосняках лишайниковых Средней Сибири // Вестн. КрасГАУ. 2009. № 12 (39). С. 129–133.
- Пахарькова Н. В., Гетте И. Г., Андреева Е. Б., Масенцова И. В. Сезонные изменения пигментного состава растений разных систематических групп на территории заповедника «Столбы» // Вестн. КрасГАУ. 2014. № 8 (95). С. 139–143.
- Приложение № 1 к методике количественного определения объема поглощений парниковых газов, утвержденной Приказом Минприроды России от 27.05.2022 № 371. М.: Минприроды России, 2022.
- Трефилова О. В., Ведрова Э. Ф., Кузьмичев В. В. Годичный цикл углерода в зеленомошных сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2011. № 1. С. 3–12.
- Усольцев В. А., Цепордей И. С., Уразова А. Ф., Борников А. В. Биомасса подлесочных видов Урала и ее аллометрические модели // Леса России и хоз-во в них. 2023. № 1 (84). С. 30–40.
- Устинова М. В., Кравченко И. В., Русак С. Н., Ядгарова Д. А. Баланс пулов фотосинтетических пигментов и фенольных соединений у кустарничков в условиях слабонарушенной территории // Самар. науч. вестн. 2019. Т. 8. № 3 (28). С. 84–89.
- Уткин А. И., Ермолова Л. С., Уткина И. А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М.: Наука, 2008. 292 с.
- Шидаков И. И. Эколого-морфологические особенности листьев альпийских растений Тебердинского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Уфа: Башкир. гос. ун-т, 2009. 17 с.
- Шидаков И. И., Онипченко В. Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50.
- Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиол. раст. 2010. Т. 57. № 6. С. 819–825.
- Akhmetzhanova A. A., Onipchenko V. G., El'kanova M. Kh., Stogova A. V., Tekeev D. K. Changes in ecological-morphological parameters of alpine plant leaves upon application of mineral nutrients // Biol. Bull. Rev. 2011. V. 72. N. 5. P. 000–000 (Original Rus. text © A. A. Akhmetzhanova, V. G. Onipchenko, M. Kh. El'kanova, A. V. Stogova, D. K. Tekeev, 2011, publ. in Zhurn. obshch. biol. 2011. V. 72. N. 5. P. 388–400).
- Azevedo O., Parker T. C., Siewert M. B., Subke J. A. Predicting soil respiration from plant productivity (NDVI) in a sub-Arctic tundra ecosystem // Rem. Sens. 2021. V. 13. Iss. 13. Article number 2571. 14 p.
- Barnes J. D., Balaguer L., Manrique E., Elvira S., Davison A. W. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants // Environ. Exp. Bot. 1992. V. 32. Iss. 2. P. 85–100.
- Brown S. Measuring carbon in forests: current status and future challenges // Environ. Pollut. 2002. V. 116. N. 3. P. 363–372.
- Burba G., Anderson D. A. Brief practical guide to eddy covariance flux measurements: Principles and workflow examples for scientific and industrial applications. Lincoln, USA: LI-COR, 2010. 211 p.
- Bussotti F., Pollastrini M. Do tree species richness, stand structure and ecological factors affect the photosynthetic efficiency in European forests? // Web Ecol. 2015. V. 15. N. 1. P. 39–41.
- Castro-Diez P., Vaz A. S., Silva J. S. et al. Global effects of non-native tree species on multiple ecosystem services // Biol. Rev. 2019. V. 94. Iss. 4. P. 1477–1501.

- Chen W., Li J., Zhang Y., Zhou F., Koehler K., Leblanc S., Fraser R., Olthof I., Zhang Y., Wang J. Relating biomass and leaf area index to non-destructive measurements in order to monitor changes in Arctic vegetation // *Arctic*. 2009. V. 62. N. 3. P. 281–294.
- Conti G., Gorne L. D., Zeballos S. R., Lipoma M. L., Gatica G., Kowaljow E., Whitworth-Hulse J. I., Cuchiatti A., Poca M., Pestoni S., Fernandes P. M. Developing allometric models to predict the individual aboveground biomass of shrubs worldwide // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2019. V. 28. N. 7. P. 961–975.
- Cornet D., Sierra J., Tournebize R. Assessing allometric models to predict vegetative growth of yams in different environments // *Agronom. J.* 2015. V. 107. N. 1. P. 241–248.
- Crowther T., Todd-Brown K., Rowe C. et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming // *Nature*. 2016. V. 540. N. 7631. P. 104–108.
- Dickinson Y. L., Zenner E. K. Allometric equations for the aboveground biomass of selected common eastern hardwood understory species // *North. J. Appl. For.* 2010. V. 27. N. 4. P. 160–165.
- Duncanson L., Armston J., Disney M., Avitabile V., Barbier N., Calders K., Carter S., Chave J., Herold M., Crowther T. W., Falkowski M., Kellner J. R., Labrière N., Lucas R., MacBean N., McRoberts R. E., Meyer V., Næsset E., Nickeson J. E., Paul K. I., Phillips O. L., Réjou-Méchain M., Román M., Roxburgh S., Saatchi S., Schepaschenko D., Scipal K., Siqueira P. R., Whitehurst A., Williams M. The importance of consistent global forest aboveground biomass product validation // *Surv. Geophys.* 2019. V. 40. P. 979–999.
- Dyderski M. K., Jagodziński A. M. How do invasive trees impact shrub layer diversity and productivity in temperate forests? // *Ann. For. Sci.* 2021. V. 78. P. 1–14.
- Dymov A. A., Grodnitskaya I. D., Yakovleva E. V., Dubrovskiy Y. A., Kutuyavin I. N., Startsev V. V., Milanovsky E. Yu., Prokushkin A. S. Albic podzols of boreal pine forests of Russia: soil organic matter, physicochemical and microbiological properties across pyrogenic history // *Forests*. 2022. V. 13. Iss. 11. Article number 1831. 22 p.
- Dymova O. V., Golovko T. K. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia // *Rus. J. Plant Physiol.* 2019. V. 66. N. 3. P. 384–392 (Original Rus. text © O. V. Dymova, T. K. Golovko, 2019, publ. in *Fiziologiya rasteniy*. 2019. V. 66. N. 3. P. 198–206).
- Gleason C. J., Im J. Forest biomass estimation from airborne LiDAR data using machine learning approaches // *Rem. Sens. Environ.* 2012. V. 125. P. 80–91.
- Götmarm F., Götmarm E., Jensen A. M. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. N. 1. P. 1–14.
- Horodecki P., Jagodziński A. M. Tree species effects on litter decomposition in pure stands on a forested post-mining sites // *For. Ecol. Manag.* 2017. V. 406. P. 1–11.
- Ikawa H., Nakai T., Busey R. C., Kim Y., Kobayashi H., Nagai S., Ueyama M., Saito K., Nagano H., Suzuki R., Hinzman L. Understory CO₂, sensible heat, and latent heat fluxes in a black spruce forest in interior Alaska // *Agr. For. Meteorol.* 2015. V. 214–215. N. 2. P. 80–90.
- Ishihara M. I., Hiura T. Modeling leaf area index from litter collection and tree data in a deciduous broadleaf forest // *Agr. For. Meteorol.* 2011. V. 151. N. 7. P. 1016–1022.
- Juutinen S., Virtanen T., Kondratyev V., Laurila T., Linkosalmi M., Mikola J., Nyman J., Räsänen A., Tuovinen J.-P., Aurela M. Spatial variation and seasonal dynamics of leaf-area index in the arctic tundra-implications for linking ground observations and satellite images // *Environ. Res. Lett.* 2017. V. 12. N. 9. Article number 095002. 11 p.
- Kaitaniemi P., Lintunen A. Neighbor identity and competition influence tree growth in Scots pine, Siberian larch and silver birch // *Ann. For. Sci.* 2010. V. 67. Iss. 7. P. 604–611.
- Koshurnikova N. N., Verkhovets S. V., Antamoshkina O. A., Trofimova N. V., Zlenko L. V., Zhuikov A. V., Garmash A. A. Structure of the organic matter pool in *Pinus sibirica* dominated forests of Central Siberia // *Fol. For. Polon. Ser. A.* 2015. V. 57. N. 4. P. 218–223.
- Kulmala L., Pumpanen J., Hari P., Vesala T. Photosynthesis of ground vegetation in different aged pine forests: Effect of environmental factors predicted with a process-based model // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. N. 1. P. 96–110.
- Liang X. Close-range remote sensing of forests: The state of the art, challenges, and opportunities for systems and data acquisitions // *IEEE Geosci. Rem. Sens. Magazine*. 2022. V. 10. N. 3. P. 32–71.
- Lichtenthaler H. K., Ac A., Marek M. V., Kalina J., Urban O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species // *Plant Physiol. Biochem.* 2007. V. 45. N. 8. P. 577–588.
- Makhnykina A. V., Prokushkin A. S., Menyaylo O. V., Verkhovets S. V., Tyckov I. I., Urban A. V., Rubtsov A. V., Koshurnikova N. N., Vaganov E. A. The impact of climatic factors on CO₂ emissions from soils of middle-taiga forests in Central Siberia: Emission as a function of soil temperature and moisture // *Rus. J. Ecol.* 2020. V. 51. N. 1. P. 45–56 (Original Rus. text © A. V. Makhnykina, A. S. Prokushkin, O. V. Menyaylo, S. V. Verkhovets, I. I. Tyckov, A. V. Urban, A. V. Rubtsov, N. N. Koshurnikova, E. A. Vaganov, 2020, publ. in *Ekologiya*. 2020. N. 1. P. 51–61).
- Martin R., Müller B., Linstädter A., Frank K. How much climate change can pastoral livelihoods tolerate? Modeling rangeland use and evaluating risk // *Glob. Environ. Change*. 2014. V. 24. P. 183–192.
- Mikola J., Virtanen T., Linkosalmi M., Vähä E., Nyman J., Postanogova O., Räsänen A., Kotze D. J., Laurila T., Juutinen S., Kondratyev V., Aurela M. Spatial variation and linkages of soil and vegetation in the Siberian Arctic tundra-coupling field observations with remote sensing data // *Biogeosciences*. 2018. V. 15. Iss. 9. P. 2781–2801.
- Moore P. A., Pypker T. G., Hribljan J. A., Chimner R. A., Waddington J. M. Examining the peatland shrubification-evapotranspiration feedback following multi-decadal water table manipulation // *Hydrol. Proces.* 2022. V. 36. N. 11. P. 1–16.
- Park S.-B., Knohl A., Migliavacca M., Thum T., Vesala T., Peltola O., Mammarella I., Prokushkin A., Kolle O., Lavrič J., Park S. S., Heimann M. Temperature control of spring CO₂ fluxes at a coniferous forest and a peat bog in Central Siberia // *Atmosphere*. 2021. V. 12. Iss. 8. Article number 984. 19 p.
- Peichl M., Martínez-García E., Fransson J. E. S., Wallerman J., Laudon H., Lundmark T., Nilsson M. B. Landscape-variability of the carbon balance across managed

- boreal forests // *Global Change Biol.* 2023. V. 29. N. 4. P. 1119–1132.
- Polosukhina D. A., Masyagina O. V., Prokushkin A. S.* Carbon photoassimilation by dominant species of mosses and lichens in pine forests of Central Siberia // *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* V. 611. 11th Int. Conf. and Early Career Sci. School on Environ. Observ., Modeling and Inform. Systems, *Enviromis* 2020, Tomsk, 07–11 Sept., 2020. 2020. Article 012031. 11 p.
- Räsänen A., Juutinen S., Kalacska M., Aurela M., Heikkinen P., Mäenpää K., Rimali A., Virtanen T.* Peatland leaf-area index and biomass estimation with ultra-high resolution remote sensing // *GISci. & Rem. Sens.* 2020. V. 57. N. 7. P. 943–964.
- Roxburgh S. H., Paul K. I., Clifford D., England R. J., Raison R. J.* Guidelines for constructing allometric models for the prediction of woody biomass: how many individuals to harvest? // *Ecosphere.* 2015. V. 6. Iss. 3. P. 1–27.
- Rueden C. T., Eliceiri K. W.* The image J ecosystem: An open and extensible platform for biomedical image analysis // *Microscopy and Microanalysis.* 2017. V. 23. N. S1. P. 226–227.
- Scheiter S., Langan L., Higgins S. I.* Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology // *New. Phytol.* 2013. V. 198. N. 3. P. 957–969.
- Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Blyshchyk V., Dmitriev E., Martynenko O., See L., Kraxner F.* Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests // *Forests.* 2018. V. 9. Iss. 6. Article number 312. 23 p.
- Shmakova N. Yu., Markovskaya E. F.* Photosynthetic pigments of plants and lichens inhabiting arctic tundra of West Spitsbergen // *Rus. J. Plant Physiol.* 2010. V. 57. Iss. 6. P. 764–769 (Original Rus. text © N. Yu. Shmakova, E. F. Markovskaya, 2010, publ. in *Fiziologiya rasteniy.* 2010. 2010. V. 57. N. 6. P. 819–825).
- Sonnentag O., Talbot J., Chen J. M., Roulet N. T.* Using direct and indirect measurements of leaf area index to characterize the shrub canopy in an ombrotrophic peatland // *Agr. For. Meteorol.* 2007. V. 144. N. 3–4. P. 200–212.
- Spadavecchia L., Williams M., Bell R., Stoy P.C., Huntle B., Van Wijk M. T.* Topographic controls on the leaf area index and plant functional type of a tundra ecosystem // *J. Ecol.* 2008. V. 96. N. 6. P. 1238–1251.
- Subke J. A., Tenhunen J. D.* Direct measurements of CO₂ flux below a spruce forest canopy // *Agr. For. Meteorol.* 2004. V. 126. N. 1–2. P. 157–168.
- Temesgen H., Affleck D., Poudel K., Gray A., Sessions J.* A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models // *Scand. J. For. Res.* 2015. V. 30. Iss. 4. P. 326–335.
- Wijk M. T. van, Williams M., Shaver G.* Tight coupling between leaf area index and foliage N content in arctic plant communities // *Oecologia.* 2005. V. 142. N. 3. P. 421–427.
- Wardle D. A., Jonsson M., Bansal S., Bardgett R. D., Gundale M. J., Metcalfe D. B.* Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment // *J. Ecol.* 2012. V. 100. N. 1. P. 16–30.
- Weiss M., Baret F., Smith G. J., Jonckheere I., Coppin P.* Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II. Estimation of LAI, errors and sampling // *Agr. For. Meteorol.* 2004. V. 121. N. 1. P. 37–53.
- Wellburn A. R.* The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* 1994. V. 144. N. 3. P. 307–313.
- Zotino* Tall Tower Observatory. Atmospheric research project in the Siberian taiga, 2024. <https://www.zottoproject.org/>

FRACTIONAL COMPOSITION OF PHYTOMASS AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS OF THE SHRUB LAYER OF THE MIXED FOREST IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE

D. A. Polosukhina^{1,2}, D. V. Trusov^{1,2}, S. V. Titov¹, A. S. Prokushkin^{1,2}

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Siberian Federal University
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

E-mail: polosukhina@ksc.krasn.ru, trusovd13@gmail.com, titov-sergey@mail.ru, prokushkin@ksc.krasn.ru

The ongoing climate changes in the boreal zone affect carbon sequestration capacity of forest ecosystems. Thus, the environmental conditions and taxonomic diversity of the plant cover of ecosystems determine the relevance of studying the fractional composition of their phytomass and pigment complex in the stability and regulation of the activity of the photosynthetic apparatus. Living ground cover is typically underestimated or excluded when estimating forest phytomass due to the lack of standard equations. In this study, we assessed the stock of aboveground phytomass and developed a set of allometric equations for widespread species of living ground cover growing in the mixed forest of the middle taiga: *Vaccinium vitis-idaea* L., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Linnaea borealis* L. The highest percentage of occurrence in the forest ecosystems (60 %) is characterized by the species *V. vitis-idaea*. The dominant species is *V. myrtillus*, the reserve of which is 21.2 ± 52.8 g/m². The ratio of the average supply of leaf phytomass to wood phytomass ranged from 0.08 ± 0.17 for *V. myrtillus* to 0.73 ± 1.04 for *V. vitis-idaea*. Leaf area index and photosynthetic pigments for the study objects were also determined. The index varied from 0.027 ± 0.062 m² m⁻² for *V. myrtillus* to 0.097 ± 0.077 m² m⁻² for *L. palustre*. In the mixed forest of the middle taiga zone, the largest amount of chlorophylls and carotenoids was found in the leaves of *V. uliginosum*, and the smallest – in *V. vitis-idaea*. The photosynthetic apparatus of the studied species is characterized by a fairly stable accumulation of photosynthetic pigments belonging to the light-harvesting complex.

Keywords: *shrubs, mixed forest, middle taiga, aboveground phytomass stock, leaf area index, chlorophyll, carotenoids.*

How to cite: Polosukhina D. A., Trusov D. V., Titov S. V., Prokushkin A. S. Fractional composition of phytomass and photosynthetic pigments of the shrub layer of the mixed forest in the middle taiga subzone // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 23–37 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*56:582.47:551

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОЛЬХОВНИКА КУСТАРНИКОВОГО В ЭКОТОНЕ ЛЕС – ГОРНАЯ ТУНДРА ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

С. О. Вьюхин, А. А. Григорьев, Д. С. Балакин, А. С. Тимофеев, П. А. Моисеев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*E-mail: Sergey.vyuhin@mail.ru, grigoriev.a.a@ipae.uran.ru, dmitrijbalakin047@gmail.com,
artyom-timofeev-98@mail.ru, moiseev@ipae.uran.ru*Поступила в редакцию 23.08.2023 г.*

Мониторинг распространения древесно-кустарниковой растительности на верхней границе леса в горных регионах относится к наиболее простым и эффективным методам получения доказательств последствий климатических изменений для растительности. В условиях плато Путорана одним из наиболее крупных и распространенных кустарниковых видов является ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar). В западной части плато Путорана в пределах экотона лес – горная тундра на склонах разной экспозиции был проведен анализ возрастной и морфологической структуры этого растения, произрастающего на разной высоте над уровнем моря (200–600 м) в древостоях разной сомкнутости. Установлено, что в XX в., преимущественно в его второй половине, происходила интенсивная экспансия ольховника кустарникового в горные тундры, редины и редколесья на склонах всех экспозиций массива Сухие горы. Выявлено влияние древостоев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen) на распространение и морфологическую структуру ценопопуляций ольховника кустарникового. Заселение и распространение ольховника кустарникового происходит сопряженно с древостоями лиственницы Гмелина. Установлены зависимости между высотой снега и суммой проекций крон кустарников ($R^2 = 0.582$). Выявлено, что при отсутствии снежного покрова ольховник кустарниковый не может существовать. Установлены значительные различия в распространении ольховника кустарникового в зависимости от экспозиции, на южных и восточных склонах оно выше. Наибольшее количество кустов произрастает преимущественно в нижней части экотона, где снежные массы накапливаются в большем количестве. Наиболее вероятным объяснением увеличения плотности и продвижения выше в горы ольховника кустарникового может быть общее изменение климатических условий в районе исследования.

Ключевые слова: *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen, экотон верхней границы леса, изменение климата, плато Путорана, Субарктика.

DOI: 10.15372/SJFS20240404

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с наблюдаемыми изменениями климата в научном сообществе значительный интерес представляют лесотундровые экотоны полярных и высокогорных областей (Charin et al., 2005; Pauli et al., 2012). Известно, что растительность в этих экстремальных климатических условиях является надежным индикатором их изменений (Горчаковский, Шиятов, 1985; Hagedorn et al., 2014).

В последние десятилетия они наблюдаются в структуре древесной растительности, а также в продвинувшейся верхней границе леса во многих высокогорных регионах мира (Harsch et al., 2009; Kullman et al., 2009) и практически на всех континентах планеты. В то же время оценка экспансии кустарниковой растительности изучена значительно в меньшей степени (Boulanger-Lapointe et al., 2016). В основном такие исследования проводились в равнинных экосистемах Арктики (Forbes et al., 2010), в горных

регионах – единично (Myers-Smith et al., 2018), преимущественно дистанционными методами (Van den Bergh et al., 2018; Terskaia et al., 2020).

В условиях субарктических горных регионов России, таких как Полярный Урал, плато Путорана, Чукотка, Камчатка одним из наиболее крупных и распространенных кустарниковых видов являются представители рода ольховник (*Duschekia* Opiz) (Куваев, 1980), в частности ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar). Эти крупные кустарники выполняют важную фитоценоотическую роль в сложении высокогорных растительных сообществ, местами формируя сомкнутые заросли, достигающие высоты 4–6 м (Горчаковский, Шиятов, 1985). В настоящее время в специальной литературе имеется очень ограниченное количество материалов, посвящённых исследованию распространения, морфологической и возрастной структурам ольховника кустарникового в горных регионах, а также его значимости в сложении высокогорных растительных сообществ.

Наши исследования показали, что в западной части плато Путорана происходила интенсивная экспансия верхней границы древесной растительности вдоль высотного градиента (Grigoriev et al., 2022) (рис. 1). Были выявлены значительные различия в скорости смещения верхней границы древесной растительности в зависимости от экспозиционных особенностей

склонов. В ходе проведения этих исследований обнаружено, что помимо древесной растительности на плато Путорана в переходной полосе лес – горная тундра значительные площади занимают ценопопуляции ольховника кустарникового, местами выступающие в качестве доминирующего вида (рис. 2).

Целью работы стала оценка современного распространения, возрастной и морфологической структуры ценопопуляций ольховника кустарникового, произрастающих в экотоне лес – горная тундра в западной части плато Путорана.

Исследовательский подход был реализован в следующих задачах:

- проанализировать морфологическую и возрастную структуру ценопопуляций ольховника кустарникового на заложенных высотных профилях на склонах с различной экспозицией;
- оценить возможное влияние листовенных древостоев на структуру и распространение ольховника кустарникового в пределах лесотундрового экотона;
- изучить распределение снежного покрова и оценить его возможное влияние на структуру и динамику ольховника кустарникового.

Научная гипотеза состояла в том, что экспозиционные и микроклиматические особенности склона играют ключевую роль в характере изменения структуры древесно-кустарниковой растительности и ее распространении в таком



Рис. 1. Общий вид экотона верхней границы древесной растительности западной части плато Путорана.

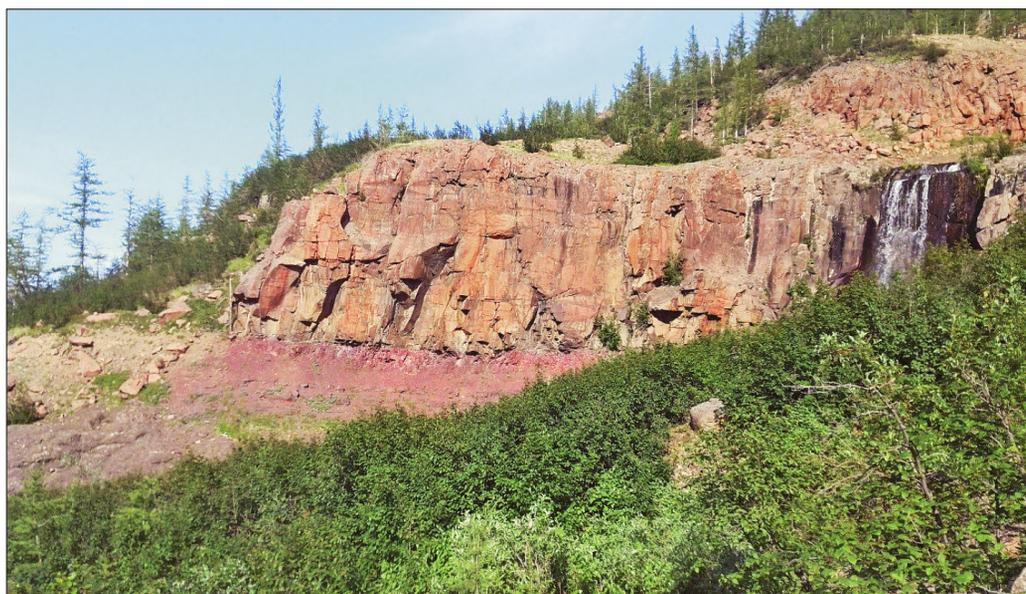


Рис. 2. Заросли ольховника кустарникового на массиве Сухие горы.

субарктическом регионе, как плато Путорана. Сформулировано предположение, что помимо ранее выявленной динамики древесной растительности, активно продвигается в редколесья, редины и тундры кустарниковая растительность, в частности ольховник кустарниковый.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период с 2017 по 2019 г. на массиве Сухие горы, в экотоне верхней границы древесной растительности (Горчаковский, Шиятов, 1985),

были заложены четыре высотных профиля на склонах с разными экспозициями – южной, восточной, северной и западной (рис. 3).

Каждый высотный профиль состоял из четырех уровней:

- 1 – на границе отдельных деревьев в тундре, где сомкнутость составляла менее 0.05;
- 2 – у верхней границы редколесий, сомкнутостью от 0.05 до 0.1;
- 3 – у верхней границы сомкнутых лесов, сомкнутостью от 0.2 до 0.3;
- 4 – на 50–70 м ниже границы сомкнутого леса, где сомкнутость составляла от 0.4 до 0.5.

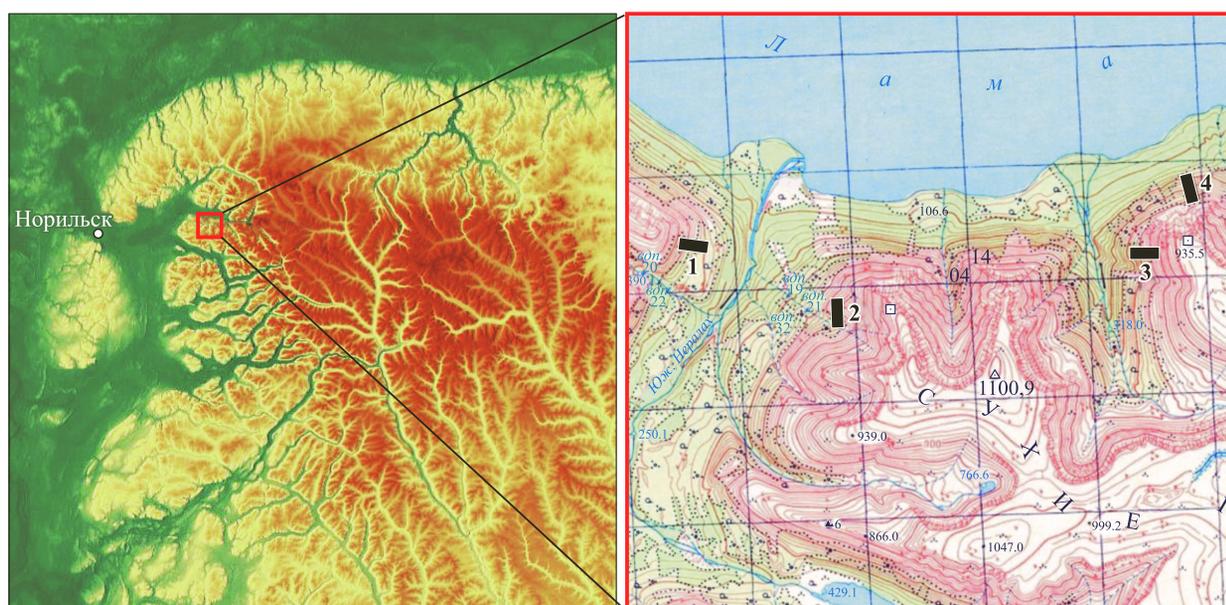


Рис. 3. Карта-схема района исследований.

Высотные профили: 1 – восточный; 2 – южный; 3 – западный; 4 – северный.

Таблица 1. Характеристика физико-географических и геоморфологических показателей исследованных участков склонов

Высотный уровень	Экспозиция	Крутизна склона, град.	Высота над уровнем моря, м	Географические координаты, град.	
				с. ш.	в. д.
1	В	35	620	69.400010	90.667011
2	В	21	458	69.400011	90.683001
3	В	35	413	69.400010	90.683003
4	В	31	358	69.400009	90.683004
1	Ю	21	604	69.383016	90.750002
2	Ю	33	586	69.383014	90.750003
3	Ю	32	563	69.383015	90.750001
4	Ю	26	515	69.383014	90.733.017
1	З	27	650	69.407017	90.889067
2	З	30	579	69.40805	90.885933
3	З	34	500	69.407633	90.882883
4	З	29	458	69.407467	90.87995
1	С	47	–	–	–
2	С	26	335	69.415617	90.898300
3	С	30	258	69.416833	90.896067
4	С	21	224	69.417067	90.895367

На каждом высотном уровне было заложено несколько пробных площадей (пп) размером 0.04 га (от 3 до 5 шт.), а также несколько полигонов площадью от 0.05 до 0.15 га (от 2 до 3 шт.). Поверхность склона на всех пп – ровная. Общая характеристика пп приведена в табл. 1.

Для подсчета и датировки годовых колец ольховника кустарникового использовались стандартные дендрохронологические методы (Шиятов и др., 2000; Ваганов и др., 2008). Полученные образцы древесины (радиальные спилы) в лабораторных условиях были измерены на полуавтоматической установке Lintab 5. Для исключения ложных и выявления выпадающих колец была построена обобщенная древесно-кольцевая хронология длительностью 100 лет.

В целом на общей площади 1.47 га были определены морфометрические параметры 1281 деревьев и 760 особей (кустов) ольховника кустарникового (в том числе: 176 – на восточном, 198 – южном, 213 – западном, 173 – северном склонах). Возраст установлен у 573 особей ольховника кустарникового.

На этих площадях определялись следующие характеристики ольховника кустарникового: точное местоположение, высота, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, диаметр основания у каждого стволика. Возраст определялся с помощью взятия поперечного спила у основания самого толстого стволика. На этих же пробных площадях были измерены

основные морфометрические и площадные показатели всех деревьев, а также определен их возраст. Данные результаты опубликованы в работе А. А. Grigoriev с соавт. (2022).

Измерение высоты снежного покрова на заложённых высотных профилях проводилось во второй половине апреля 2019 г.

На каждой пробной площади на четырех профилях при помощи лавинного зонда с насечками (цена деления 1 см, длина зонда 300 см) проводились измерения по двум линиям на пп через центр площадки (по горизонтали и по вертикали), на каждой линии – не менее 40 измерений.

Все пп были подобраны с учётом отсутствия значительного антропогенного воздействия (массив удалён от крупных промышленных центров – 100 км от Норильска). Обследование радиальных спилов древесины с живых и полуископаемых деревьев с пп в предыдущих исследованиях показало, что за последние как минимум 500 лет пожаров на данных участках не было.

Данные о средней крутизне склона на анализируемых участках были получены на основе цифровой модели рельефа в геоинформационной системе ArcGIS с использованием функции «Уклоны» в модуле пространственного анализа.

Ввиду труднодоступности района исследований отдельно по экспозиции почва изучена слабо. По данному району в литературе имеет-

ся общая характеристика почв. В подгольцовом поясе в зарослях ольховника кустарникового, а также в лиственничных редицах широко распространены неоподзолненные каменистые маломощные почвы – горные подбуры. Особенность их формирования связана с хорошим дренажем, который обусловлен крутизной склонов и сильной щебнистостью почвы. На более крутых склонах (18–35°) темные подбуры характеризуются небольшой мощностью горизонтов А0 и А1 (Норин и др., 1986). Т. В. Пономарева (2008) описывает общие свойства почвы: в регионе повсеместно развиты криомезоморфные почвы – подбуры, формирующиеся на хорошо дренированных участках (нагорные и надпойменные террасы) и каменисто-мелкоземистых породах. Гранулометрический состав почв варьирует от супеси до среднего суглинка с преобладанием фракций песка и крупной пыли.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты расчетов показали, что в исследованных ценопопуляциях ольховника кустарникового наблюдаются различия в морфологической структуре в зависимости от высоты произрастания ольховника кустарникового над уровнем моря (табл. 2).

Высота кустов имеет тенденцию к уменьшению средних показателей по мере продвижения в гору. Средний возраст ольховника кустарникового близок по значениям на всех склонах и уровнях. Наименьшие средние значения возраста наблюдаются на верхних уровнях. Несмотря на довольно однородные средние показатели диаметра кроны на всех пробных площадях, максимальные значения уменьшаются с повышением высоты над уровнем моря. Густота насаждения достигает максимума на нижних уровнях, за исключением восточного склона, где он зафиксирован на уровне 2, и южного – на уровне 3. Наибольшая площадь проективного покрытия наблюдается на нижних уровнях всех высотных профилей.

Результаты исследования возрастной структуры показали, что все ныне живущие особи ольховника кустарникового на исследованных участках склонов появились в XX в., причем наиболее массово процесс заселения происходил в его второй половине (рис. 4).

На северном профиле заселение происходило с 1940-х годов, наиболее массово – в 1960-х годах. На восточном склоне (600 м н. у. м.) на уровне 1 кусты малочисленны и заселялись только во второй половине XX в. На уровне 2 и 3 наиболее массово процесс зарастания происходил с 1960-х годов. Для нижнего уровня на

Таблица 2. Средние морфометрические показатели кустов ольховника кустарникового на различных склонах по сторонам света (среднее ± стандартное отклонение)

Высотный уровень	Экспозиция	Высота н. у. м., м	Диаметр ствола у основания, см		Высота, м		Возраст, лет		Диаметр кроны, м		Площадь проективного покрытия крон, м ² /га	Густота, шт./га
			средний	максимальный	средняя	максимальная	средний	максимальный	средний	максимальный		
1	В	620	4.5 ± 2.1	9	1.3 ± 0.8	2.8	35 ± 21	67	1.6 ± 0.8	2.7	141	56
2	В	458	2.7 ± 1.5	7.5	1.4 ± 0.5	3	36 ± 21	108	1.4 ± 0.6	3.3	1073	622
3	В	413	3.5 ± 2.1	8	1.8 ± 0.8	3.8	56 ± 25	88	1.4 ± 0.8	3.1	987	481
4	В	358	4.0 ± 1.8	7	2.3 ± 0.9	4.5	45 ± 23	93	1.9 ± 1.4	5.1	1494	325
1	Ю	604	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	Ю	586	4.8 ± 1.9	8.9	2.0 ± 0.7	4	39 ± 19	64	2.7 ± 1.0	4.5	1368	217
3	Ю	563	3.7 ± 1.4	7	2.0 ± 0.7	4	46 ± 23	116	1.8 ± 1.1	5	2513	767
4	Ю	515	3.4 ± 1.9	14	2.1 ± 0.8	5	36 ± 18	88	2.1 ± 1.1	4.3	2965	667
1	З	650	3.3 ± 1.9	8	1.6 ± 0.6	2.6	34 ± 19	78	2.7 ± 1.7	6	665	100
2	З	579	5.2 ± 2.9	14	2.5 ± 1.0	5	51 ± 26	106	2.6 ± 1.2	5.9	2336	375
3	З	500	5.8 ± 3.0	12	2.4 ± 0.8	4	52 ± 26	102	2.5 ± 0.8	4	1119	213
4	З	458	2.0 ± 0.9	7	1.9 ± 0.6	4	37 ± 15	86	1.6 ± 0.7	3.3	2738	1283
1	С	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	С	335	3.2 ± 1.7	7	1.6 ± 0.6	2.8	44 ± 19	88	2.0 ± 0.8	3.3	580	173
3	С	258	4.1 ± 1.8	11	2.8 ± 0.6	4.7	46 ± 18	91	2.5 ± 0.8	4.6	2137	380
4	С	224	5.6 ± 1.5	10	2.9 ± 0.7	4.4	49 ± 16	82	3.7 ± 1.1	5.5	2976	260

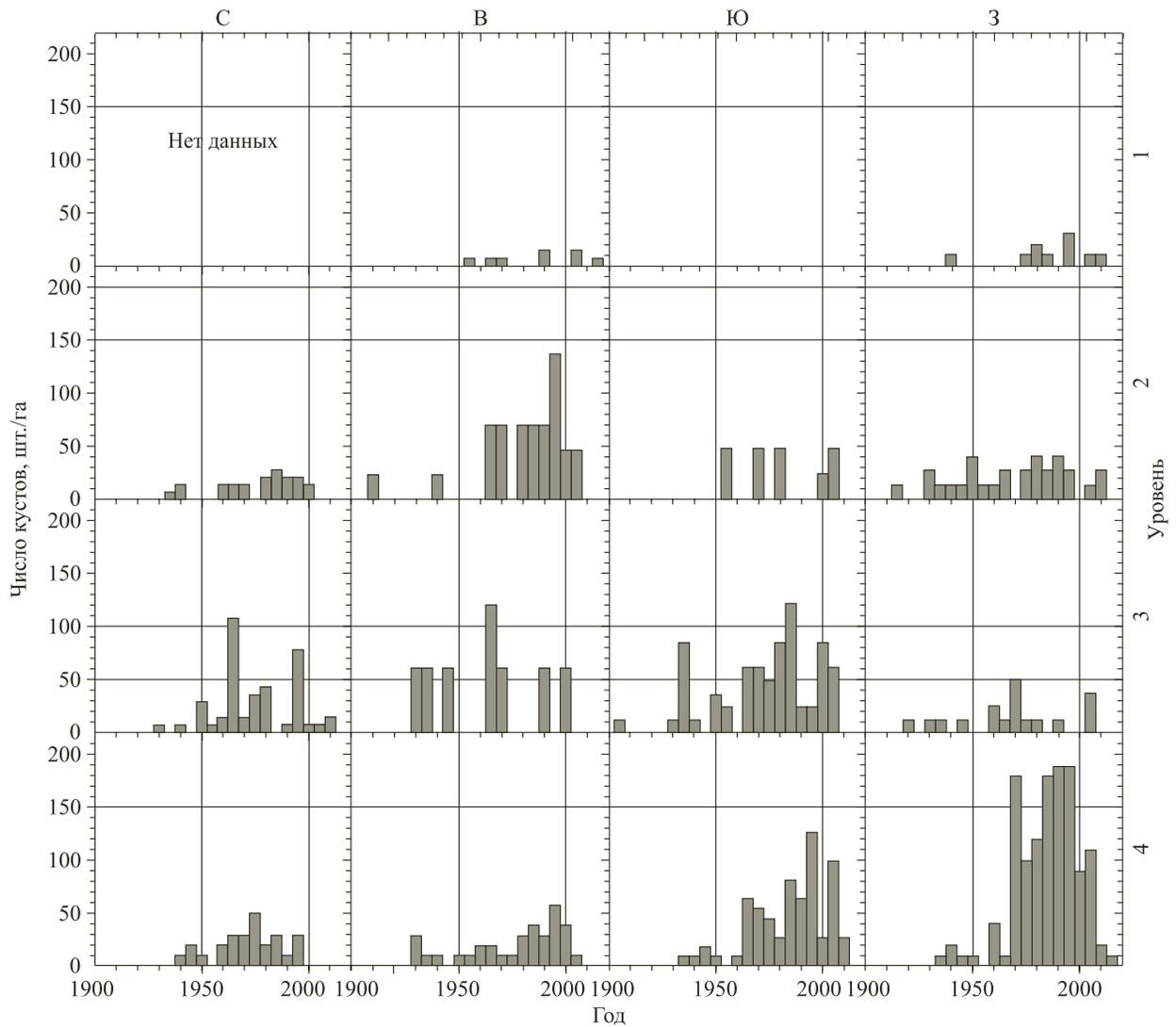


Рис. 4. Распределение числа кустов ольховника кустарникового по периодам их появления на заложенных высотных профилях.

восточном профиле характерно самое меньшее число особей по сравнению с другими профилями. В целом можно отметить, что чем ниже высота над уровнем моря, тем в большем количестве и раньше начал заселяться ольховник кустарниковый. Наибольшее количество кустов на нижнем уровне наблюдается на склонах южной и западной экспозиций. На верхнем уровне южного склона кусты ольховника кустарникового отсутствуют.

Исследование высоты снежного покрова показало, что этот показатель существенно различается в зависимости от экспозиции склона и высоты над уровнем моря. Наибольшее количество снега аккумулируется в средней части профиля (на верхней границе редколесий) южного склона, где она составляет в среднем около 166 см и в максимуме – до 255 см (табл. 3).

Таблица 3. Средняя высота снежного покрова (см) на заложенных высотных профилях

Высотный уровень	Значение	Высотный профиль			
		восточный	южный	западный	северный
1	Мин.	0	0	5	55
	Макс.	145	85	195	140
	Средн.	34 ± 2	20 ± 1	70 ± 3	88 ± 2
2	Мин.	0	50	25	105
	Макс.	190	255	207	215
	Средн.	75 ± 2	166 ± 3	128 ± 4	161 ± 2
3	Мин.	0	50	76	105
	Макс.	246	190	191	230
	Средн.	76 ± 4	106 ± 2	131 ± 2	140 ± 3
4	Мин.	55	90	80	105
	Макс.	205	170	195	190
	Средн.	132 ± 3	124 ± 2	130 ± 4	134 ± 3

Более многоснежен северный склон (от 88 до 140 см), а наименее – восточный (от 34 до 76 см). Тенденция к увеличению высоты снежного покрова на 20–60 см наблюдается на южном и северном склонах при переходе от нижнего к среднему уровню, а при переходе от среднего к верхнему уровню высота снежного покрова снижается на 70–140 см. На восточном и западном склонах такая тенденция не наблюдается, здесь происходит постепенное снижение высоты снежного покрова по мере снижения высоты над уровнем моря.

В предыдущих исследованиях было показано, что в данном районе происходила интенсивная экспансия древесной растительности выше в горы, особенно интенсивно этот процесс происходил во второй половине XX в. (Grigoriev et al., 2022). Наиболее значительные изменения в распределении покрытых лесной растительностью площадей произошли на склонах южной и юго-западной экспозиций. При маршрутном обследовании района исследований и закладки пробных площадей выявлено, что значительный вклад в формирование растительного покрова вносит ольховник кустарниковый, местами образуя труднопроходимые заросли.

Исследования возрастной и морфологической структуры ольховника кустарникового, произрастающего на заложенных ранее высотных профилях, показали, что наблюдаются незначительные различия в среднем возрасте ольховника кустарникового в пределах экотона лес – горная тундра в зависимости от высоты ее произрастания над уровнем моря, а также экспозиции склона. В целом наиболее массовый период заселения из ныне живущих особей происходил во второй половине XX в. Наибольшее количество ольховника кустарникового сосредоточено на нижних уровнях северной и западной экспозиций. Наименьшее количество ольховника кустарникового наблюдается на верхних уровнях.

Схожие тенденции выявлены на севере Аляски (Terskaia et al., 2020), где отмечается резкое увеличение числа деревьев и высоких кустарников при сравнении исторических ортофотопланов со спутниковыми изображениями. Была установлена связь между изменением климата и увеличением количества древесной растительности в горах Аляски (Terskaia et al., 2020).

Для объективной оценки структуры и заселения ольховника кустарникового важно знать ареал обитания в прежний период и количество погибших особей до настоящего времени. Для

большинства лесов это проблематично, так как валежник практически полностью разлагается за 60–80 лет, но в субарктической границе леса он может сохраняться без заметных изменений в течение сотен лет. Исходя из полученных данных, на верхнем уровне возраст кустов ольховника кустарникового значительно меньше, чем на нижних уровнях, из чего можно сделать вывод, что массовое заселение кустов на верхнем уровне произошло позднее и наблюдается определенная динамика данного древесно-кустарниковой вида вверх по склону. Возраст самой старой обнаруженной особи составил 116 лет. Вероятно, в прошлом (например, в средневековом потеплении климата) на исследуемых участках склонов ольховник кустарниковый появлялся и произрастал при прошлых сдвигах верхних границ леса. Однако объективно оценить этот тренд не представляется возможным, так как остатков древесины прошлого не осталось.

Наблюдаемые различия в распространении зарослей ольховника кустарникового, вероятно, могут быть обусловлены различиями в экспозиции склонов (в теплообеспеченности склонов), неравномерным распределением снежных масс по склону, в свою очередь, связанным с различиями в сомкнутости крон древостоев в зависимости от высоты над уровнем моря. Данные, представленные на рис. 5 свидетельствуют, что на заложенных пробных площадях наблюдается взаимосвязь между сомкнутостью крон ольховника кустарникового и высотой снежного покрова.

Ранее было показано, что существует тесная связь между высотой снежного покрова и распространением кустарников в арктических экосистемах Аляски (Sturm et al., 2001). Чем больше высота снежного покрова, тем выше температура поверхности почвы, что способствует более раннему высвобождению питательных веществ,

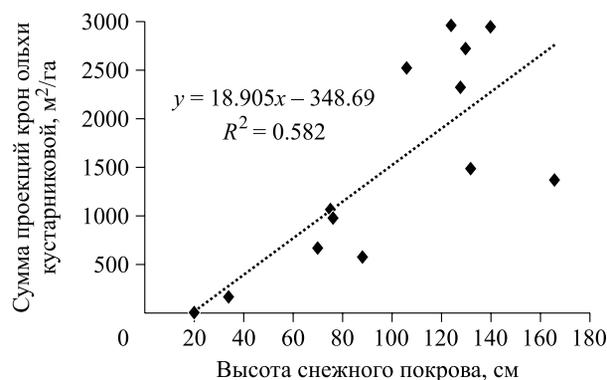


Рис. 5. Зависимость суммы проекций крон ольховника от высоты снежного покрова.

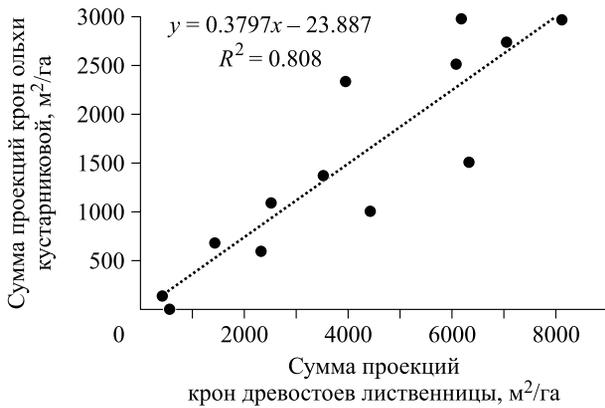


Рис. 6. Зависимость суммы проекций крон ольхи кустарниковой от суммы проекций крон древостоев лиственницы.

положительно сказывающихся на росте кустарников (Sturm et al., 2001).

На массиве Сухие горы на участках в пределах экотона верхней границы леса, где снежный покров отсутствует, по-видимому, ольховник кустарниковый не может существовать. Например, на верхнем уровне южного склона, где наблюдаются минимальные значения снежного покрова (средняя высота 20 см), ольховник кустарниковый полностью отсутствует.

Установлена довольно тесная связь между суммой проекций крон ольховника кустарникового и древостоев лиственницы (*Larix Mill.*) (рис. 6). В целом можно констатировать, что заселение и распространение ольховника кустарникового происходит под защитой древостоев лиственницы. По данным Н. Н. Лацинского (2015), в районе Кузнецкого Алатау ольховник кустарниковый располагается на верхних участках лесного пояса на переувлажненных местобитаниях. Результаты проведенного исследования свидетельствуют, что на массиве Сухие горы в условиях Субарктики на более прогреваемых и сухих склонах южной и западной экспозиций количество ольховника кустарникового значительно меньше, чем на склонах восточной и северной экспозиций.

Результаты исследования показали существенную неоднородность структуры ценопопуляций ольховника кустарникового на склонах различных экспозиций. На нижнем и верхнем уровнях северного и западного склонов наблюдается более массовое заселение ольховником кустарниковым, что мы связываем с более мощным снегонакоплением. Глубина снега напрямую определяет степень промерзания почвы зимой (Kammer et al., 2009) и наиболее выражено

наблюдается на восточном склоне. Исследование времени распространения снежного покрова показало, что позже всех это происходит на северном склоне и, по-видимому, отстает от южного и западного склона на неделю (Moiseev et al., 2022).

Для северного склона характерна заниженная верхняя граница леса (335 м н. у. м.), что в 2 раза ниже по сравнению с другими склонами (620–650 м н. у. м.). На склонах южной и смежных с ней экспозиций количество поступающей солнечной энергии больше, чем на северных склонах благодаря большему поступлению солнечной радиации.

Анализ данных метеостанции «Дудинка», ближайшей к району исследования, показал, что за период с 1906 г. по настоящее время наблюдается тенденция к изменению в температурном режиме летних (июнь – сентябрь) месяцев на 1.1 °С, зимних (с ноября по апрель) – на 0.9 °С, а также к увеличению на 4–7 дней вегетационного периода (Grigoriev et al., 2022).

ВЫВОДЫ

В настоящем исследовании приведены доказательства продвижения кустарниковой растительности под пологом редколесий, редин и отдельных деревьев в тундре в горах плато Путорана. Анализ данных метеостанции региона позволяет сделать предположение, что изменения климатических параметров, вероятно, играют роль в трансформации кустарникового покрова. Если возобновление и рост ольховника кустарникового продолжают увеличиваться такими же темпами, то в течение следующих десятилетий на отдельных участках может образоваться более густой и сомкнутый покров этого крупного кустарника. Это может существенно повлиять на растительность тундры, структуру ландшафта и экосистемные процессы в высокогорьях плато Путорана. Результаты данного исследования позволяют реконструировать скорость и темпы трансформации высокогорных растительных сообществ, а также могут быть использованы для получения надежных прогнозов будущих изменений окружающей среды в подобных биомах Субарктики.

Сбор данных выполнен за счет средств гранта РФФ № 17-14-01112, обработка и анализ данных, подготовка текста и рисунков – за счет средств гранта РФФ № 21-14-00137.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ваганов Е. А., Круглов В. Б., Васильев В. Г. Дендрохронология: учеб. пособ. Красноярск: Сиб. фед. ун-т, 2008. 120 с.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Кубаев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. 264 с.
- Лащинский Н. Н. Редкие кустарниковые сообщества лесного пояса заповедника «Кузнецкий Алатау» // Вестн. Том. гос. ун-та. Биол. 2015. № 1 (29). С. 56–67.
- Норин Б. Н., Белоусова Ж. М., Березовский В. А. Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. 292 с.
- Пономарева Т. В. Содержание и распределение серы в мерзлотно-таежных почвах плато Путорана // Хвойные бореал. зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 290–294.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазена В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. I: Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учеб.-метод. пособие. Красноярск: КГУ, 2000. 80 с.
- Boulanger-Lapointe N., Lévesque E., Baittinger C., Schmid N. M. Local variability in growth and reproduction of *Salix arctica* in the High Arctic // Polar Res. 2016. V. 35. Article number: 24126. 11 p.
- Chapin F. S., Sturm M., Serreze M. C., McFadden J. P., Key J. R., Lloyd A. H., McGuire A. D., Rupp T. S., Lynch A. H., Schimel J. P., Beringe J., Chapman W. L., Epstein H. E., Euskirchen E. S., Hinzman L. D., Jia G., Ping C.-L., Tape K. D., Thompson C. D. C., Walker D. A., Welker J. M. Role of land-surface changes in Arctic summer warming // Science. 2005. V. 310. Iss. 5748. P. 657–660.
- Forbes B. C., Fauria M. M., Zetterberg P. Russian Arctic warming and “greening” are closely tracked by tundra shrub willows // Glob. Change Biol. 2010. V. 16. Iss. 5. P. 1542–1554.
- Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Vyukhin S. O., Balakin D. S., Kukarskikh V. V., Vyukhina A. A., Camarero J. J., Moiseev P. A. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions // Forests. 2022. V. 13. Iss. 2. Article number: 174. 20 p.
- Hagedorn F., Shiyatov S. G., Mazepa V. S., Dev N. M., Grigoriev A. A., Bartysh A. A., Fomin V. V., Kapralov D. S., Terent'ev M., Bugman H., Rigling A., Moiseev P. A. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // Glob. Chang. Biol. 2014. V. 20. Iss. 11. P. 3530–3543.
- Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Dunca R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecol. Lett. 2009. V. 12. Iss. 10. P. 1040–1049.
- Kammer A., Hagedorn F., Shevchenko I., Leifeld J., Guggenberger G., Goryacheva T., Rigling A., Moiseev P. A. Treeline shifts in the Ural mountains affect soil organic matter dynamics // Glob. Change Biol. 2009. V. 15. Iss. 6. P. 1570–1583.
- Kullman L., Öberg L. Post-little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective // J. Ecol. 2009. V. 97. Iss. 3. P. 415–429.
- Moiseev P. A., Hagedorn F., Balakin D. S., Bubnov M. O., Devi N. M., Kukarskikh V. V., Mazepa V. S., Vyukhin S. O., Vyukhina A. A., Grigoriev A. A. Stand biomass at treeline ecotone in Russian Subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions // Forests. 2022. V. 13. Iss. 2. Article number 254. 21 p.
- Myers-Smith I. H., Hik D. S. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance // J. Ecol. 2018. V. 106. Iss. 2. P. 547–560.
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., Abdaladze O., Akhmalatsi M., Alonso J. L. B., Coldea G., Dick J., Erschbamer B., Calzado R. F., Ghosn D., Holten J. I., Kanka R., Kazakis G., Kollár J., Larsson P., Moiseev P. A., Moiseev D. A., Molau U., Molero M. J., Nagy L., Pelino G., Puşcaş M., Rossi G., Stanisci A., Syverhuset A. O., Theurillat J. P., Tomaselli M., Unterluggauer P., Villar L., Vittoz P., Grabherr G. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits // Science. 2012. V. 336. Iss. 6079. P. 353–355.
- Sturm M., Racine C., Tape K. Climate change: increasing shrub abundance in the Arctic // Nature. 2001. V. 411. N. 6837. P. 546–547.
- Terskaia A., Dial R. J., Sullivan P. F. Pathways of tundra encroachment by trees and tall shrubs in the Western Brooks Range of Alaska // Ecography. 2020. V. 43. Iss. 5. P. 769–778.
- Van den Bergh T., Körner C., Hiltbrunner E. *Alnus* shrub expansion increases evapotranspiration in the Swiss Alps // Reg. Environ. Change. 2018. V. 18. Iss. 5. P. 1375–1385.

STRUCTURE AND DYNAMICS OF CENOPOPULATIONS OF SHRUB ALDER IN FOREST – MOUNTAIN TUNDRA ECOTONE IN THE WESTERN PART OF THE PUTORANA PLATEAU

S. O. Vyukhin, A. A. Grigoriev, D. S. Balakin, A. S. Timofeev, P. A. Moiseev

*Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: Sergey.vyuhin@mail.ru, grigoriev.a.a@ipae.uran.ru, dmitrijbalakin047@gmail.com,
artyom-timofeev-98@mail.ru, moiseev@ipae.uran.ru

Monitoring the distribution of tree and shrub vegetation at the upper forest limit in mountainous regions is one of the simplest and most effective methods for obtaining evidence of the effects of climate change on vegetation. One of the largest and most widespread shrub species on the Putorana plateau is the shrub alder (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar). The study presents an analysis of the age and morphological structure of shrub alder thickets, which grow at different altitudes (200–600 m above sea level) within the forest – tundra ecotone in forest stands of different density on slopes with different exposures of the Putorana plateau. It has been established that the intensive expansion of shrub alder into mountain tundras, sparse and open forests on the slopes of all exposures of the Sukhie Gory massif occurred in the 20th century, mainly in its second half. The influence of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen) stands on the distribution and morphological structure of shrub alder cenopopulations was revealed. The colonization and spread of shrub alder occurs in conjunction with larch stands. We established relationships between snow depth and the sum of projections of shrub crowns ($R^2 = 0.582$). Shrub alder cannot survive in the absence of snow cover. There are significant differences in the distribution of shrub alder depending on the slope exposure. The distribution of shrub alder is higher on the slopes of southern and eastern exposures. The largest number of shrubs grow mainly in the lower part of the ecotone, where snow masses accumulate in greater quantities. The most likely explanation for the increase in density and advance to the mountains of alder shrub may be a general change in climatic conditions in the study area.

Keywords: *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen, ecotone of the upper forest limit, climate change, Putorana plateau, Subarctic.

How to cite: Vyukhin S. O., Grigoriev A. A., Balakin D. S., Timofeev A. S., Moiseev P. A. Structure and dynamics of cenopopulations of shrub alder in forest – mountain tundra ecotone in the western part of the Putorana plateau // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 38–47 (in Russian with English abstract and references).

УДК 551.583.15

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ВЛАГОЗАПАСА СНЕЖНОГО ПОКРОВА В ПРЕДГОРЬЯХ ВОСТОЧНОГО САЯНА НА ФОНЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ СДВИГОВ

Е. Ф. Тропина¹, А. А. Кнорре^{1,2}, М. Г. Ерунова^{1,3}, М. К. Целихин²

¹ Национальный парк «Красноярские Столбы»
660006, Красноярск, ул. Карьерная, 26а

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

³ Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

E-mail: tropina-soil@yandex.ru, nau-stolby@yandex.ru, marina@icm.krasn.ru, big.mikle@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2024 г.

Исследованы многолетние вариации параметров снежного покрова в подтаежной и горно-таежной группе лесов заповедной территории национального парка «Красноярские Столбы». Выявлено значительное сокращение сроков залегания устойчивого снежного покрова (~20 дней) за счет более позднего установления и более раннего схода. Показана возможность расчета влагозапаса в снеге по мощности снежного покрова ($r = 0.74-0.96$; $p < 0.001$) в конкретных условиях. Определены наиболее стабильные участки территории с высотой снега 50–70 см ($V < 50\%$), на которые приходилось в разные годы от 52 до 71 % всей территории ООПТ, за исключением критически многоснежного 2021 г. (всего 28 % территории). Общий суммарный влагозапас снежного покрова на начало снеготаяния в зависимости от погодных условий конкретного года варьировал от 46.6 до $89.7 \cdot 10^6$ м³ при средневзвешенном влагозапасе на единицу площади от 98.8 до 190.1 мм. Представленные данные сопоставимы с ранее опубликованными для других территорий Красноярского края (Буренина и др., 2013) и Сибири (Доклад..., 2019–2023), что дает возможность дальнейшего углубленного анализа связи расчетных данных по влагозапасу снега с климатическими параметрами среды на более длительной временной шкале.

Ключевые слова: влагозапас снежного покрова, биоклиматическая поясность, климатические изменения, зимний период, ГИС-технологии, национальный парк «Красноярские Столбы».

DOI: 10.15372/SJFS20240405

ВВЕДЕНИЕ

Изменению климата в Сибири посвящено множество исследований, в некоторых из них указывается, что наибольшие климатические сдвиги наблюдаются в южных районах Западной и Средней Сибири (Чебакова, Парфенова, 2006; Паромов и др., 2017; Гончарова, Кнорре, 2018). При этом потепление зимнего периода выражено наиболее ярко в сравнении с летним периодом и среднегодовым повышением температур в целом.

Так, по данным Н. М. Чебаковой и Е. И. Парфеновой (2006), с 50-х годов до конца XX в. на

территории Средней Сибири зимнее потепление на юге, особенно в горах, составило 2–4 °С, в то время, как летнее потепление для всего региона оценивается лишь в 1 °С. Изменения осадков за тот же период имеют более сложный характер, однако для юга Сибири отмечается общее уменьшение их количества на 4–8 % (Кнорре и др., 2021).

Схожие тенденции отмечены В. В. Паромовым с соавт. (2017) на территории Западной Сибири. Среднегодовые температуры воздуха за 1986–2015 гг. в этом регионе повсеместно увеличились по отношению к климатической норме (1966–1985 гг.). При этом наиболее зна-

чимые изменения отмечены в зимний период года в ландшафтных зонах средней – южной тайги (на 1.5 °С) и южной тайги – лесостепи (на 1.4 °С), в то время как температура летнего периода показала рост на 0.5–0.6 °С.

В связи с данной климатической тенденцией рассматриваются как адаптационные возможности различных хвойных пород к происходящим изменениям (Пахарькова, Михальчук, 2015; Тихонова, Корец, 2021), так и возможные сценарии дальнейшей трансформации растительного покрова в регионе с изменением расположения растительных зон в Сибири (Парфенова и др., 2004; Чебакова, Парфенова, 2006). Зонай своеобразного трансформационного напряжения, по мнению указанных авторов, является широкая полоса растительного покрова, проходящая по долине р. Енисей вплоть до южной границы плато Путорана. В нее попадают и таежные экосистемы национального парка «Красноярские Столбы».

Яркой иллюстрацией уже начавшейся трансформации растительного покрова этой особо охраняемой природной территории (ООПТ) является массовая гибель пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) вследствие масштабной инвазии короеда уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) (Кнорре и др., 2015). Инвазия данного вида приобрела масштабный характер и затронула практически всю территорию России с участками произрастания данного вида пихты. Наиболее вероятная причина ослабления пихты, способствовавшей столь губительному влиянию короедов-инвайдеров, по мнению В. И. Харука с соавт. (2019; Kharuk et al., 2019), в нашем регионе – длительный водный стресс, наличие которого подтверждается усилением зависимости индекса радиального прироста (ИП) пихты сибирской от индекса сухости (SPEI) и влажности корнеобитаемого слоя (ВКС) с 1985 по 2017 г.

В результате синергетического воздействия водного стресса и короедов, размножению которых также благоприятствовало увеличение вегетационного периода, наибольшие повреждения пихтовых древостоев произошли в течение всего 3 лет (2014–2016 гг.) и охватили к 2017 г. 75 % площади пихтарников ООПТ (Харук и др., 2019; Kharuk et al., 2019). Обработка материалов дистанционного зондирования Земли, выполненная специалистами Центра защиты леса Красноярского края (филиал ФБУ «Рослесозащита»), показала, что суммарная площадь поврежденных древесных насаждений на данной терри-

тории к началу августа 2019 г. составила свыше 20 тыс. га (Шайдулов и др., 2019).

Влияние температурного фактора на активность фотосинтетического аппарата пихты сибирской и ели сибирской (*Picea obovate* Ledeb.) в осенне-зимний период на территории национального парка оценивалось методом РАМ-флуориметрии (Пахарькова, Михальчук, 2015). Установлено, что роль температур для возобновления фотосинтетической активности по показателю эффективного фотохимического квантового выхода $\Upsilon(II)$ в зимне-весенний период ожидаемо выше, чем в осенний. В осенний период фотосинтетическая активность наиболее сильно коррелировала с ходом максимальных дневных, а не среднесуточных температур. При этом авторы исследования указывают на тот факт, что реакция на температурные изменения более ярко выражена у хвои второго года жизни, по сравнению с хвоей первого года, а пихта и ель в осенний период более чувствительны к изменениям температуры по сравнению с представителями рода сосна (*Pinus* L.).

Активизация фотосинтетической активности ранней весной и неизбежное усиление транспирации при отсутствии поступления воды из почвы приводит к обезвоживанию хвои, вплоть до ее усыхания. Особенно страдает хвоя первого года жизни, имеющая менее плотную кутикулу. Среди хвойных пород национального парка именно пихта наиболее подвержена этому явлению, особенно молодые деревья, а частота его проявления в последние годы заметно увеличилась в связи с ростом ранневесенних температурных аномалий.

В большинстве упомянутых исследований основное внимание уделялось температурному фактору и его влиянию на физиологические процессы. Отсутствие непосредственной связи ИП пихты с осадками при достоверном наличии водного стресса (Харук и др., 2019; Kharuk et al., 2019) и одновременно опровержение наличия процессов иссушения климата другими авторами (Tshebakova et al., 2022) заставляет обратить более пристальное внимание на вопрос формирования почвенного влагозапаса к началу вегетационного периода.

Огромное значение для наполнения почвы влагой имеет влагозапас в снежном покрове, накопленный к началу активного снеготаяния.

Проблеме оценки снегозапасов на лесных территориях как в Сибири, так и за ее пределами посвящено множество работ, в которых используются различные подходы (Онучин,

Протопопов, 1984; Протопопов, Онучин, 1992; Григорьев, Телегина, 2015; Онучин, Данилова, 2017; Онучин, Буренина, 2018), рассматривается влияние отдельных факторов среды, включая антропогенные воздействия (Онучин, Данилова, 2012; Буренина и др., 2013).

При интенсификации климатических сдвигов особую актуальность приобретает оценка пространственно-временной динамики влагозапаса снежного покрова (СП) как основы пополнения ресурсов почвенных вод. Понимание масштаба этих флуктуаций, возможно, даст ключ к пониманию механизмов формирования водного стресса у чувствительных видов растений, таких как пихта сибирская.

В данной работе оценивался современный диапазон варьирования общего влагозапаса СП, сформированный к началу марта в низкогорьях Восточного Саяна, находящихся на контакте с лесостепью. Оценка влагозапаса СП проводилась на основе масштабной снегомерной съемки территории национального парка «Красноярские Столбы» за период 2018–2023 гг. Для реализации поставленной цели были решены следующие задачи:

1) проанализирована пространственная неоднородность снежного покрова по его высоте с использованием статистических и картографических методов;

2) выполнены расчеты влагозапаса СП на основе данных натурных исследований, регрессионного анализа и ГИС-технологий;

3) определены зоны максимальной нестабильности снегонакопления по критериям высоты снега и влагозапаса СП;

4) выполнен сравнительный анализ итогового влагозапаса СП с данными из официальных источников;

5) представлен результат исследования на фоне многолетних трендов по срокам залегания постоянного СП за 70 лет метеонаблюдений на данной территории.

Настоящая работа является частью программы комплексного экологического мониторинга, проводимого на территории национального парка «Красноярские Столбы».

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования послужила территория национального парка «Красноярские Столбы», расположенная в северо-западной оконечности Куйсумского хребта Восточного Саяна.

В геоморфологическом отношении – это междуречье правых притоков р. Енисей (Базаихи, Маны и Большой Слизневой), 93.5 % площади которого находится в диапазоне абсолютных отметок от 300 до 700 м н. у. м. Участки с высотой местности свыше 700 м н. у. м. занимают незначительную площадь территории (2.2 %), как и участки ниже 300 м н. у. м. (4.3 %). Максимальные высоты – Кайдынский хребет (832 м н. у. м., южная оконечность) и г. Абатак (803 м н. у. м., восточная оконечность).

Центральная часть территории приподнята, неоднородна по своей структуре и состоит из трех хребтов, переходящих один в другой. Высокие водоразделы южной и центральной части национального парка часто представлены типичными выровненными поверхностями древнего пенеплена, переходящими в покатые склоны, а местами – обрывающиеся структурно-денудационными уступами. В направлении с юга на север снижается абсолютная высота местности. В северной части и по периферии рельеф имеет сильно расчлененный характер, среди форм преобладают гребневидные водоразделы, эродированные крутые склоны, иногда с осыпями и выходами скал. Долины большинства ручьев и рек узкие и слабо разработанные (рис. 1).

Благодаря такому орографическому строению на территории выделяется два высотных пояса – нижний (до 500 м н. у. м.) и верхний (500–800 м н. у. м.), примерно равных по площади (50.5 и 49.5 % соответственно), но отличающихся не только формами рельефа, но и климатическими характеристиками, и растительным покровом. Т. Н. Буториной (1961) они определены как средне- и низкогорный.

Биоклиматические пояса имеют концентрическую структуру размещения (Назимова и др., 2010):

– пояс горной темнохвойной тайги с включением интразональных сосняков, занимающий центральную, наиболее возвышенную, часть ООПТ;

– пояс светлохвойных и мелколиственно-светлохвойных лесов с элементами степных сообществ, долинными лугами и долинными темнохвойными (преимущественно еловыми) лесами, расположенный по периферии.

Растительный покров нижнего пояса национального парка крайне неоднороден, поскольку вмещает биогеоценозы (БГЦ) с характерными специфическими чертами трех ботанико-географических районов: Красноярской лесостепи, горной тайги Восточного Саяна и подтайги

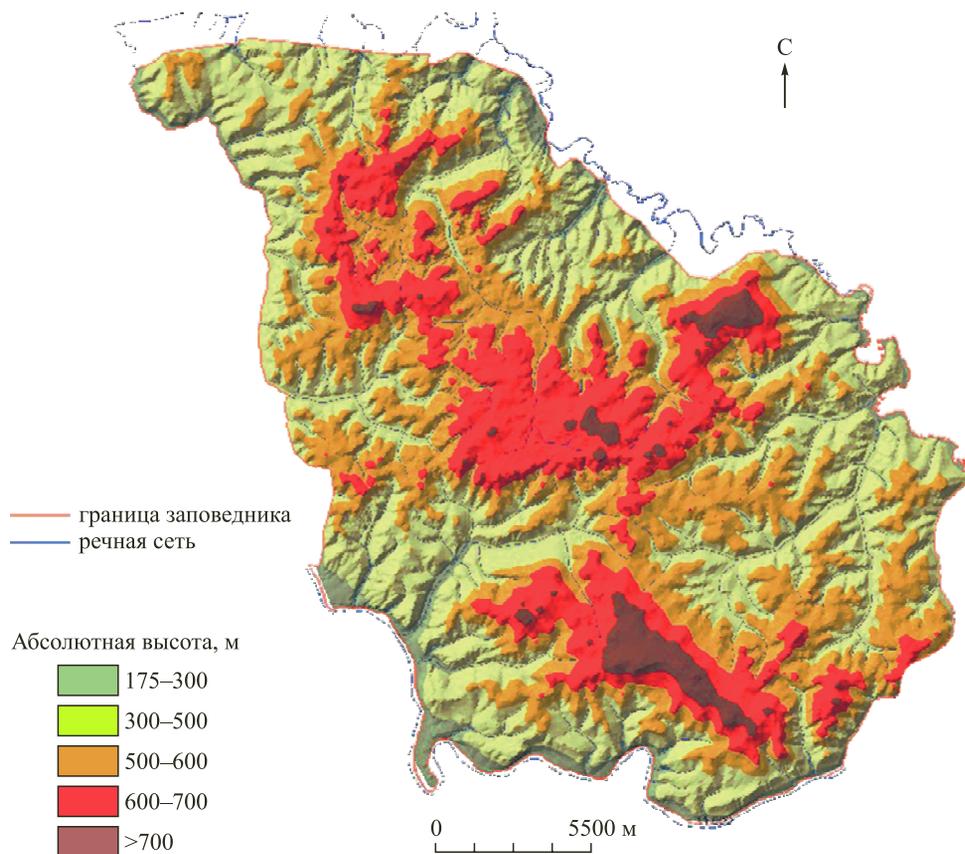


Рис. 1. Гипсометрическая карта-схема территории национального парка «Красноярские Столбы» (Проект..., 2007).

Среднесибирского плоскогорья (Андреева, Тупицына, 2014).

До инвазии короеда полиграфа уссурийского, уничтожившего большую часть пихтовых древостоев, 98 % земель ООПТ были покрыты лесом. Доля нелесных земель (степи, луга, скалы, каменистые осыпи и пр.) не превышала 2 %. Среди лесообразующих пород абсолютно преобладали сосняки (45.5 %) и пихтачи (29.6 %), роль в структуре лесов ели, осины (*Populus tremula* L.) и лиственницы (*Larix* Mill.) была заметно ниже (7.5; 6.7 и 6.3 % соответственно) (Проект..., 2007).

Горно-таежный пояс национального парка характеризуется умеренно холодным климатом. Среднегодовая температура воздуха за последние 20 лет составила 0.6 °С. Средние многолетние температуры самого холодного месяца (январь) –16.3 °С, самого жаркого (июль) 16.8 °С (Андреева, Тупицына, 2014). Средняя относительная влажность воздуха 77 %, от трети до половины годовой нормы осадков приходится на летние месяцы. Продолжительность залегания устойчивого снежного покрова к началу XXI в. составляла в среднем 200 дней.

Климат пояса лиственно-светлохвойных лесов, в сравнении с климатом горно-таежного пояса, менее холодный, но с более резко выраженной континентальностью (годовая амплитуда температур воздуха 34.2 °С). Здесь выпадает примерно на 25 % меньше осадков, а средняя относительная влажность воздуха – 66 %. Вегетационный период в нижнем поясе продолжительнее примерно на 2 нед.

Многолетними данными, полученными на метеостанции «Столбы» (горно-таежный пояс, 532 м н. у. м.), подтверждается не только общее потепление климата данной территории, но и заметное потепление зим. За период с 1947 по 2016 г. среднегодовая температура увеличилась на 1.8 °С, а средняя температура зимы возросла на 2.6 °С (Гончарова, Кнорре, 2018). Параллельно с потеплением последние два десятилетия развивается устойчивый тренд на уменьшение среднегодового количества осадков: с 1947 по 2006 г. по десятилетним циклам оно составляло в среднем 680.0 мм; с 2007 по 2016 г. – 629.3 мм; с 2017 по 2022 г. – 566.8 мм. Таким образом, наблюдается не просто снижение годового поступления осадков, но и интенсификация данного

процесса во времени. Причем длительные изменения в накоплении зимних осадков (ноябрь – март) также имеют тенденцию на снижение (Кнорре и др., 2021).

Поступление твердых атмосферных осадков как одного из метеопараметров среды определяется на м/с «Столбы» классическим методом с использованием осадкомера Третьякова. Наблюдения за динамикой снегонакопления и снеготаяния осуществляются на шести постоянных снегомерных площадках: в горно-таежном поясе – на м/с «Столбы»; в низкогорном – на 5 площадках, расположенных по периферии национального парка.

Для детализации пространственного распределения снежного покрова по территории ООПТ в конце зимнего периода (конец февраля – первая декада марта) осуществлялись единовременные снегомерные наблюдения на постоянных маршрутах с учетом общих рекомендаций Росгидромета (Наставление..., 1969). Ежегодная протяженность снегомерных маршрутов в среднем за период составила 330.7 км и охватила большую часть национального парка с различными оргграфическими условиями. Измерения высоты снега на маршрутах выполнялись с интервалом около 1 км на участках без явных признаков метелевых наносов и влияния крон темнохвойных пород (чтобы исключить перехват снега).

По результатам снегомерной съемки с GPS-позиционированием средних значений в программе ArcGIS с использованием интерполятора обратно взвешенных расстояний (InverseDistanceWeighted – IDW) построены карты высоты снежного покрова (ВСП). Основные классы легенды выделялись с шагом 10 см высоты снега. Начальный класс включал все малоснежные участки – с высотой снега до 30 см включительно, а конечный – участки с высотой снега более 100 см. Изменение размерности краевых классов легенды обусловлено крайне низкими суммарными площадями участков с экстремальными значениями высоты снега (как минимальными, так и максимальными). На полученном картографическом материале в программе ArcGIS проводился расчет площадей по классам ВСП. При этом подразумевалось, что классы ВСП отражают различия не только по высоте, но и по структуре снежной толщ, поскольку высота является функцией режима снегонакопления.

Плотность снега определялась на 22 постоянных участках мониторинга химического состава снежной воды, расположенных в разных

ландшафтных условиях национального парка (Тропина, Кнорре, 2019). Пробы отбирались на всю глубину снежного покрова (Василенко и др., 1985) с помощью полимерной трубы диаметром 10.3 см. Плотность снега определялась из осредненной пробы общей массой не менее 3.5 кг (3 керна и более в зависимости от высоты снега).

Эмпирические данные о высоте и плотности снега на опорных пунктах послужили основой для определения математической зависимости влагозапаса (y) от высоты снежного покрова (x) для каждого зимнего периода. Влагозапас СП рассчитывался для всех участков ООПТ с известной высотой снега и координатами через уравнения линейной регрессии (Львовский, 1988). На основании полученных эмпирических и расчетных данных влагозапаса СП построены рабочие карты для каждого зимнего периода. Основные классы влагозапаса в легенде выделены с размерностью в 10 мм, размер крайних классов, в силу незначительной площади с экстремальными значениями немного расширен ($< 20 \text{ мм} \dots > 10 \text{ мм}$). Для каждого выделенного класса влагозапаса в программе ArcGIS проведен расчет занимаемой площади (в га). В дальнейшем полученные по классам влагозапаса СП средние объемы снежной воды суммировались. Средневзвешенный показатель рассчитывался как отношение суммарного влагозапаса к площади. Статистическую обработку данных проводили в программе Excel (Microsoft Office Professional Plus 2016) с использованием стандартного пакета анализа данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственный рисунок снежного покрова (по ступеням высоты) в конце зимнего периода в разные годы исследования отличается высокой изменчивостью, особенно в пределах Центрального хребта (рис. 2).

Наибольшим сходством территориального распределения участков с различной высотой снега характеризуются карты ВСП за 2018, 2019 и 2022 гг. Пространственная неоднородность СП в 2020 и 2021 гг. имеет экстремально противоположные варианты для 6-летнего периода (min количество классов ВСП и max количество классов ВСП соответственно) (табл. 1).

Группировка данных по классам ВСП в три более крупные категории – малоснежные участки ($< 50 \text{ см}$), со средней мощностью снежного

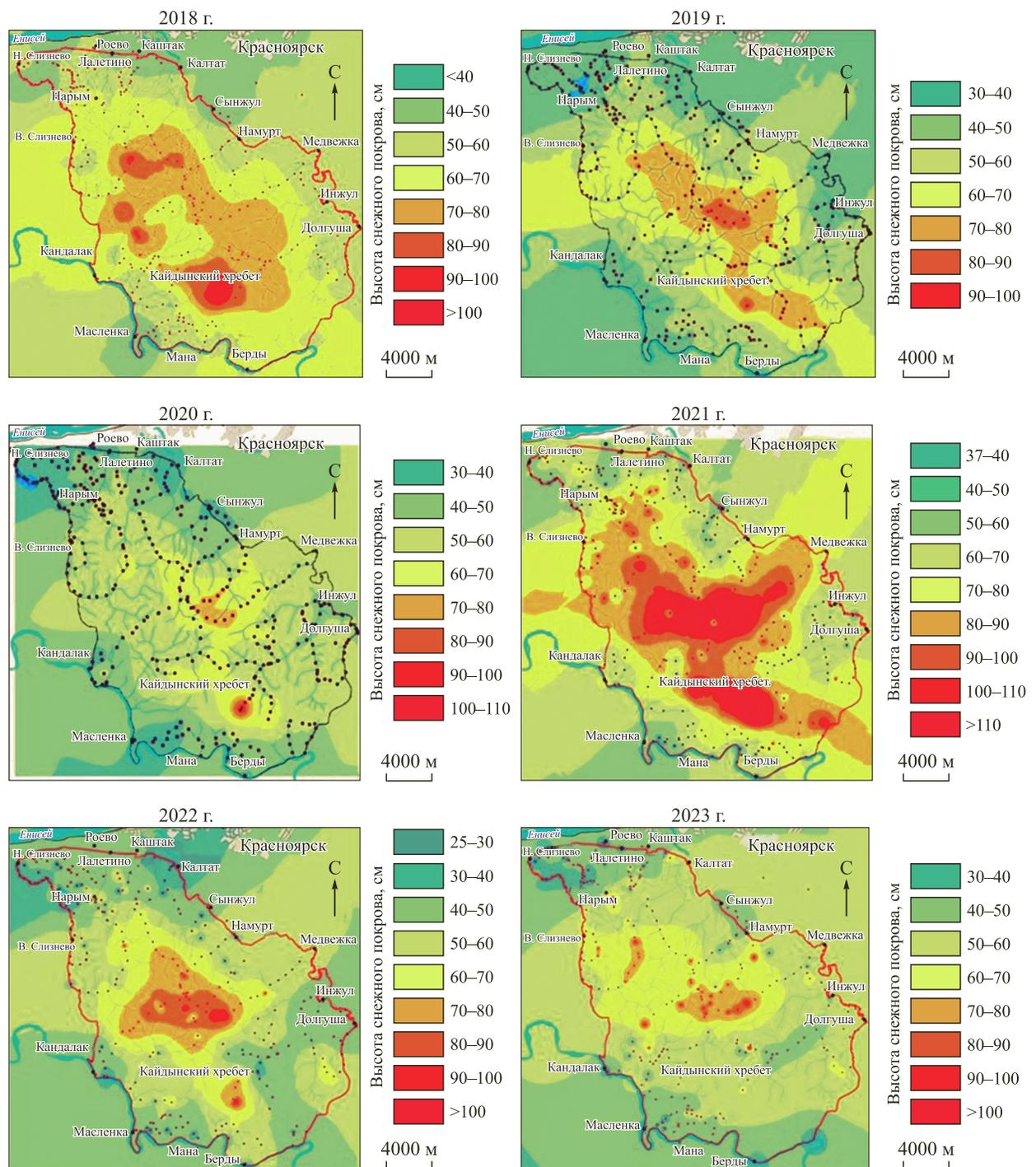


Рис. 2. Пространственная неоднородность снегонакопления на территории национального парка «Красноярские Столбы» за 2018–2023 гг. (точки отражают GPS-привязку снегомерной съемки).

покрова (50–70 см) и многоснежные (> 70 см), показала, что основу снежного покрова ООПТ к концу зимнего периода в 5 случаях из 6 (исключая 2021 г.) составили участки с ВСП 50–70 см, в то время как соотношение мало- и многоснежных участков по годам сильно изменялось (рис. 3).

Кроме того, было выполнено ранжирование результатов снегомерной съемки по показате-

лю абсолютной высоты местности, результаты статистической обработки которого приведены в табл. 2.

Наибольшая ошибка среднего для участков с абсолютными отметками выше 700 м н. у. м. обусловлена меньшей частотой измерений в данной категории. Тем не менее в 6-летнем срезе ошибка средней высоты снега во всех рангах имеет близкие значения.

Таблица 1. Пространственно-временная динамика площадей с разной высотой снежного покрова на территории национального парка «Красноярские Столбы» за 2018–2023 гг.

Год	Распределение площадей (%) по высоте снежного покрова, см								
	< 30	30–40	40–50	50–60	60–70	70–80	80–90	90–100	> 100
2018	0.003		5.563	27.486	36.432	24.532	4.701	1.253	0.030
2019	0	0.820	17.830	36.690	26.640	16.060	1.910	0.050	0
2020	0.427	8.467	23.136	49.818	15.505	2.194	0.326	0.127	0
2021	0	0.004	0.288	5.172	22.524	22.792	25.117	12.041	12.062
2022	0.027	4.294	29.812	35.313	16.561	9.641	3.925	0.425	0.003
2023	0.042	3.250	19.350	48.447	22.862	5.234	0.760	0.052	0.004
<i>V, %</i>	203.69	99.27	69.17	48.43	32.54	68.81	154.55	205.70	244.05

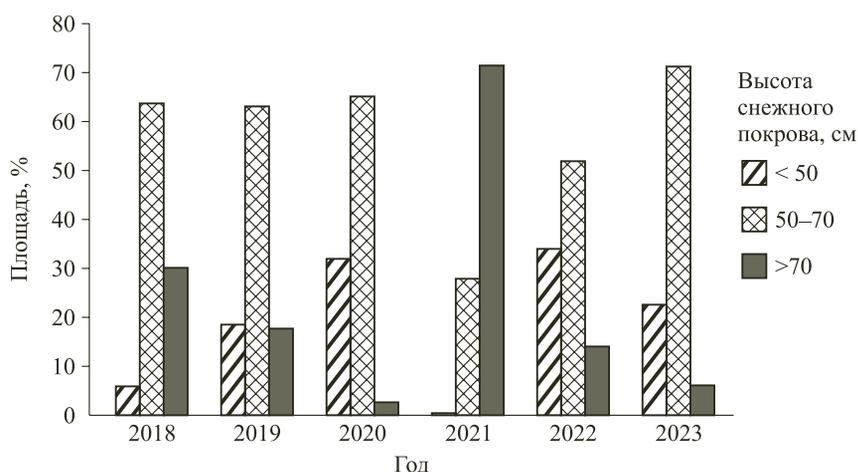


Рис. 3. Соотношение площадей, относящихся к различным категориям ВСП по уровню снежности, за 2018–2023 гг.

Максимальные значения средней высоты снега по всем рангам абсолютных отметок ожидаемо зафиксированы зимой 2021 г., минимальные выявлены в разные годы: на участках с высотой местности до 400 м н. у. м. – в 2020 г., 400–500 м и 600–700 м н. у. м. – в 2022 г., 500–600 м и свыше 700 м н. у. м. – в 2023 г. Зимы 2018 и 2019 гг. продемонстрировали средний диапазон ВСП для всех рангов абсолютных отметок (не отмечено ни одного экстремума).

Изменение мощности снежного покрова (по осредненным за 6-летний период данным) с ростом абсолютной высоты местности на данной территории имело экспоненциальную зависимость (рис. 4).

Увеличение интенсивности нарастания мощности снега на каждые 100 м высоты отмечалось с отметки около 500 м н. у. м.

Для 22 участков постоянной сети мониторинга на основании эмпирических данных о плотно-

Таблица 2. Средняя высота снежного покрова (с ошибкой среднего) по градиенту абсолютной высоты местности за 2018–2023 гг.

Год	Средняя высота снега (см) на участках с разной абсолютной высотой местности, м н. у. м.						
	< 200	200–300	300–400	400–500	500–600	600–700	> 700
2018	47.33 ± 4.43	54.39 ± 1.16	61.54 ± 1.31	69.94 ± 1.73	69.84 ± 1.84	73.65 ± 2.87	87.14 ± 6.55
2019	42.00 ± 1.98	48.29 ± 0.71	52.22 ± 0.88	58.60 ± 1.29	61.37 ± 1.43	67.21 ± 1.80	81.33 ± 5.51
2020	28.50 ± 1.07	39.37 ± 0.93	46.67 ± 0.89	51.67 ± 1.16	57.72 ± 1.51	65.73 ± 1.95	86.29 ± 6.89
2021	55.60 ± 1.96	65.64 ± 1.40	70.83 ± 1.04	75.53 ± 1.66	83.03 ± 2.72	95.93 ± 3.35	103.56 ± 11.48
2022	37.38 ± 1.17	44.49 ± 1.00	48.22 ± 0.92	51.00 ± 1.24	57.97 ± 1.89	65.07 ± 3.37	79.71 ± 2.59
2023	43.50 ± 1.38	45.62 ± 1.57	48.04 ± 1.31	51.60 ± 1.74	53.81 ± 1.73	68.64 ± 2.83	77.47 ± 2.65
Итого	42.39 ± 3.73	49.63 ± 3.78	54.59 ± 3.93	59.72 ± 4.33	63.96 ± 4.41	72.71 ± 4.81	85.92 ± 3.85

Примечание. Полужирным курсивом выделены экстремумы.

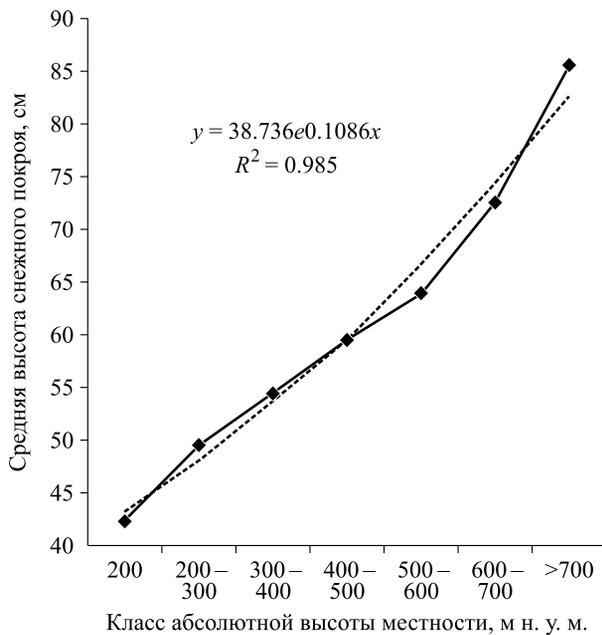


Рис. 4. Распределение усредненных данных высоты снежного покрова за 2018–2023 гг. по классам абсолютной высоты местности.

1 – < 200 м; 2 – 200–300 м; 3 – 300–400 м; 4 – 400–500 м; 5 – 500–600 м; 6 – 600–700 м; 7 – > 700 м).

сти и высоте снега был рассчитан фактический его влагозапас. Высокий уровень прямой корреляции ($r = 0.74–0.96$; $p < 0.001$) между высотой и влагозапасом СП на контрольных участках дает

возможность оценить влагозапас для всех участков с известной высотой снега через применение регрессионного анализа (табл. 3).

Исходя из полученных результатов, наиболее достоверные расчетные значения влагозапаса СП получены за зимние периоды 2018 и 2022 гг.

Средняя ошибка аппроксимации (\bar{A}), выходящая за пределы 10 %, может указывать на необходимость увеличения количества определений плотности снега при проведении дальнейших исследований. Тем не менее индекс детерминации R^2 свидетельствует о правомерности использования приведенных линейных уравнений для расчета влагозапаса по данным о высоте снега. Статистические параметры полученных расчетных выборок влагозапаса СП по каждому зимнему периоду приведены в табл. 4.

Незначительные показатели коэффициента вариации (V) и ошибки среднего (m) подтверждают удовлетворительное качество полученных расчетных значений содержания воды в снеге. Сравнительный анализ расчетного влагозапаса с фактическими данными по количеству выпавших твердых осадков и количеству снежных дней за сезон не выявил статистически значимых связей ($r = 0.43–0.33$; $p < 0.005$ соответственно).

Таблица 3. Параметры регрессионного анализа зависимости влагозапаса в снеге от его высоты на территории национального парка за 2018–2023 гг.

Год	n	h , см min–max	Уравнение линейной регрессии	R^2	\bar{A} , %	Z , 10^6 м^3	$Z_{\text{ср.вз}}$, мм
2018	267	39–110	$y = 2.556x - 25.614$	0.92	7.84	66.7520	141.478
2019	389	30–95	$y = 2.1326x + 5.4468$	0.60	11.33	61.9258	131.249
2020	379	20–110	$y = 1.5385x + 17.241$	0.63	14.95	46.5935	98.753
2021	374	37–160	$y = 3.11x - 58.397$	0.83	13.49	89.6862	190.086
2022	324	25–105	$y = 2.191x - 7.9323$	0.93	6.37	53.9130	114.266
2023	316	15–118	$y = 1.8548x + 15.787$	0.87	15.57	56.3820	119.499

Примечание. n – число измерений; h – диапазон высот; R^2 – индекс детерминации; \bar{A} – средняя ошибка аппроксимации; Z – суммарный влагозапас в снеге до начала снеготаяния; $Z_{\text{ср.вз}}$ – средневзвешенный влагозапас в снеге.

Таблица 4. Статистические параметры полученных расчетных выборок влагозапаса СП (мм) на фоне данных по твердым осадкам за 2018–2023 гг.

Год	Влагозапас снега, мм			SD	V , %	n	Количество твердых осадков, мм	Число дней с осадками
	min	max	$X_{\text{ср}} \pm m$					
2018	74	256	139 ± 2.13	34.79	25.05	245	166.60	44
2019	69	206	125 ± 1.33	26.20	20.88	367	165.70	35
2020	48	186	95 ± 1.14	22.23	23.43	357	207.66	49
2021	57	439	179 ± 3.11	60.16	33.65	352	211.00	53
2022	47	222	107 ± 1.74	31.26	29.20	302	96.45	44
2023	44	201	113 ± 1.64	29.20	25.78	294	84.95	46

Примечание. SD – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации; n – объем выборки.

Таблица 5. Достоверность различий (по *t*-критерию Стьюдента) накопленного влагозапаса снега в биоклиматических поясах национального парка «Красноярские Столбы» за 2018–2023 гг.

Высота, м н. у. м.	Годы											
	2018		2019		2020		2021		2022		2023	
	Z_{cp} , мм	t	Z_{cp} , мм	t	Z_{cp} , мм	t	Z_{cp} , мм	t	Z_{cp} , мм	t	Z_{cp} , мм	t
< 500	130.37	6.55	117.78	8.77	86.53	11.30	160.06	11.13	95.70	9.11	104.97	7.27
> 500	160.30		142.60		112.65		243.98		131.05		130.33	

Таким образом, за проанализированный 6-летний период влагозапас снежного покрова, сформированный на территории национального парка к концу первой декады марта, изменялся в довольно широком диапазоне значений: $\Delta Z 43.1 \cdot 10^6 \text{ м}^3$ или $\Delta Z_{cp, в3} 91.34$ мм на единицу площади в жидком эквиваленте. Минимальная амплитуда влагозапаса СП наблюдалась между двумя первыми зимами в периоде (2018 и 2019 гг.) и двумя последними (2022 и 2023 гг.) ($\Delta Z_{cp, в3} 10.23$ и 5.23 мм соответственно); более значительные расхождения выявлены между зимами 2019 и 2023 гг. ($\Delta Z_{cp, в3} 11.75$ мм); 2020 и 2022 гг. ($\Delta Z_{cp, в3} 15.52$ мм). Влагозапас СП зимних периодов 2020 и 2021 гг. отличается в 1.92 раза, 2021 и 2022 гг. – в 1.66 раз.

Для данной территории выявлена не только выраженная межгодичная динамика влагозапаса СП, но и неравномерное его распределение по биоклиматическим поясам (условная граница между поясами 500 м н. у. м), статистически достоверные различия между которыми наблюдались во всех рассматриваемых зимних периодах ($t > 2.5758$ при уровне значимости $p = 0.01$) (табл. 5).

Характерно, что максимальные расхождения в объеме накопленной снежной воды между поясами проявилась в годы с экстремальными значениями общего влагозапаса, а амплитуда колебаний среднего влагозапаса в горно-таежном поясе в 1.79 раза выше, нежели в поясе светлохвойных и смешанных лесов ООПТ.

Существенная погодичная вариация линейных показателей снегонакопления (высота СП), расчетных показателей снежного влагозапаса (Z), существенные расхождения значений последнего в экстремальные по погодным условиям годы в биоклиматических поясах ООПТ свидетельствуют о разной степени уязвимости экосистем таежного и подтаежного типа в условиях сильной межгодичной variability климата. Исходя из представленных результатов таежные экосистемы испытывают на себе более существенное трансформационное воз-

действие со стороны климатических факторов, особенно те, что находятся на контакте с подтайгой.

Полученные для территории национального парка «Красноярские Столбы» расчетные значения влагозапаса СП вполне сопоставимы с данными других авторов, работавших на территории Красноярского края (Буренина и др., 2013), с соответствующей поправкой на высоту снежного покрова. Кроме того, полученные результаты сверялись с данными Росгидромета по стране в целом и по двум квазиоднородным климатическим регионам (VI – Центр и юг Восточной Сибири; VIII – Алтай и Саяны), на границе которых расположена территория национального парка (Доклад..., 2019–2023). Особого внимания заслуживают годы, наиболее контрастные по итоговому влагозапасу СП.

Так, продолжительность залегания снежного покрова зимой 2019/20 г. в среднем по России оказалась значительно меньше климатической нормы, а аномалия продолжительности залегания снежного покрова на территории Алтая и Саян попала в десятку наибольших отрицательных значений (Доклад..., 2021). Кроме того, в целом для страны запас воды в снеге на лесном маршруте оказался ниже климатической нормы. На региональном уровне положительная аномалия по влагозапасу в лесу сформирована максимальным запасом воды в снеге лесных угодий Алтайского края, значительно превысившим норму зимой 2019/20 г. и нивелировавшим локальные отклонения противоположной направленности, характерные для территории национального парка.

Зимой 2020/21 г. на территории Алтая и Саян, как и в среднем по стране, максимальная высота снежного покрова оказалась значительно выше климатической нормы и попала в десятку наибольших значений в ранжированном ряду (за 1967–2021 гг.). Кроме того, для гор Южной Сибири отмечены положительные аномалии запаса воды в снеге как на открытых пространствах, так и под лесом (Доклад..., 2022).

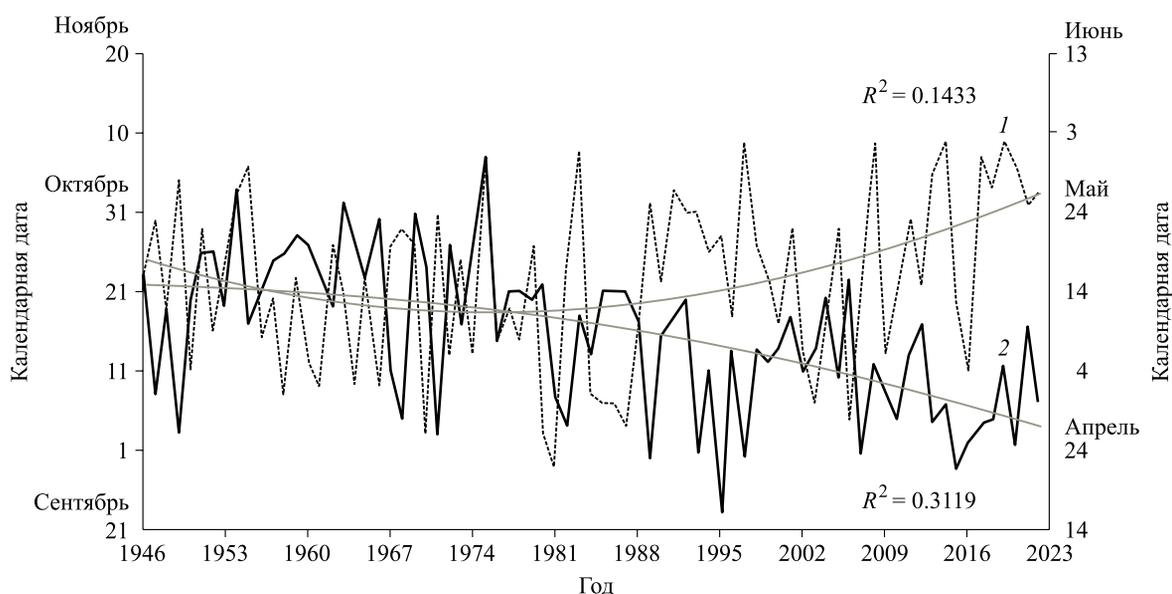


Рис. 5. Сроки установления (1) и полного схода (2) устойчивого снежного покрова на мониторинговой площадке метеостанции «Столбы» за 1946–2022 гг. Аппроксимирование полиномом 2-й степени с уровнем достоверности аппроксимации (R^2).

Таким образом, полученные нами результаты не противоречат общим климатическим трендам рассмотренных зимних периодов. Удовлетворительность результатов статистического анализа расчетных значений влагозапаса СП свидетельствует о правомочности дальнейшего применения использованного нами комбинированного подхода для определения данного показателя в более длительной перспективе и возможности поиска основных факторов, обуславливающих его изменчивость.

Влагозапас снежного покрова, безусловно, является интегральной комплексной величиной сопряженного влияния большого числа метеорологических условий, включая осадки зимнего периода (их общее количество, обилие и характер распределения внутри сезона), температурный режим (ход температур и экстремумы) и ветровую нагрузку. Анализ связей влагозапаса снега с конкретными метеопараметрами является предметом отдельных изысканий. В контексте настоящего исследования уместно сопоставить полученные результаты с общей продолжительностью залегания устойчивого снежного покрова на данной территории.

В течение рассматриваемого нами периода (зимы 2018–2023 гг.) установление постоянного снежного покрова в верхнем поясе национального парка неизменно происходило в первой декаде ноября, а сход его колебался в интервале с 25 апреля по 10 мая. Таким образом, средняя за 6 лет продолжительность залегания устойчи-

вого снежного покрова в горно-таежном поясе составила 178 дней, а в нижнем поясе – 156 дней, что заметно ниже многолетней нормы (200 дней к началу XX в.). Тенденция на сокращение периода снегонакопления отражает многолетний характер изменений в сроках установления и схода снежного покрова (рис. 5).

Указанные сдвиги в формировании и разрушении устойчивого снежного покрова являются естественным откликом на существенное потепление весеннего и осеннего периода, удлинения сезона с положительными температурами воздуха. Эти тенденции не могли не отразиться на общем снегонакоплении на разных высотно-поясных уровнях национального парка. Сравнительный анализ снегонакопления по усредненным данным высоты СП для нижнего пояса национального парка и возвышенной центральной его части до 1980-х годов и после показал существенное снижение ВСП, наиболее выраженное в нижнем поясе (Кнорре и др., 2023). Однако высота снега – это лишь один из критериев, определяющих его влагозапас, не менее важна плотность снега. Показатель влагозапаса как функция двух указанных факторов наибольшую нестабильность демонстрирует в верхнем поясе национального парка, особенно на контакте двух биоклиматических поясов.

В условиях современных климатических изменений особенности снегонакопления в горных экосистемах играют существенную роль в формировании почвенной влаги, использу-

мой в начале вегетации. Многолетняя практика возделывания сельскохозяйственных культур в засушливых регионах нашей страны свидетельствует о том, что запас продуктивной влаги в почве формируется именно в зимний период, а ирригационные приемы не дают такого положительного эффекта, как снегонакопление (Гусев, 1992).

По аналогии можно предположить, что и в лесных сообществах водный стресс, обусловленный недостатком продуктивной влаги в весенний период, не будет компенсироваться в полной мере поступлением атмосферных осадков в течение теплого времени года. Возможно, по этой причине оценка происходящих в лесных экосистемах изменений с помощью общепринятых индексов увлажнения или сухости не дает желаемой ясности.

Изучение влияния процессов формирования продуктивной почвенной влаги в лесных экосистемах на их устойчивость к происходящим климатическим изменениям, на устойчивость конкретных лесообразующих пород, на наш взгляд, является одним из актуальных и перспективных направлений.

Безусловно, важное влияние на формировании почвенного влагозапаса весной, кроме влагозапаса в снеге, будет оказывать и характер снеготаяния, который определяется интенсивностью нарастания положительных температур воздуха, глубиной и степенью промерзания почвогрунтов, количеством и обилием дождей в период схода снега. Тем не менее влагозапас снежного покрова является ключевым фактором формирования продуктивной почвенной влаги в умеренных широтах, во многом определяющим вегетацию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведена оценка влагозапаса снежного покрова в национальном парке «Красноярские Столбы» за 2018–2023 гг. с использованием данных снегомерной съемки и методов современного картографирования. Получены статистически достоверные данные по показателям снегонакопления на разных орографических уровнях. Показано сокращение продолжительности залегания снежного покрова за период наблюдений более 70 лет.

Полученные результаты дают возможность проведения в дальнейшем более подробного анализа по 1) определению зон наибольшей уязвимости растительного покрова из-за дефицита

почвенного влагозапаса в начале вегетационного периода; 2) оценке влияния влагозапаса СП на формирование объема весеннего половодья в водотоках национального парка и принимающих их водных объектах; 3) определению количественных параметров поступления поллютантов в составе снежных осадков на территорию национального парка как части балансового уравнения в круговороте элементов на данной территории.

Расчет влагозапаса в разных единицах измерения позволяет в дальнейшем легко использовать эти данные для решения различных задач. Так, средневзвешенный показатель влагозапаса СП очень удобно сравнивать с количеством атмосферных осадков, а суммарный показатель – использовать в водно-балансовых расчетах.

Представленные в статье данные о высокой варибельности показателей снегонакопления ($ВСП$, $Z_{ср}$), наиболее существенно отражающих особенности современного изменения климата, свидетельствуют о различной уязвимости лесных экосистем национального парка на разных орографических уровнях. Горная тайга ООПТ более уязвима к происходящим изменениям среды, нежели подтаежные комплексы.

Работа выполнена при финансовой поддержке АО «РУСАЛ Красноярск» (договор № 29.03.02/2022 от 01.03.2022) по проекту «Мониторинг антропогенного (техногенного) воздействия на лесные экосистемы национального парка «Красноярские Столбы».

Авторы выражают глубокую признательность государственным инспекторам отдела охраны заповедной территории национального парка «Красноярские Столбы» за существенный вклад в осуществление ежегодных снегомерных работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Е. Б., Тупицына Н. Н. Флора заповедника «Столбы». Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 304 с.
- Буренина Т. А., Шишикин А. С., Онучин А. А. Снежный покров на вырубках разных лет в пихтово-кедровых лесах Енисейского кряжа // Лесоведение. 2013. № 6. С. 26–36.
- Буторина Т. Н. К характеристике лесорастительных условий государственного заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповед. «Столбы». Красноярск, 1961. Вып. 3. С. 247–282.
- Василенко В. Н., Назаров И. М., Фридман Ш. Д. Мониторинг загрязнения снежного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 182 с.

- Григорьев В. Ю., Телегина А. А. Влагозапас снежного покрова Европейской части России по данным спутниковой гравиметрии // Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции «Научное обеспечение реализации «Водной стратегии Российской Федерации на период до 2020 года», Петрозаводск, 6–11 июля 2015 г. Т. 2. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2015. С. 122–128.
- Гончарова Н. В., Кнорре А. А. Основные тенденции изменений климата в заповеднике «Столбы» по данным собственной метеостанции за непрерывный период наблюдений 1947–2016 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2018. Вып. 8. С. 15–19.
- Гусев Е. М. Формирование режима и ресурсов почвенных вод в зимне-весенний период: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.01.03. М.: МГУ им. М. В. Ломоносова, 1992. 42 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет, 2019. 79 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет, 2020. 97 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. М.: Росгидромет, 2021. 104 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2021 год. М.: Росгидромет, 2022. 104 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2022 год. М.: Росгидромет, 2023. 104 с.
- Кнорре А. А., Разнобарский В. Г., Вагнорюс П. А., Шайдуров Р. Л., Лесников Е. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н. Угроза исчезновения пихтовых древостоев в результате инвазии полиграфа уссурийского (*Polygraphus proximus* Blandf.) в заповеднике «Столбы» // Тр. гос. заповед. «Столбы». Вып. 20. Красноярск, 2015. С. 211–221.
- Кнорре А. А., Гончарова Н. В., Ерунова М. Г. Динамика снежного покрова в национальном парке «Красноярские Столбы» за период 1950–2020 // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2021. Вып. 10. С. 50–55.
- Кнорре А. А., Целихин М. К., Щербаков В. М. Особенности формирования снежного покрова в горных условиях национального парка «Красноярские Столбы» за период 1946–2020 // Мониторинг состояния природных комплексов и многолетние исследования на особо охраняемых природных территориях: Сб. науч. тр. Шушенское: Саяно-Шуш. биосфер. заповед., 2023. С. 8–11.
- Львовский Е. Н. Статистические методы построения эмпирических формул: Учеб. пособие для вузов. М.: Высш. шк., 1988. 239 с.
- Назимова Д. И., Первунин В. А., Тростина Е. Ф., Ерунова М. Г. Ландшафтно-лесотипологическая структура заповедника // Тр. гос. заповед. «Столбы». Красноярск, 2010. Вып. 19. С. 16–38.
- Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. Л.: Гидрометеоздат, 1969. Вып. 3. Ч. I. 201 с.
- Онучин А. А., Буренина Т. А. Географический детерминизм – ключ к пониманию причин противоречий в оценке гидрологических функций лесов // Сб. науч. тр. гос. Никит. бот. сада. 2018. Т. 147. С. 11–13.
- Онучин А. А., Данилова И. В. Орографические эффекты распределения атмосферных осадков на юге Приенисейской Сибири // Геогр. и природ. ресурсы. 2012. № 3. С. 85–92.
- Онучин А. А., Данилова И. В. Способ определения количества и характера пространственного распределения твердых атмосферных осадков. Патент РФ на изобр. RU 2 617 452 С2. М.: Роспатент, 2017. 8 с.
- Онучин А. А., Протопопов В. В. Способ определения снегозапасов на водосборных бассейнах в темнохвойных лесах. Авт. свид-во на изобр. SU 1130260 А1. М.: Гос. ком. по изобр. и откр. при ГКНТ СССР, 1984. 2 с.
- Паромов В. В., Земцов В. А., Копысов С. Г. Климат Западной Сибири в фазу замедления потепления (1986–2015 гг.) и прогнозирование гидроклиматических ресурсов на 2021–2030 гг. // Изв. Том. политех. ун-та. Инжиниринг георесурсов. 2017. Т. 328. № 1. С. 62–74.
- Парфенова Е. И., Чебакова Н. М., Власенко В. И. Зависимости биоразнообразия растительного покрова разных уровней организации от климатических факторов (на примере Средней Сибири) // Сиб. экол. журн. 2004. Т. 11. № 5. С. 725–734.
- Пахарькова Н. В., Михальчук Я. П. Влияние температурного фактора на активность фотосинтетического аппарата пихты сибирской и ели сибирской во время осенней фотопериодической реакции // Тр. гос. заповед. «Столбы». Вып. 20. Красноярск, 2015. С. 148–153.
- Проект организации и ведения лесного хозяйства государственного учреждения государственной природный заповедник «Столбы»: Поясн. зап. Красноярск, 2007. Т. 1 Кн. 1. 337 с.
- Протопопов В. В., Онучин А. А. Способ определения снегозапасов в лесных массивах. Авт. свид-во на изобр. SU 1720575 А1. М.: Гос. ком. по изобр. и открыт. при ГКНТ СССР, 1992. 3 с.
- Тихонова И. В., Корец М. А. Изменчивость метеорологических условий произрастания хвойных пород в Средней Сибири с 1960 г. // Лесоведение. 2021. № 2. С. 173–186.
- Тростина Е. Ф., Кнорре А. А. Результаты мониторинга загрязнения снежного покрова заповедника «Столбы» и города Красноярска за период 2011–2018 гг. // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2019. Вып. 9. С. 47–62.
- Харук В. И., Шушпанов А. С., Петров И. А., Демидко Д. А., Им С. Т., Кнорре А. А. Усыхание *Abies sibirica* Ledeb. в горных лесах Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2019. Т. 26. № 4. С. 369–382.
- Чебакова Н. М., Парфенова Е. И. Прогноз продвижения границ леса при изменении климата к концу 20 века в Средней Сибири // Вычисл. технол. 2006. Т. 11. Ч. 3. Спец. выпуск. С. 77–86.
- Шайдуров Р. Л., Вединистов Р. В., Сахарков Ю. А., Инюшкин С. В., Голубев Д., Кнорре А. А., Ерунова М. Г. Лесопатологический мониторинг // Летопись природы ГПЗ «Столбы» за 2019 год. Кн. 77. Т. 1. С. 87–92.
- Kharuk V. I., Shushpanov A. S., Petrov I. A., Demidko D. A., Im S. T., Knorre A. A. Fir (*Abies sibirica* Ledeb.) morta-

lity in mountain forests of the Eastern Sayan Ridge, Siberia // *Contemp. Probl. Ecol.* 2019. V. 12. N. 4. P. 299–309 (Original Rus. text © 2019, V. I. Kharuk, A. S. Shushpanov, I. A. Petrov, D. A. Demidko, S. T. Im, A. A. Knorre, publ. in *Sib. ekol. zhurn.* 2019. V. 26. N. 4. P. 369–382).

Tshebakova N. M., Parfenova E. I., Bazhina E. V., Soja A. J., Groisman P. Y. Droughts are not the likely primary cause for *Abies sibirica* and *Pinus sibirica* forest dieback in the south Siberian mountains // *Forests.* 2022. V. 13. Iss. 9. Article number 1378. 19 p.

VARIABILITY OF SNOW COVER MOISTURE RESERVE IN THE FOOTHILLS OF THE EASTERN SAYAN WITH THE BACKGROUND OF CLIMATE SHIFTS

E. F. Tropina¹, A. A. Knorre^{1,2}, M. G. Erunova^{1,3}, M. K. Tselikhin²

¹ *National Park Krasnoyarsk Stolby
Kar`ernaya str., 26a, Krasnoyarsk, 660006 Russian Federation*

² *Siberian Federal University
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation*

³ *Federal Research Center Krasnoyarsk Science Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: tropina-soil@yandex.ru, nau-stolby@yandex.ru, marina@icm.krasn.ru, big.mikle@mail.ru

Long-term data on variations in snow cover parameters in the subtaiga and mountain-taiga group of forests in the protected area of the National Park Krasnoyarsk Stolby are presented. A significant reduction in the period of occurrence of stable snow cover (~ 20 days) was revealed due to later snow formation and earlier melting. To evaluate the water storage in snow, we use the thickness of the snow cover ($r = 0.74\text{--}0.96$; $p < 0.001$) in specific conditions for period 2018–2023. According of our estimation the territory with snow depths in the intervals of 50–70 cm ($V, \% < 50$) is identified as a most stable areas (from 52 to 71 % of all protected area) in different years, except for 2021 yrs. (only 28 % of the territory) with the critically low amount of the snow. The total amount of the water storage in snow at the beginning of snowmelt, depending on the weather conditions of a different years, varied from 46.6 to $89.7 \cdot 10^6$ m³ with an average weighted water storage per unit area from 98.8 to 190.1 mm. The presented data are comparable with those previously published for other territories of the Krasnoyarsk region (Burenina et al., 2013) and Siberia (Report..., 2019–2023), which makes it possible to further in-depth analysis of the relationship between evaluated data on water storage in snow and climatic parameters of the environment in longer time scale.

Keywords: *water storage in snow cover, bioclimatic zones, climate change, winter period, GIS technologies, National Park Krasnoyarsk Stolby.*

How to cite: *Tropina E. F., Knorre A. A., Erunova M. G., Tselikhin M. K.* Variability of snow cover moisture reserve in the foothills of the Eastern Sayan with the background of climate shifts // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 48–60 (in Russian with English abstract and references).

УДК 57.085.2+633.878.32

РАЗМНОЖЕНИЕ ТОПОЛЯ КОРЕЙСКОГО *in vitro***Т. П. Орехова**Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159

E-mail: tp.orekhova@mail.ru

Поступила в редакцию 23.01.2024 г.

Обсуждается запатентованная методика введения в культуру *in vitro* и способ получения регенерантов от молодых побегов плюсового дерева тополя корейского (*Populus koreana* Rehder) мужского генотипа. Для культивирования использовали модифицированные на основе MS и ½ MS среды, дополненные антибиотиком цефатоксимином и гормонами. Активация пазушной меристемы происходила при помощи комбинации гормонов в следующих концентрациях: N⁶-бензиаминопурин (BA) – 0.2 мг/л; тидиазурон (TDZ) – 0.05–0.1 мг/л; нафталаденоцетиновая кислота (NAA) – 0.01 мг/л. Мультипликацию побегов проводили на тех же средах, используя гормоны: (BA) – 0.4–0.6 мг/л и 3-индолил масляную кислоту (IBA) – 0.1 мг/л. Рост побегов происходил под влиянием 0.1 мг/л кинетина, а процесс ризогенеза – при использовании гормонов: IBA – 0.25–0.5 мг/л и кинетина – 0.1 мг/л. Растения укоренялись в стерильном субстрате, состоящем из равных частей песка, вермикулита и лесной почвы. Регенеранты тополя различались по скорости роста, при этом не наблюдали морфологических изменений растений. Одна часть растений отличалась быстрым ростом в высоту, другие растения развивались очень медленно. Наиболее высокие экземпляры отмечены у клонов 1/1, 1/8 и 1/14, их высота варьировала от 18 до 30 см. Сделан вывод, что появление растений с различной скоростью роста – результат проявления соматоклональной изменчивости вида при его культивировании *in vitro*. Однако это явление требует дальнейшего подтверждения. Полученные данным способом растения не имеют грибных, бактериальных и вирусных инфекций и способны размножаться черенкованием. Предложенная технология в будущем может быть использована в практических целях.

Ключевые слова: *Populus koreana* Rehder, эксплант, среда, гормоны, меристема, побег, каллус, ризогенез.

DOI: 10.15372/SJFS20240406

ВВЕДЕНИЕ

Представителей рода тополь (*Populus* L.) считают одними из самых перспективных видов для плантационного выращивания (Лебедева, Таранов, 2019; Царев и др., 2019а, б; Nelson et al., 2019). Выращиванием тополей на плантациях в настоящее время активно занимаются во многих странах мира (Lasarus et al., 2015; Царев, Царева, 2017). Древесную массу тополей активно используют в качестве биотоплива и сырья при производстве этанола (Vaschetti et al., 2016; Nelson et al., 2018, 2019). Развивается направление по переработке зелени, почек и древесины тополя для получения ценных химических соединений и эндофитных бактерий (Исаева и др., 2016; Аксенов, Кузьмина, 2018; Rubert-Nason, Lindroth, 2021).

В России для различных целей выращивают более 30 видов тополей (Царев и др., 2019а). Тополь считают удобным модельным объектом для генетико-селекционных исследований (Douglas, 2017; Лебедева, Таранов, 2019; Сиволапов А. И., Сиволапов В. А., 2020). Тополя легко скрещиваются, поэтому методы их гибридизации получили очень широкое распространение. Межвидовые гибриды тополя очень часто проявляют гетерозис и дают рекордный ежегодный прирост (Царев и др., 2019а, б). Получение высокопродуктивных гибридов – это очень сложная, длительная селекционная работа, которая может занимать десятилетия (Лебедев, Шестибратов, 2015). Тем не менее российские лесоводы достигли значительных результатов в получении гибридов тополей (Царев, 2019; Сиволапов, 2020; Тараканов и др., 2021).

Наличие небольшого генома у тополя позволило генетикам сократить срок получения новых высокопродуктивных генотипов при помощи искусственной геномной модификации. За рубежом уже получены гибриды тополей, обладающие высокими ростовыми показателями и уменьшенным содержанием в древесине лигнина (Shani et al., 2004; Wang et al., 2013; Van Acker et al., 2014; Лебедев, Шестибратов, 2015). Обзор зарубежных статей по выращиванию модифицированных деревьев (Eriksson et al., 2000; Лебедев, Шестибратов, 2021; Lebedev, Shestibratov, 2021) позволил установить следующее. В настоящее время трудно оценить успешность выращивания модифицированных деревьев без продолжительных полевых испытаний и моделирования этого процесса. Модификация лигнина, выполняющего защитные функции, по мнению авторов, увеличивает риск нарушения устойчивости деревьев к различным стрессовым факторам. Полагают, что эти факторы могут привести не только к снижению продуктивности растений, но, возможно, к их полной гибели (Лебедев, Шестибратов, 2021; Lebedev, Shestibratov, 2021). В настоящее время обсуждается устойчивость тополевых плантаций в условиях изменения климата на планете (Ahuja, 2021).

Наряду с искусственной гибридизацией и модификацией различных видов тополя развивается направление по введению в культуру его естественных гибридов (Климов, Прошкин, 2018; Эрст и др., 2019). Некоторые из них не способны размножаться стеблевыми черенками. Быстрое получение посадочного материала тополей в промышленных масштабах сегодня возможно путем их микрклонального размножения (Лебедев, Шестибратов, 2015).

Большой интерес представляют миксоплоиды и полиплоиды тополя, триплоиды осины (*Populus tremula* L.), обладающие соматическим гетерозисом (Cai, Kang, 2011; Машкина, 2016; Машкина и др., 2019; Царев и др., 2019a). Наибольшую ценность имеют полиплоиды тополя сереющего (*Populus × canescens* (Aiton) Sm.), зарегистрированные как сорта для промышленного разведения (Сиволапов, 2020). Разработана также методика получения мутантов высокопродуктивных генотипов тополя сереющего с использованием метода индуцированного мутагенеза в условиях культуры *in vitro* (Шабунин, Бутенко, 2021).

Экспериментально установлено, что соматическая изменчивость растений при их выращивании *in vitro* может иметь как отрица-

тельные, так и положительные эффекты (Лебедев и др., 2012). Соматическая изменчивость представляет собой спонтанный мутагенез, возникающий в культуре тканей растений при их выращивании *in vitro*. Изменчивость отдельных видов древесных растений уже рассматривалась в ряде работ (Константинов, Пантелеев, 2014; Петрова, Калашникова, 2014). Эксперименты по размножению *in vitro* пирамидального тополя (*Populus nigra* var. *italica* Münchh.) показали возможность получения, отбора и размножения его быстрорастущих клонов (Gamburg, Voinikov, 2013).

На Дальнем Востоке России род тополь представлен 9 видами (Сосудистые растения..., 1995). Тополь корейский (*Populus koreana* Rehder) относится к секции *Tacamahaca* Spach (бальзамические тополя) и растет в поймах рек. Высота дерева может достигать 30–35 м, а диаметр ствола 1.5 м и более. Деревья этого вида отличаются интенсивным ростом, в природе встречаются как мужские, так и женские особи (Сосудистые растения..., 1995). Как наиболее перспективный вид для плантационного выращивания (Алексеев, Никитенко, 2017; Орехова, 2019) он был выбран для экспериментальных работ по размножению *in vitro*.

Цель исследований – разработать методику клонального микрразмножения *in vitro* для тополя корейского, позволяющую получить максимальный выход жизнеспособных регенерантов, различающихся интенсивностью роста. Основные задачи исследования: разработать методику стерилизации эксплантов; подобрать состав сред и гормонов для активации пазушной меристемы листа, мультипликации и роста побегов; установить оптимальный состав среды и концентрацию гормонов для ризогенеза побегов; разработать методику адаптации регенерантов к почвенным условиям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для экспериментов по размножению *in vitro* было выбрано мужское дерево тополя корейского. В первой декаде марта с дерева были нарезаны только удлиненные побеги 60–70 см с множеством почек. Ветки поместили в сосуды с водой для получения зеленых побегов в лабораторных условиях. В качестве эксплантов использовали части молодого зеленого побега длиной от 1.5–2.0 см. Число эксплантов в экспериментах варьировало от 50 до 100 шт. (рис. 1, а).

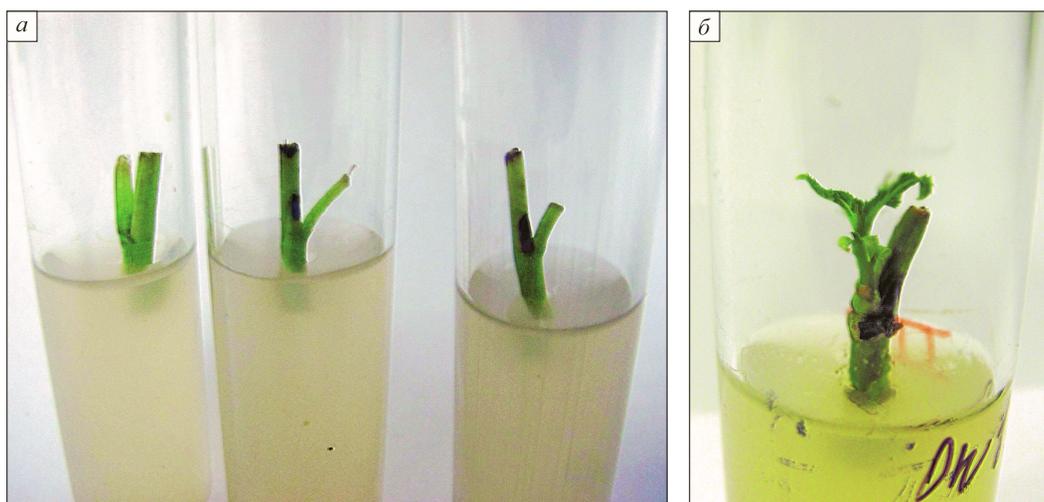


Рис. 1. Экспланты тополя корейского на среде $\frac{1}{2}$ MS (а) и рост побега из пазушной меристемы листа под действием гормонов (0.2 мг/л BA; 0.1 мг/л TDZ; 0.01 мг/л NAA) (б).

Древесные породы, растущие в муссонном климате Дальнего Востока, имеют высокую зараженность вирусными заболеваниями. Установлено также, что ткани древесины разных видов тополя содержат большое количество бактериальных эндофитов (Аксенов, Кузьмина, 2018), потому была разработана многоступенчатая методика стерилизации эксплантов тополя. Обработка осуществлялась следующим образом: в течение 30 мин растительный материал промывали сначала под струей водопроводной воды и пены от хозяйственного мыла; затем его помещали на 20 мин в 0.1%-й раствор Твин-80; в последующем материал 5 раз промывали дистиллированной водой, затем в течение 30 мин стерилизовали в 20%-м растворе Domestos, содержащим гипохлорид натрия, с последующим пятикратным промыванием в дистиллированной воде.

Основную стерилизацию проводили в ламинарном боксе (Lamsystems, Россия). Растительный материал первоначально обрабатывали в течение 1–2 мин раствором 70%-го этилового спирта и пятикратно промывали в стерильной воде. Потом экспланты стерилизовали продолжительностью 2–5 мин (в зависимости от их толщины) в 0.2%-м растворе диацида (растворы солей этанолртути хлорида и цетилпиридиния хлорида). После обработки диацидом, растительный материал пятикратно промывали в стерильной воде и помещали на 30 мин в 0.7%-й раствор антибиотика цефотаксима. В процессе стерилизации колбу с эксплантами помещали в шейкер (100 оборотов/6 мин) для лучшего проникновения в ткани дезинфицирующих растворов.

Согласно литературным данным, наиболее оптимальными для выращивания эксплантов тополя являются среды MS и $\frac{1}{2}$ MS (с половинным содержанием макросолей) (Gamburg, Voinikov, 2013; Машкина, 2016). В качестве субстрата для активации пазушной меристемы и последующего побегообразования использовали базовые среды MS и $\frac{1}{2}$ MS (Murashige, Skoog, 1962), в которые были введены дополнительные компоненты и гормоны (табл. 1). Автоклавирование среды проводили при температуре 120 °С в течение 20 мин. Среда имела pH 5.8. Растворенные в стерильной воде витамины, гормоны добавляли в ламинарном боксе в охлажденную среду, пропуская их через стерильный мембранный фильтр (0.20 мкмоль, Hyundai Micro Co., Korea), последним вносили в среду раствор антибиотика.

После стерилизации экспланты вертикально погружали в среду, разлитую в стеклянные пробирки объемом 25 мл на глубину 0.2 см (рис. 1, а). Среда для активации пазушной меристемы листа состояла из компонентов, приведенных в табл. 1, а также использовали гормоны: тидиазурон в концентрации 0.05–0.1 мг/л (TDZ), 0.2 мг/л 6-бензиламинопурина (6-BA) и нафтолаленацетиновую кислоту (NAA) в концентрации 0.01 мг/л. В экспериментах применяли разные среды и разные концентрации гормонов.

Экспланты культивировали при температуре 25 °С и 16-часовом освещении люминесцентными лампами (OSRAM L 36W/765 (Russia/Poland)). Очередной пассаж растений на каждом этапе культивирования проводили через каждые 15–20 дней на тех же средах и при тех же условиях. В процессе культивирования на конце экспланта, погруженного в среду, образовывался

Таблица 1. Состав среды для культивирования тополя корейского *in vitro*

Компоненты, мг/л	Индукция пазушной меристемы и побегообразования	Мультипликация побегов	Рост и удлинение побегов	Образование корней
<i>½ MS макросоли</i>				
NH ₄ NO ₃	825	825	825	825
KNO ₃	950	950	950	950
CaCl ₂ ·2H ₂ O	220	220	220	220
MgSO ₄ ·7H ₂ O	185	185	185	185
KH ₂ PO ₄	85	85	85	85
Na ₂ ЭДТА	18.65	18.65	18.65	18.65
FeSO ₄ ·7H ₂ O	13.9	13.9	13.9	13.9
<i>MS микросоли</i>				
H ₃ BO ₃	6.2	6.2	6.2	6.2
MnSO ₄ ·4H ₂ O	22.3	22.3	22.3	22.3
CoCl ₂ ·6H ₂ O	0.025	0.025	0.025	0.025
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.025	0.025	0.025	0.025
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	8.6	8.6	8.6	8.6
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0.25	0.25	0.25	0.25
KI	0.83	0.83	0.83	0.83
<i>Витамины и органические вещества, входящие в состав среды MS</i>				
Инозитол	100	100	100	100
Глицин	2.0	2.0	2.0	2.0
Тиамин – HCl	1.0	1.0	1.0	1.0
Пиридоксин HCl	0.5	0.5	0.5	0.5
Никотиновая кислота	0.5	0.5	0.5	0.5
Сахароза	20000	20000	20000	10000
Агар	7000	7000	7000	7000
<i>Дополнительные компоненты и гормоны, введенные в среду</i>				
Аскорбиновая кислота	1.0	1.0	1.0	1.0
Глутамин	20	20	20	20
Цефотаксим	800	600	400	400
TDZ (тидазурон)	0.05–0.1	–	–	–
ВА (N ⁶ -бензаминопурин)	0.2	0.4–0.6	–	–
НАА (нафтоаленацетиновая кислота)	0.01	–	–	–
ИВА (3-индолилмасляная кислота)	–	0.1	–	0.25–0.5
Кинетин	–	–	0.1	0.1

конгломерат каллусных клеток. Побегі размножали на тех же средах, в которые вводили гормоны: 6-ВАР (от 0.4 до 0.6 мг/л) и по 0.1 мг/л ИВА.

Побегі культивировали в плоскодонных колбах объемом 100 мл в течение 15–20 дней при температуре 25 °С и 16-часовом освещении. На конгломерате каллуса развивались многочисленные побегі.

Побегі размером 2 см и более переносили на среду для последующего роста и удлинения. Среда содержала те же компоненты (табл. 1), но

в нее вводили цефотаксим (400 мг/л) и гормон для роста побегов – кинетин (0.1 мг/л) (табл. 1).

Культивировали растения в течение 15–20 дней при 25 °С и 16-часовом освещении. Дальнейшее увеличение числа побегов осуществлялось путем переноса каллусной массы с зачатками побегов на новую среду для размножения и культивировали в течение 15–20 дней при тех же условиях. Побегі доращивали до высоты 3–4 см, затем их отделяли от каллуса для последующего укоренения.

Для укоренения использовали среды, содержащие меньшее количество сахарозы (10000 мг/л). В среде присутствовали цефотаксим (400 мг/л) и гормоны: кинетин (0.1 мг/л) и ИВА (от 0.25 до 0.5 мг/л). Побеги, помещенные на среду для укоренения, находились сначала 5 дней в темном помещении, а затем их переносили в условия освещения при температуре 25 °С на 15–20 дней. Побеги, образовавшие корни, пересаживали в стерилизованный субстрат, состоящий из равных частей песка, вермикулита и лесной почвы, взятой под деревьями тополя. Почвенный субстрат обильно поливали дистиллированной водой, сосуды прикрывали крышкой для сохранения влаги. По мере увеличения размеров растений, их с почвенным комом переносили в сосуд большего объема и добавляли уже не стерильную лесную почву. Полученные данные обработаны статистически с помощью компьютерной программы Microsoft Office Excel и Статистика (версия 13.3, Stat Soft Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стерилизация растительных эксплантов, используемых в экспериментах, предполагала как увеличение ее длительности, так и расширение перечня дезинфицирующих веществ. Наиболее

эффективными оказались более длительные (от 2 до 3 мин в зависимости от толщины побега) обработки материала дезинфицирующими веществами и добавление в среду антибиотика (табл. 2).

Наличие скрытой внутренней инфекции у поверхностно стерилизованных эксплантов тополя подтвердили экспериментальные работы. На среде без антибиотика у основания экспланта уже на 10-й день культивирования появлялась бактериальная инфекция. Подобранные экспериментально варианты стерилизации и среды с антибиотиком (табл. 2) позволили получить 95 % стерильность эксплантов. Для индукции пазушной меристемы листа тополя использовали MS, ½ MS среды и разный состав гормонов. Пробуждение меристемы происходило не одинаково при использовании различных концентраций гормонов (табл. 3).

Активация пазушных меристем листа у эксплантов начиналась с появления зеленого бугорка в пазухе листа на 6-й день, а массовые зачатки побега появились на 10–12-й день культивирования (рис. 1, б). В опыте 3 и 4 рост меристемы наблюдали у максимального количества эксплантов (табл. 3). Следует заметить, что эффективность использования TDZ для культуры тканей древесных растений отмечали ранее (Huetteman, Preece, 1993).

Таблица 2. Количество стерильных эксплантов, полученных при разных способах стерилизации

Номер опыта	Обработка, мин			Количество	
	раствором Domestos	70%-м этиловым спиртом	0.2%-м диацидом	цефотаксима в среде, мг/л	стерильных эксплантов на 10-й день культивирования, %
1	10	0.5	1	–	4
2	20	0.5	2	400	62
3	20	1	3	600	70
4	30	1	3	800	83
5	30	2	3	800	95

Таблица 3. Влияние состава среды и гормонов на рост пазушной меристемы листа тополя корейского

Номер опыта	Число эксплантов, шт.	Среда	Гормоны, мг/л	Рост пазушной меристемы, %
1	50	MS	0.2 BA, 0.05 TDZ	67
2	60	½ MS	0.2 BA, 0.1 TDZ	74
3	75	MS	0.2 BA, 0.05 TDZ, 0.01 NNA	81
4	100	½ MS	0.2 BA, 0.1 TDZ, 0.01 NAA	92



Рис. 2. Образование множества побегов тополя корейского на конгломерате каллусных клеток на среде $\frac{1}{2}$ MS под действием гормонов (0.5 мг/л BA и 0.1 мг/л ИВА).

Использование смеси гормонов для активации пазушной меристемы имело положительный эффект и в работе с побегами пирамидального тополя (Gamburg, Voinikov, 2013). В наших опытах самым эффективным оказалось применение трех гормонов (TDZ, BA и NAA) для активации меристемы при культивировании на среде $\frac{1}{2}$ MS (табл. 3).

Причем, в опыте 4 увеличение количества TDZ до 0.1 мг/л привело к повышению числа пробудившихся почек на 11 %. Активное развитие побега и появление от 1 до 3 листочков наблюдали с 30-го дня посадки эксплантов (рис. 1, б). После двух пассажей подросшие побеги пересаживали на среду для размножения.

На находящейся в этой части экспланта активно нарастала каллусная масса. Побеги тополя активно разрастались на конгломерате каллуса под действием гормонов BA и ИВА (рис. 2).

Эти побеги различались по скорости роста и размерам, при этом морфологических различий у них не наблюдали.

Отдельные клоны различались по количеству продуцирующих побегов. За год культивирования тополя корейского от каждого экспланта получено от 60 до 267 побегов-регенерантов (табл. 4).

Например, клоны 1/1, 1/8 и 1/14 формировали на каллусе максимальное число побегов. Применение разных концентраций BA (от 0.4 до 0.6 мг/л) и наличие в среде ИВА (0.1 мг/л) способствовало активному образованию побегов. Тем не менее наибольшее число побегов образовалось при концентрации в среде BA в количестве 0.6 мг/л (табл. 4).

Таблица 4. Влияние количества BA на появление побегов при выращивании тополя корейского *in vitro*

Номер клона	Среда	Гормоны, мг/л	Число побегов, образовавшихся за год культивирования, шт.
1/1	$\frac{1}{2}$ MS	0.4 BA, 0.1 ИВА	102
1/3			60
1/6			87
1/8			118
1/14			98
1/1	$\frac{1}{2}$ MS	0.5 BA, 0.1 ИВА	167
1/3			91
1/6			103
1/8			152
1/14			148
1/1	$\frac{1}{2}$ MS	0.6 BA, 0.1 ИВА	267
1/3			194
1/6			183
1/8			197
1/14			202

В эксперименте с побегами осины, выращенными *in vitro*, также были получены растения двух типов: обладающие быстрым ростом и медленно растущие (Петрова, Калашникова, 2014). По морфологическим показателям эти растения не отличались друг от друга, однако проведенные авторами биохимические исследования выявили различия по содержанию в них растворимых фенольных соединений.

Генетическая нестабильность обнаружена у клонов березы (*Betula L.*), полученных в результате соматоклональной изменчивости растений при выращивании *in vitro* (Константинов, Пантелеев, 2014). К сожалению, нами пока не установлены ни химические, ни генетические различия среди полученных нами клонов тополя корейского.

Исследованиями некоторых авторов показано (цит. по: (Лебедев и др., 2012)), что на частоту соматоклональной изменчивости растений влияют генотип растений, источник эксплантов, концентрация гормонов, состав среды и продолжительность культивирования. В экспериментах, например, наибольшее количество побегов появлялось на начальных этапах культивирования. При дальнейших четырех-пяти пассажах число побегов, как правило, уменьшалось, а их жизнеспособность снижалась.

Следующим этапом культивирования была пересадка регенерантов на среду для роста (см. табл. 1). Побеги после пересадки их на среду с кинетином постепенно увеличивались в размерах. Изменчивость по высоте побегов тополя

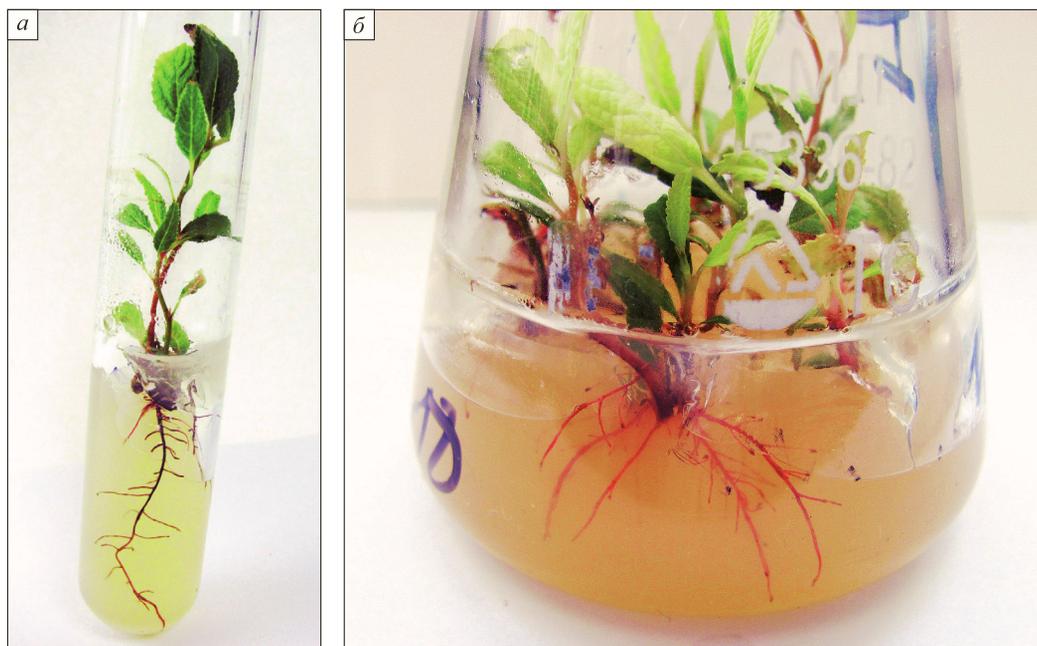


Рис. 3. Образование корней у тополя корейского на среде $\frac{1}{2}$ MS, содержащей 10000 мг/л сахарозы, 0.5 мг/л ИВА и 0.1 мг/л кинетина.

корейского проявлялась и при дальнейшем их выращивании. Наблюдали спонтанное появление корней на среде для роста. Такое явление отмечено во время культивирования разных листовенных пород.

Например, образование корней у берез происходило и на безгормональной среде (Машкина и др., 2019).

Достигшие длины 3 см и более регенеранты тополя пересаживали на среду для укоренения, содержащую ИВА и кинетин (табл. 1). Укоренялось около 97 % побегов, отдельные побеги имели мощную корневую систему, состоящую из 3–4 корней (рис. 3).

Длина корней у регенерантов варьировала от 1 до 5–7 см. Незначительное число побегов (менее 5 %) пожелтело и засохло, не образуя корней. Далее растения с корнями пересаживали для адаптации в стерильный субстрат, состоящий из равных частей песка, вермикулита и лесной почвы. Для сохранения влаги сосуды накрывали крышками (рис 4).

При контейнерном выращивании древесных пород за рубежом большое внимание уделяют почвенным условиям, а особенно содержанию в почве микоризообразующих грибов (Бурцев, 2014). При адаптации растений к нестерильному субстрату нами использовалась лесная почва из-под деревьев тополя.

Более мощные и высокие растения тополя успешно переносили пересадку, а слабые кло-

ны усыхали и погибали при тех же условиях выращивания. При этом морфологических отклонений от развития, полученных микроразмножением растений, не обнаружено. В среднем высота полученных регенерантов тополя варьировала от 10 до 20 см. Одна часть растений отличалась быстрым ростом в высоту, другие растения развивались очень медленно. Наиболее высокие экземпляры растений были у клонов 1/1, 1/8 и 1/14, их высота варьировала от 18 до 30 см (табл. 5, рис. 5).

Анализ экспериментальных данных показал, что коэффициент варьирования высоты всех полученных клонов имеет широкий диапазон изменчивости (от 20 до 60 %): у клона 1/3 отмечен



Рис. 4. Адаптация клонов тополя корейского на субстрате песок–вермикулит–почва.

Таблица 5. Показатели изменчивости высоты клонов при размножении тополя корейского *in vitro*

Номер клона	Высота растений, см		
	min–max	$\bar{x} \pm S_x$	CV, %
1/1	1.52–30.00	14.97 ± 4.49	29.99
1/3	9.07–12.31	10.40 ± 2.04	19.62
1/6	2.04–10.52	6.78 ± 3.32	48.96
1/8	2.02–24.50	9.58 ± 5.76	60.13
1/14	5.01–18.04	9.00 ± 5.47	60.70

Примечание. \bar{x} – среднееарифметическое значение признака в выборке; S_x – среднееквадратичное отклонение; min – max – диапазон варьирования признака; CV – коэффициент варьирования признака; $n = 30$ –50 растений.

самый низкий коэффициент варьирования высоты, у самого высокого клона 1/1 он оказался около 30 %, а у имеющие средние данные по высоте клонов 1/8 и 1/14 он был максимальным (табл. 5).

Можно предположить, что в данном случае (рис. 5) появление растений с различной скоростью роста – результат проявления соматоклональной изменчивости. Однако этот факт требует дальнейшего подтверждения.

В настоящее время есть гипотеза, согласно которой существует своеобразный «порог» соматоклональной изменчивости растений. Он представляет собой аналог «бутылочного горлышка» эволюции, пройти через который смогут только жизнеспособные соматоклоны, а растения, содержащие вредоносные мутации, погибнут (Wang Q. M., Wang L., 2012).

Возможно, подтверждением такой гипотезы может служить гибель в наших экспериментах более 30 % клонов, перенесших «стресс» при

**Рис. 5.** Изменчивость высоты клонов тополя корейского при размножении *in vitro*.

пересадке сначала в стерильный субстрат и далее при переносе растений в почвенные условия. Усыхание побегов тополя наблюдали, как отмечалось выше, и на среде для ризогенеза.

Таким образом, при размножении тополя корейского *in vitro* были получены стерильные растения-регенеранты разной высоты (рис. 5). Вероятно, это результат проявления соматоклональной изменчивости вида. Однако это явление требует подтверждения на основе генетических исследований полученных растений. На примере тополя корейского подтверждены выводы К. Z. Gamburg и V. K. Voinikov (2013) о возможности получения растений с разной скоростью роста при выращивании тополя *in vitro* без его генной модификации.

В настоящее время резкое истощение эксплуатационных лесов на Дальнем Востоке России ведет к снижению динамики заготовки древесины (Лашина, 2023). Развитие плантационного выращивания быстрорастущих деревьев – единственный путь получения сырья для лесной промышленности региона.

По этому пути активно идет Китайская Народная Республика, которая лидирует в мире по получению плантационной древесины. Масштабы работ по выращиванию тополей в Китае огромны, государственная программа предполагает в будущем ежегодно заготавливать по 150 млн м³ тополевой древесины (Царев, Царева, 2017).

В 2016 г. ДальНИИЛХ (Хабаровск) впервые проведена работа по интродукции 16 сортов высокопродуктивных тополей селекции ВНИИЛ-ГИСбиотех (Воронеж). Приживаемость черенков в среднем составила 50 %, а сохранившиеся растения успешно перенесли зиму (Алексеевко, Никитенко 2017). Тем не менее авторы этой работы полагают, что более адаптированы для плантационного выращивания в специфических условиях Дальнего Востока местные виды тополей. Следует заметить, что интродукцией и разведением тополя корейского, например, активно занимаются в Белоруссии (Кулагин и др., 2016), где получены высокие ростовые показатели.

На заповедных территориях Дальнего Востока еще сохранились гигантские по своим размерам деревья разных видов тополей, дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) и ильма долинного (*Ulmus propinqua*). Вероятно, среди них встречаются и перспективные для размножения полиплоидные особи. Поиски естественных гибридов и полиплоидов быстрорастущих деревьев в сочетании с современными

биотехнологическими методами размножения могут стать альтернативным и дешевым способом получения высокопродуктивных и устойчивых деревьев по сравнению с их модификацией. Тополь корейский можно считать одной из самых перспективных в регионе древесных пород для создания будущих промышленных плантаций (Алексеев, Никитенко 2017; Орехова, 2019).

В целях создания ресурсной базы для развития плантационного выращивания деревьев необходимо провести на Дальнем Востоке России генетические исследования уникальных экземпляров местных древесных видов. Необходимы ревизия и создание новых объектов ЕГСК основных лесообразующих и ценных древесных пород. Дальнейшее развитие системы лесопользования и лесовосстановления невозможно сегодня без внедрения в лесное хозяйство региона современных биотехнологических методов размножения и выращивания древесных пород.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результатом данных исследований является запатентованная технология размножения растений тополя корейского *in vitro* (Орехова и др., 2019). При выращивании регенерантов тополя корейского *in vitro* были получены растения, обладающие разными ростовыми показателями. Цикл получения растений по предложенному методу (от момента обрезки побегов тополя до получения регенерантов, выращенных в горшках с закрытой корневой системой) составляет от 12 до 14 мес. Полученные *in vitro* растения не имеют грибных, бактериальных и вирусных инфекций, не образуют «пуха» и способны размножаться черенкованием.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации для ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, тема № 121031000144-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенов А. С., Кузьмина Н. А. Бактериальные эндофиты тополя // ИВУЗ. Лесн. журн. 2018. № 4. С. 161–166.
Алексеев А. Ю., Никитенко Е. А. Перспективы создания лесных плантаций на Дальнем Востоке России // Лесн. вестн. 2017. Т. 21. № 4. С. 15–18.
Бурычев Д. С. Зарубежный опыт искусственной микоризации семян лесных древесных пород с закрытой корневой системой // Тр. СПбНИИЛХ. 2014. № 1. С. 47–61.

Исаева Е. В., Рязанова Т. В., Гаврилова Л. В. Групповой химический состав листьев тополя // Sci. Euror. 2016. № 8 (8). С. 116–121.
Климов А. В., Прошкин Б. В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jirtyschensis* в зоне гибридизации // Вавилов. журн. генет. и селекц. 2018. Т. 22. № 4. С. 468–475.
Константинов А. В., Пантелеев С. В. Молекулярно-генетический анализ линий соматональных генотипов березы повислой и березы гибридной // Сиб. лесн. журн. 2014. № 4. С. 75–78.
Кулагин Д. В., Константинов А. В., Богинская Л. А., Острикова М. Я., Падутов В. Е. Сравнение ростовых показателей микроклонально размноженных саженцев различных клонов древесных пород в условиях лесных культур // Тр. БГТУ. Сер. 1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 2016. № 1 (183). С. 110–114.
Лашина Е. В. Эксплуатационные особенности лесов Дальнего Востока // Сиб. лесн. журн. 2023. № 2. 56–64.
Лебедев В. Г., Шестибратов К. А. Опыт создания биотехнологических форм древесных растений // Лесоведение. 2015. № 3. С. 222–232.
Лебедев В. Г., Шестибратов К. А. Генная инженерия биосинтеза лигнина в деревьях: компромисс между свойствами древесины и жизнеспособностью растений // Физиол. раст. 2021. Т. 68. № 4. С. 339–355.
Лебедев В. Г., Азарова А. Б., Шестибратов К. А., Деменко В. И. Проявление соматональной изменчивости у микроразмноженных и трансгенных растений // Изв. ТСХА. 2012. Вып 1. С. 153–163.
Лебедева М. В., Таранов В. В. Современные геномные технологии в фундаментальных и прикладных исследованиях рода *Populus* L. // Тр. СПбНИИЛХ. 2019. № 4. С. 57–71.
Машкина О. С. Испытание триплоидных гибридов тополя в условиях Воронежской области // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 72–80.
Машкина О. С., Табацкая Т. М., Внукова Н. И. Технология долгосрочного хранения в культуре *in vitro* ценных генотипов березы и выращивание на ее основе посадочного материала // Биотехнология. 2019. Т. 35. № 3. С. 57–67.
Орехова Т. П. Перспективы применения биотехнологических методов для ускоренного выращивания древесных пород Приморского края // Агр. вестн. Приморья. 2019. № 1 (13). С. 44–47.
Орехова Т. П., Баркалова О. К., Михеева А. В. Способ клонального микроразмножения тополя корейского (*Populus koreana* Render). Патент РФ на изобр. RU № 2704839. М.: Роспатент, 2019. 16 с.
Петрова Г. А., Калашишкова Е. А. Изучение соматональной изменчивости при получении растений – регенерантов осины из каллусной ткани // Совр. пробл. науки и образования. 2014. № 1. С. 124.
Сиволапов А. И. Алотриплоидные клоны тополя сереющего (*Populus canescens* SM), отобранные в пойме Хопра и Дона – крупное достижение кафедры лесных культур в селекционном лесоводстве // Усп. совр. естествозн. 2020. № 2. С. 25–30.
Сиволапов А. И., Сиволапов В. А. Системы селекции тополей в связи с системами их размножения // Актуал.

- напр. науч. иссл. XXI в.: Теор. и практ. 2020. Т. 8. № 1 (48). С. 144–149.
- Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. С. 146–155.
- Тараканов В. В., Паленова М. М., Паркина О. В., Роговцев Р. В., Третьякова Р. А. Лесная селекция в России: достижения, приоритеты (обзор) // Лесохоз. информ. 2021. № 1. С. 100–143.
- Царев А. П., Царева Р. П. Некоторые аспекты развития плантационного лесоразведения в Китайской Народной Республике // Леса России: политика, промышленность, образование: Материалы Второй Междунар. науч.-техн. конф., Санкт-Петербург, 24–26 мая 2017 г. СПб: СПбГЛТУ, 2017. Т. 1. С. 168–171.
- Царев А. П., Царева Р. П., Царев В. А., Ленченкова О. Ю., Милигула Е. Н. Сортоиспытание и отбор гибридов тополя для полезащитных насаждений // Лесотех. журн. 2019а. Т. 1. № 1 (33). С. 93–100.
- Царев А. П., Плугатарь Ю. В., Царева Р. П. Селекция и сортоиспытание тополей: моногр. Симферополь: АРИАЛ, 2019б. 252 с.
- Царев В. А. Многолетнее сортоиспытание межсекционных гибридов тополя в условиях Центрально-Черноземной лесостепи // Лесотех. журн. 2019. Т. 9. № 1 (33). С. 102–115.
- Шабунин Д. А., Бутенко О. Ю. Получение мутантов высокопродуктивных генотипов тополя сереющего с использованием метода индуцированного мутагенеза в условиях культуры *in vitro* // Тр. СПбНИИЛХ. 2021. № 2. С. 4–16.
- Эрст А. А., Шишкин С. В., Воронкова М. С. Получение межвидовых гибридов (*Populus alba* × *P. bolleana* × *P. canescens*) с использованием культуры *in vitro* // Сиб. лесн. журн. 2019. № 2. С. 45–52.
- Ahuja M. R. Fate of forest tree biotechnology facing climate change // *Silva Genet.* 2021. V. 70. Iss. 1. P. 117–136.
- Bacenetti J., Bergante S., Faccioto, Fiala M. Woody biofuel production from short rotation coppice in Italy: Environmental-impact assessment of different species and crop management // *Biomass & Bioenergy.* 2016. V. 94. P. 209–219.
- Cai X., Kang X. Y. In vitro tetraploid induction from leaf explants of *Populus pseudo-simonii* Kitag // *Plant Cell Rep.* 2011. V. 30. Iss. 9. P. 1771–1778.
- Douglas C. J. *Populus* as a model tree // Comparative and Evolutionary Genomics of Angiosperm Trees. Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. / A. Groover, Q. Cronk (Eds.). Springer Int. Publ. Switzerland, 2017. V. 21 P. 61–84.
- Eriksson M. E., Israelsson M., Olsson O., Moritz T. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length // *Nature Biotechnol.* 2000. V. 18. P. 784–788.
- Gamburg K. Z., Voinikov V. K. Somaclonal variations as mean for obtaining regenerants with different growth rate in poplar (*Populus* × *berolinensis* Dipp.) // *Nat. Sci.* 2013. V. 5. N. 5. P. 599–607.
- Huetteman C. A., Preece J. E. Thidiazuron: A potent cytokinin for woody plants tissue culture // *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 1993. V. 33. Iss. 2. P. 105–119.
- Lasarus W., Headley W. I., Zalesny R. S. Impacts of supplyshed-level. Differences in productivity and land costs on the economics of hybrid poplar production in Minesota, USA // *Bioenergy Res.* 2015. V. 8. Iss. 1. P. 231–248.
- Lebedev V. G., Shestibratov K. A. Genetic engineering of lignin biosynthesis in trees: compromise between wood properties and plant viability) // *Rus. J. Plant Physiol.* 2021. V. 68. N. 4. P. 596–612 (Original Rus. text © 2021, V. G. Lebedev, K. A. Shestibratov publ. in *Fiziologiya rasteniy.* 2021. V. 68. N. 4. P. 339–355).
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bio assays wit tobacco tissue culture // *Physiol. Plant.* 1962. V. 15. Iss. 3. P. 473–497.
- Nelson N. D., Berguson W. E., McMahon B. G., Buchman D. J. Growth performance and stability of hybrid poplar clones in simultaneous tests on six sites // *Biomass & Bioenergy.* 2018. V. 118. P. 115–125.
- Nelson N. D., Meilan R., Berguson W. E., McMahon B. G., Cai M., Buchman D. Growth performance of hybrid poplar clones on two agricultural sites with and without early irrigation and fertilization // *Silvae Genet.* 2019. V. 68. Iss. 1. P. 58–66.
- Rubert-Nason K. F., Lindroth R. L. Causes and consequences of condensed tannin variation in *Populus* // *Recent Advances in Polyphenol Research V. 7* / J. D. Reed, V. A. Pereira de Freitas, S. Quideau (Eds.). John Wiley & Sons Ltd., 2021. P. 69–112.
- Shani Z., Dekel M., Tsabary G., Goren R., Shoseyov O. Growth enhancement of transgenic poplar plants by overexpression of *Arabidopsis thaliana* endo-1,4-β-glucanase (cel1) // *Mol. Breed.* 2004. V. 14. Iss. 3. P. 321–330.
- Van Acker R., Leple J. C., Aerts D., Storme V., Goeminne G., Ivens B., Legee F., Lapierre C., Piens K., Van Montagu M. C., Santoro N., Foster C. E., Ralph J., Soetaert W., Pilate G., Boerjan W. Improved saccharification and ethanol yield from field-grown transgenic poplar deficient in cinnamoyl-CoA reductase // *PNAS.* 2014. V. 111. Iss. 2. P. 845–850.
- Wang Q. M., Wang L. An evolutionary view of plants tissue culture: somaclonal variation and selection // *Plant Cell Rep.* 2012. V. 31. Iss. 9. P. 1533–1547.
- Wang C., Bao Y., Wang Q., Zhang H. Introduction of the rice CYP_{714D1} gene into *Populus* inhibits expression of its homologous genes and promotes growth, biomass production and xylem fibre length in transgenic trees // *J. Exp. Bot.* 2013. V. 64. Iss. 10. P. 2847–2857.

REPRODUCTION OF KOREAN POPLAR *in vitro*

T. P. Orekhova

*Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia,
Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch
Prospekt 100-letiya Vladivostoka, 159, Vladivostok, 690022 Russian Federation*

E-mail: tp.orekhova@mail.ru

The patented method for introducing *in vitro* culture and obtaining regenerates from young shoots of Korean poplar (*Populus koreana* Rehder) plus tree of the male genotype are discussed in the article. Modified MS and ½ MS media supplemented with an antibiotic and hormones were used for cultivation. To activate the axillary meristem, a combination of hormones was used in the following concentrations: 0.2 mg/l BA; 0.05–0.1 mg/l TDZ; 0.01 mg/l NAA. The shoots were multiplied on the same media using hormones: 0.4–0.6 mg/l BA and 0.1 mg/l IBA. Shoot growth was performed using the hormone 0.1 mg/l kinetin, and shoot rhizogenesis in the presence of 0.25–0.5 mg/l IBA and 0.1 mg/l kinetin. The sterile substrate consisting of equal parts of sand, vermiculite and forest soil was used for plants rooted. Poplar regenerants are differed in growth rate, but no morphological changes among them were observed. Some of the plants are characterized by rapid growth in height, while other plants developed very slowly. The tallest plant specimens in clones 1/1, 1/8 and 1/14 were observed, and their height varied from 18 to 30 cm. We believe that the appearance of plants with different growth rates is the result of the manifestation of somaclonal variability poplar during its cultivation *in vitro*. However, this phenomenon requires further confirmation. The plants obtained by this method do not have fungal, bacterial or viral infections and are able to reproduce by cuttings. The proposed technology enables for their further reproduction poplar for practical purposes.

Keywords: *Populus koreana* Rehder, explant, media, hormones, meristem, shoot, callus, rhizogenesis.

How to cite: Orekhova T. P. Reproduction of Korean poplar *in vitro* // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 61–71 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*5

ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РОСТА СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПО ДАННЫМ ПОВТОРНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

А. В. Лебедев

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева
127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49

E-mail: alebedev@rgau-msha.ru

Поступила в редакцию 18.04.2024 г.

Учитывая важность сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) для лесного хозяйства в Европейской части России, необходимо иметь инструменты, позволяющие принимать обоснованные решения по управлению процессом лесовыращивания и планированию лесопользования. Цель работы – создание динамической модели роста и производительности сосновых древостоев естественного происхождения Европейской части России с использованием данных повторных наблюдений на 99 постоянных пробных площадях с 1862 по 2023 г. Модель роста и производительности древостоев состоит из отдельных уравнений зависимостей средней высоты, среднего диаметра и числа растущих деревьев от начального и конечного возрастов и начальных значений соответствующих таксационных показателей и зависимости средней видовой высоты от средней высоты древостоя. Разработанная в исследовании модель обеспечивает прогнозирование таксационных показателей в рамках установленной лесоустроительной инструкцией точности, обеспечивая уверенный прогноз в среднем на 9 лет. Средняя абсолютная ошибка для средних высот, диаметров и видовых высот не превышает 5 %, а для числа деревьев, суммы площадей сечений и запаса – 15 %. Разработанная модель может служить альтернативой традиционным таблицам хода роста при проектировании и обосновании лесохозяйственных мероприятий, при таксации лесов методом актуализации, а также для принятия управленческих решений при ведении хозяйства в сосновых лесах. В сочетании с дополнительными уравнениями она может использоваться для прогнозирования углероддепонирующего потенциала сосновых древостоев.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, прогнозирование роста древостоев, динамическая модель роста древостоев.

DOI: 10.15372/SJFS20240407

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) имеет важное экономическое значение и относится к основным лесобразующим породам в лесах России. По итогам первого цикла государственной инвентаризации лесов (ГИЛ) выявлено, что насаждения с ее участием занимают значительные площади в европейской части страны, особенно в Мурманской области и Республике Карелия (Филипчук и др., 2022). Большую роль сосна играет при искусственном лесовосстановлении на местах вырубок, гарей и погибших древостоев, а в условиях лесостепи и степи считается одной из основных пород для

лесоразведения (Родин и др., 2023). Важность этой лесобразующей породы подтверждается многочисленными исследованиями, направленными на изучение использования, охраны, защиты и воспроизводства сосновых лесов (Галдина и др., 2012; Чучалина, Санникова, 2013; Демичева и др., 2015; Эбель и др., 2019; Прокошева и др., 2021; Берденгалиева, 2023; Дубенок и др., 2023). В последние десятилетия на фоне возрастающего значения декарбонизации сосновые леса рассматриваются в качестве инструмента по депонированию атмосферного углерода (Уткин и др., 2004; Сунгурова и др., 2019). Учитывая важность сосны обыкновенной для лесного хозяйства в Европейской части

России, необходимо иметь инструменты, позволяющие принимать обоснованные решения по управлению процессом лесовыращивания, планированию лесопользования, проектированию лесохозяйственных мероприятий и повышению эффективности выполнения древостоями экологических функций.

Для прогнозирования роста древостоев, проектирования лесохозяйственных мероприятий (назначение рубок ухода, обоснование возрастов спелости и др.) широкое применение находят эмпирические модели роста и производительности древостоев, одной из простых разновидностей которых являются таблицы хода роста. За многолетнюю историю практического использования в нашей стране был выявлен ряд критических недостатков, например: 1) таблицы не отражают реальный рост насаждений ни индивидуально по каждому насаждению, ни по их совокупности, а дают лишь представление об усредненной таксационной характеристике (Кузьмичев, 1977, 2013; Богачев, 2007; Дубенок, Лебедев, 2023); 2) не учитывают изменяющиеся во времени параметры климатической системы, антропогенные воздействия, которые влияют на рост древостоев (Сеннов, 1999; Кузьмичев, 2013; Pretzsch et al., 2014); 3) при составлении таблиц многими авторами предпринимается попытка выдать изменения таксационных показателей, полученных путем однократных измерений, за истинную динамику древостоев (Кузьмичев, 2013; Лебедев, 2023); 4) несовершенство классификационной основы (бонитетная, лесотипологическая и др.) для составления таблиц (Рогозин, 2013; Хлюстов, Лебедев, 2016). Несмотря на недостатки, таблицы хода роста древостоев продолжают использоваться в лесном хозяйстве (Pretzsch et al., 2008), будучи одним из важнейших достижений лесной науки (Prodan, 1968).

С середины XIX в. составлено большое количество таблиц хода роста сосновых древостоев Европейской части России (Варгас де Бедемар, 1850; Тюрин, 1913; Павлов, 1965; Левин, 1966; Таблицы..., 2008). В последней четверти XX в. в нашей стране сформировалось мнение, что на смену традиционным таблицам должны прийти более совершенные эмпирические модели роста и производительности древостоев. Этому способствовало развитие математико-статистических методов и использование электронных вычислительных машин при анализе лесотаксационных материалов. В 1991 г. А. В. Богачевым (1991) опубликована модель роста сосновых древостоев, в которой основой прогноза дина-

мики таксационных показателей служит исходная характеристика: возраст, число деревьев, средняя высота, средний диаметр и протяжение кроны. В. К. Хлюстовым (1993) представлены результаты исследований по разработке моделей прогнозирования динамики таксационных показателей растущей части древостоев. Прогноз в них осуществляется исходя из начальных значений возраста, средних высот и диаметров, количества деревьев.

В последние десятилетия в европейских странах для разработки моделей роста древостоев активно используются алгебраический разностный подход (ADA) и его обобщенная версия (GADA). Ростовые кривые, получаемые с применением ADA, являются либо анаморфными с разными асимптотами, либо полиморфными с одной асимптотой (Bailey, Clutter, 1974), что не отвечает сложившимся представлениям о динамике таксационных показателей древостоев. Эти недостатки были устранены в GADA (Cieszewski, Bailey, 2000). С использованием двух этих подходов получены модели роста основных лесобразующих пород в Испании (Diéguez-Aranda et al., 2006; Rojo-Alboreca et al., 2017), Болгарии (Stankova, 2014), Польше (Socha, Ochał, 2017; Socha et al., 2021), Норвегии (Allen et al., 2020), Швеции (Johansson, 2013), Сирии (Suliman et al., 2021) и др., которые служат альтернативой таблицам хода роста и устраняют некоторые характерные для них недостатки. В России такие модели разработаны на ограниченном материале (Лебедев, Кузьмичев, 2022; Лебедев, 2023).

Цель настоящих исследований – разработка динамической модели роста и производительности сосновых древостоев Европейской части России с использованием данных повторных наблюдений на постоянных пробных площадях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В исследовании использованы данные по 99 постоянным пробным площадям в сосновых древостоях естественного происхождения Европейской части России, наблюдения на которых проводились с 1862 по 2023 г. (табл. 1).

Географически охвачены Архангельская, Брянская, Вологодская, Костромская, Ленинградская, Мурманская, Московская и Свердловская области, г. Москва, республики Карелия, Коми и Марий-Эл в пределах природного ареала сосны обыкновенной от 53 до 68° с. ш. Пробные

Таблица 1. Распределение пробных площадей по регионам и источники оригинальных данных

Регион	Число пробных площадей, шт.	Годы наблюдений	Возраст, лет	Источник данных
Архангельская область	6	1949–2019	28–200	Неволин и др., 2008; Ильинцев и др., 2016; Вахтомина, Ивкина, 2020
Брянская область	5	1933–2017	5–205	Тихонов, 2006; Кишенков и др., 2017
Вологодская область	8	1946–2017	68–198	Писанов, 1992; Мухин, 2019
Костромская область	21	1962–2001	5–124	Мальщукова, 2003
Ленинградская область	9	1963–2014	33–198	Федорчук и др., 1998; Данилов, 2016
Москва и Московская область	20	1862–2021	30–187	Абатуров, Меланхолин, 2004; Полякова и др., 2009; Мерзленко, Мельник, 2015; Дубенок и др., 2020; Лежнев и др., 2022
Мурманская область	4	1962–2023	33–97	Третьяков и др., 2024
Республика Карелия	4	1985–2013	30–125	Гаврилов, 2011; Матюшкин, Мошников, 2018
Республика Коми	3	1982–2018	90–201	Пахучий и др., 2019
Республика Марий-Эл	8	1981–2016	60–116	Демаков, Исаев, 2017
Свердловская область	11	1975–1999	70–170	Тукачева, 2019
И т о г о...	99	1862–2023	5–205	–

площади неравномерно распределены по субъектам Российской Федерации – от 4 в Республике Карелии и Мурманской области до 21 на территории Костромской области. Возраст насаждений составил от 5 до 201 лет. Методика проведения полевых работ на пробных площадях и камеральной обработки результатов рассматривается в источниках, содержащих оригинальные данные.

Сформированный набор данных о динамике растущей части сосновых древостоев естественного происхождения Европейской части России включает следующие основные показатели: календарный год проведения таксационных работ, возраст, средняя высота и диаметр древостоя, число деревьев на 1 га, сумма площадей поперечных сечений и запас древесины. Описательные статистики для каждого показателя приведены в табл. 2.

Средние высоты находятся в диапазоне 0.3–40.2 м, средние диаметры – 1.3–58.4 см, суммы площадей сечений – 0.7–46.9 м²/га и запасы – 1–671 м³/га.

Модель роста и производительности древостоев состоит из отдельных уравнений: 1) зависимости средней высоты (H_2), среднего диаметра (D_2) и числа растущих деревьев (N_2) от начального и конечного возрастов (A_1, A_2) и начальных значений соответствующих таксационных показателей (H_1, D_1, N_1) и 2) зависимости средней видовой высоты (HF) от средней высоты древостоя (H). Сумма площадей сечений (G) рассчитывается как произведение площади сечения среднего дерева на число растущих деревьев, а запас – как произведение суммы площадей сечений на среднюю видовую высоту древостоя. Уравнения прогнозирования таксационных показателей, заложенные в модель, приведены в табл. 3.

Таблица 2. Описательные статистики сформированного набора данных

Показатель	<i>mean</i>	<i>std</i>	min	max	<i>n</i>
Календарный год	1969	35	1862	2023	469
Возраст, лет	92	41	5	201	469
Средняя высота, м	20.7	7.4	0.3	40.2	457
Средний диаметр, см	24.8	11.4	1.3	58.4	467
Число деревьев, шт./га	1376	3337	7	34 600	462
Сумма площадей сечений, м ² /га	25.2	10.0	0.7	46.9	469
Запас, м ³ /га	249	130	1	671	441

Примечание. *mean* – средняя арифметическая; *std* – среднеквадратическое отклонение; *min* – минимальное значение; *max* – максимальное значение; *n* – число наблюдений.

Таблица 3. Уравнения, заложенные в модель динамики сосновых древостоев

Показатель	Уравнение	Источник
Средняя высота	$H_2 = \exp\left(X_0 - \left(\frac{b_1}{X_0}\right) A_2^c\right), X_0 = \frac{1}{2}\left(\ln(H_1) + (\ln^2(H_1) - 4b_1 A_1^c)^{\frac{1}{2}}\right)$	Cieszewski, 2004
Средний диаметр	$D_2 = \exp\left(X_0 - \left(\frac{b_1}{X_0}\right) A_2^c\right), X_0 = \frac{1}{2}\left(\ln(D_1) + (\ln^2(D_1) - 4b_1 A_1^c)^{\frac{1}{2}}\right)$	Cieszewski, 2004
Число деревьев	$N_2 = N_1 \left(\frac{1 - \exp\left(\frac{-b_2}{A_3^{b_3}}\right)}{1 - \exp\left(\frac{-b_2}{A_1^{b_3}}\right)} \right)$	Stankova, Diéguez-Aranda, 2014
Видовая высота	$HF = b_0 + b_1 H$	Шевелев, Ефремова, 2018

Примечание. b, c – параметры уравнений.

Для описания роста по средним высоте и диаметру отдано предпочтение динамическому уравнению, основанному на ростовой функции F. X. Schumacher (1939). В работе T. V. Stankova и U. Diéguez-Aranda (2014) в уравнении естественного изреживания в качестве независимой переменной выступает верхняя высота древостоев. Так как при таксации лесов России этот показатель не определяется, то вместо него в уравнение включен возраст древостоя.

Для моделирования динамики таксационных показателей данные долговременных наблюдений были представлены в виде последовательных парных значений: начальный и конечный возраст, начальный и конечный таксационный показатель (средние высота и диаметр, число деревьев). В набор данных включались только соседние наблюдения, чтобы исключить возможное влияние изменений в климатической системе и воздействие хозяйственных мероприятий на рост древостоев. Качество моделей

оценивалось с использованием метрик качества: квадратный корень из среднеквадратической ошибки (RMSE), средний абсолютный процент ошибки (MAPE), средняя абсолютная ошибка (MAE), среднее смещение ошибки (MBE) и коэффициент детерминации (R^2) (Лебедев, 2023). Статистические выводы сделаны при $p = 0.05$. Анализ данных выполнен в R 3.6.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценки параметров уравнений динамики таксационных показателей сосновых древостоев и метрики качества приведены в табл. 4.

Числовые значения параметров для всех уравнений статистически значимы при $p < 0.05$. Полученные модели хорошо объясняют большую часть вариации зависимых переменных: коэффициенты детерминации (R^2) составили от 0.930 до 0.972. Средняя абсолютная ошибка

Таблица 4. Оценки параметров и метрики качества уравнений, заложенных в модель динамики сосновых древостоев

Уравнение	Параметр	Оценка	Метрики качества				
			RMSE	MAPE	MAE	MBE	R^2
Средняя высота	b_1	77.194	1.546	4.937	0.986	-0.121	0.948
	c	-0.804					
Средний диаметр	b_1	68.659	1.830	4.724	1.112	-0.219	0.971
	c	-0.648					
Число деревьев	b_2	-4.421	560.243	11.726	147.014	15.989	0.930
	b_3	0.928					
Видовая высота	b_0	1.676	0.492	4.133	0.325	0.032	0.972
	b_1	0.390					

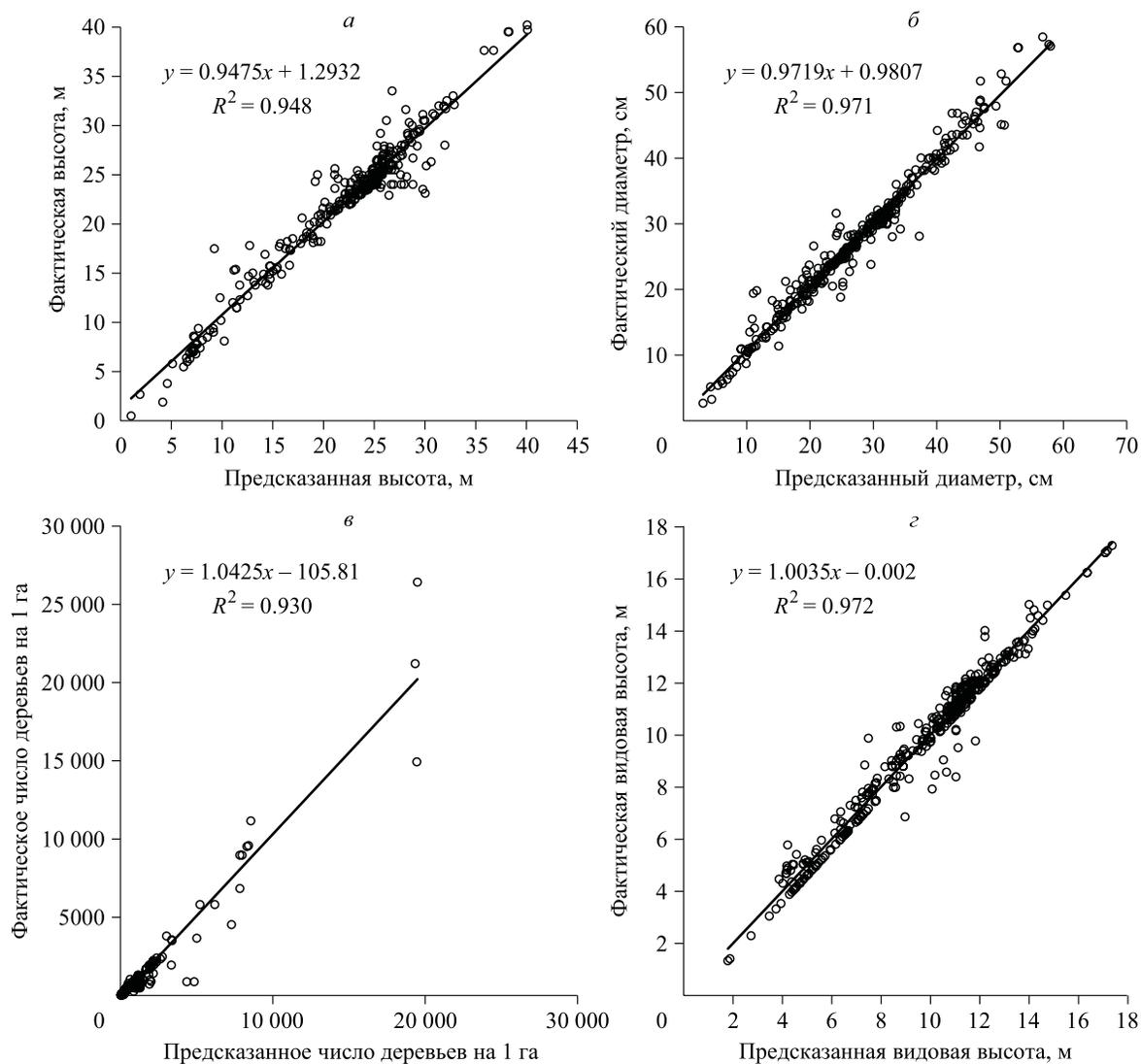


Рис. 1. Соответствие фактических и прогнозируемых таксационных показателей.

а – средняя высота; *б* – средний диаметр; *в* – число деревьев; *г* – видовая высота.

(МАРЕ) для средних высот, диаметров и видовых высот не превышает 5 %, а для числа деревьев – 15 %. Для средних высот средняя абсолютная ошибка (MAE) составляет 1.0 м, для средних диаметров – 1.1 см, для числа деревьев – 147 шт./га и для средней видовой высоты – 0.3 м. Используемый комплекс метрик качества указывает на возможность получения достаточно уверенных прогнозов для рассматриваемых таксационных показателей. Проведенное сравнение фактических и прогнозируемых значений для каждого уравнения показывает, что систематические ошибки отсутствуют, а большинство точек располагается вдоль линии соответствия (рис. 1).

Наборы смоделированных кривых роста по средней высоте и среднему диаметру в сопоставлении с рядами изменения этих таксацион-

ных показателей на пробных площадях представлены на рис. 2 и 3. В каждом фактическом древостое рост происходит по индивидуальной траектории, что подтверждает ранее приводившиеся в литературе выводы (Кузьмичев, 1977, 2013; Сеннов, 1999; Богачев, 2007; Лебедев, 2023). На отдельных (непродолжительных) временных промежутках смоделированные кривые синхронны с рядами изменения средних высот и диаметров на пробных площадях, что может указывать на наличие неучтенных факторов, не позволяющих давать прогнозы на длительный период.

Например, для многих географических районов показано, что на рост и производительность древостоев существенное влияние оказывают происходящие климатические изменения (Sharma et al., 2012; Pretzsch et al., 2014; Socha,

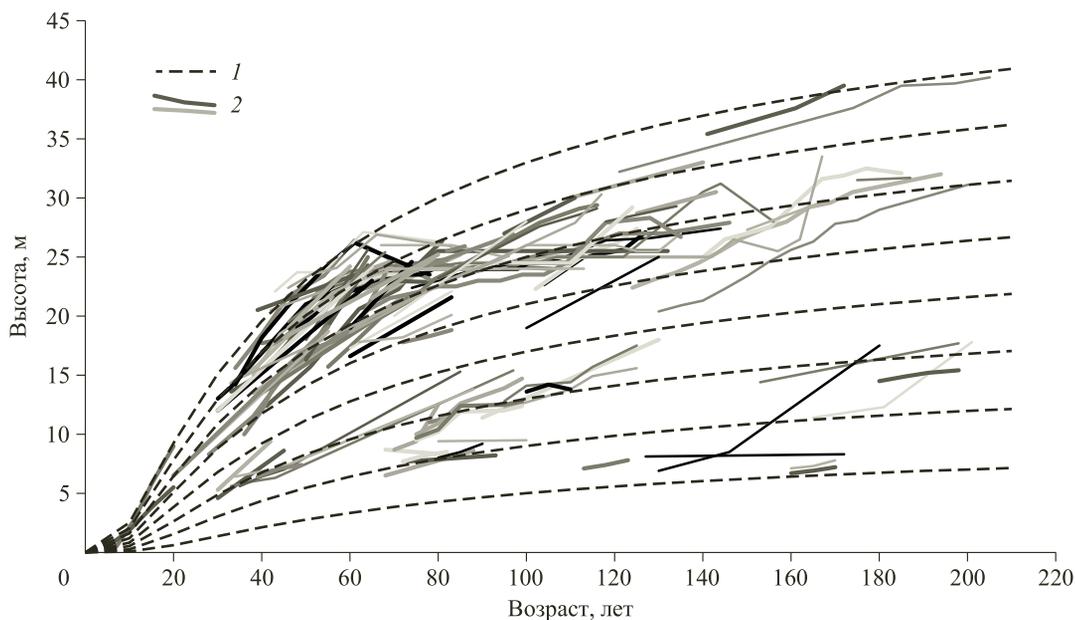


Рис. 2. Смоделированные кривые роста по средней высоте (1) со значениями 5, 9, 13, 17, 21, 25, 29 и 33 м в 100 лет и данные с пробных площадей (2).

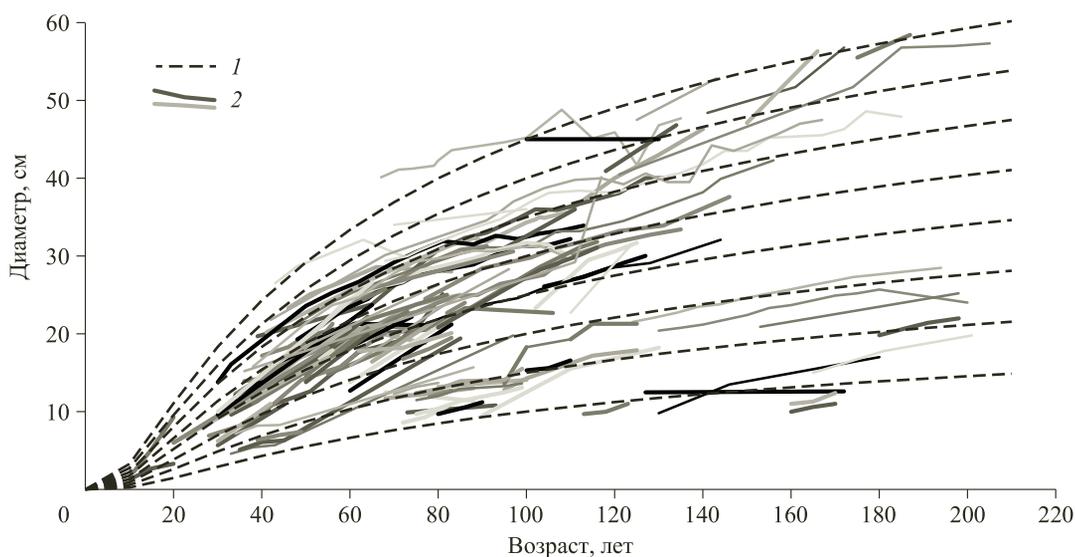


Рис. 3. Смоделированные кривые роста по среднему диаметру (1) со значениями 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 и 45 см в 100 лет и данные с пробных площадей (2).

Осаף, 2017). Полученный набор кривых динамики средних высот, дифференцированных от 5 до 33 м в возрасте 100 лет с градацией 4 м, имеет минимальные расхождения (в среднем $\pm 2-5\%$) со шкалой классов бонитета нормальных сосновых древостоев Северной Евразии (Таблицы..., 2008; Лебедев, Кузьмичев, 2022) (рис. 2). Практически совпадение двух бонитетных шкал объясняется тем, что в используемой для моделирования выборке с данными постоянных пробных площадей средний календарный год составил 1969, а при обобщении таблиц хода роста А. З. Швиденко с соавт. (Таблицы...,

2008) использовали, главным образом, материалы советского периода. Имеющиеся материалы не позволяют в полной мере учесть изменения в последние десятилетия степени воздействия многих влияющих на рост древостоев факторов.

Кривые роста по средней высоте и среднему диаметру полиморфны с множественными асимптотами, что соответствует биологическим и географическим особенностям рассматриваемых процессов (Загреев, 1978). Наличие множества асимптот позволяет устанавливать соответствие между предельными значениями таксационных показателей и качеством условий

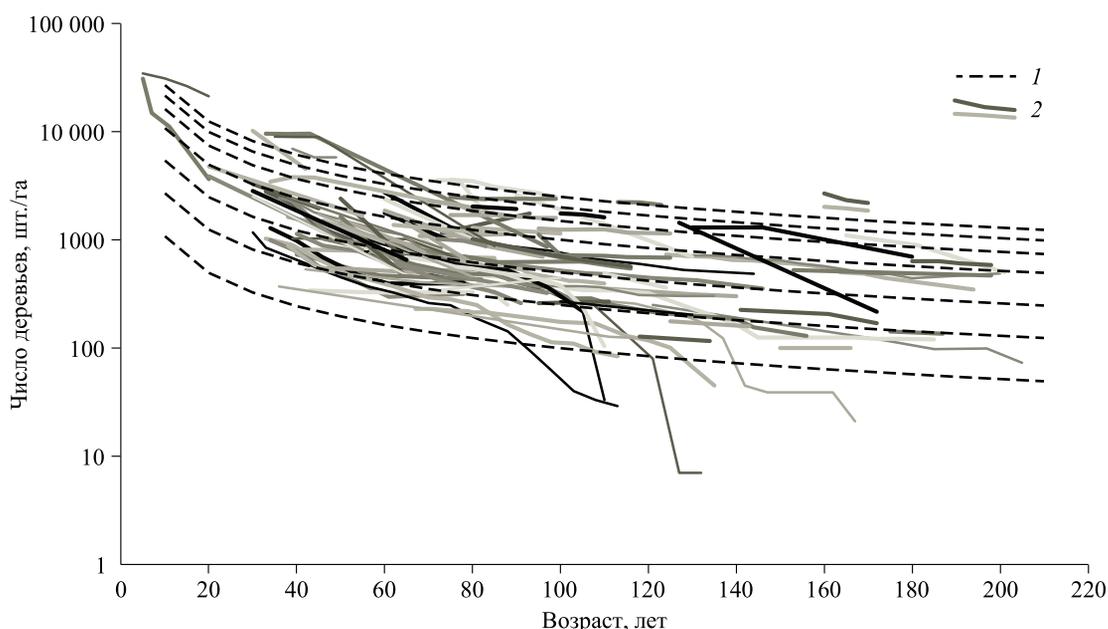


Рис. 4. Смоделированные кривые естественного изреживания древостоев (1) со значениями 100, 250, 500, 1000, 1500, 2000 и 2500 деревьев на 1 га в 100 лет и данные с пробных площадей (2).

произрастания. В условиях, приближенных к экологическому оптимуму, древостои будут достигать максимальных значений средних высот и диаметров, в то время как с возрастанием роли лимитирующих факторов будет происходить снижение их производительности. Каждая отдельно взятая смоделированная кривая характеризуется индивидуальной формой и скоростью роста в отдельные возрастные этапы. Например, при ухудшении условий произрастания относительный рост древостоев (отношение таксационного показателя в произвольно взятом возрасте к его значению в базовом возрасте 100 лет) замедляется в молодом возрасте, но с увеличением возраста темпы относительного роста возрастают и процесс происходит по времени дольше, чем в хороших условиях. Набор смоделированных кривых естественного изреживания сосновых древостоев в сопоставлении с рядами изменения количества деревьев на пробных площадях показан на рис. 4. Модель представляет упрощенное отображение процесса изреживания и позволяет отразить только общую тенденцию по уменьшению числа растущих деревьев с увеличением возраста. В качестве недостатка стоит отметить анаморфность кривых, что характерно для многих разработанных динамических моделей такого типа, поэтому они не отражают общую закономерность, согласно которой в высокогустотных древостоях интенсивность изреживания выше, чем в низкогустотных (Бузыкин, Пшеничникова, 2011; Пшеничникова

и др., 2022). Для различных сочетаний начальных значений числа деревьев в одном возрасте прогнозируемый по уравнению отпад для них будет одинаковым. Несмотря на это, на коротких временных промежутках для многих пробных площадей смоделированные кривые синхронны с динамикой в фактических данных.

По сравнению с традиционными таблицами хода роста полученная модель прогнозирует наиболее вероятную кривую изменения количества деревьев в древостое с увеличением его возраста, а не при фиксированной полноте.

Как показано во многих исследованиях (Кузьмичев, 1977, 2013; Рогозин, Разин, 2015; Лебедев, 2023), полнота не является стабильной на протяжении всего периода лесовыращивания и зависит от ценотических факторов и внешних воздействий. Для оценки относительной полноты и предельно возможного количества деревьев в заданном возрасте могут применяться подходы, основанные на расчете индексов густоты древостоев, нормальных сумм площадей сечений на основании прогнозируемых по уравнениям средних высот и диаметров. Использование предельных значений позволяет переходить к обоснованию режимов лесохозяйственных мероприятий, например установлению сроков повторяемости и интенсивности рубок ухода в соответствии с действующими рекомендациями и наставлениями.

С использованием моделей динамики средних высот и диаметров, естественного изрежи-

Таблица 5. Метрики качества прогнозирования сумм площадей сечений и запасов сосновых древостоев

Критерий соответствия	Сумма площадей сечений	Запас
RMSE	4.439	47.920
MAPE	13.338	14.578
MAE	2.968	33.120
MBE	-1.104	-15.162
R^2	0.896	0.885

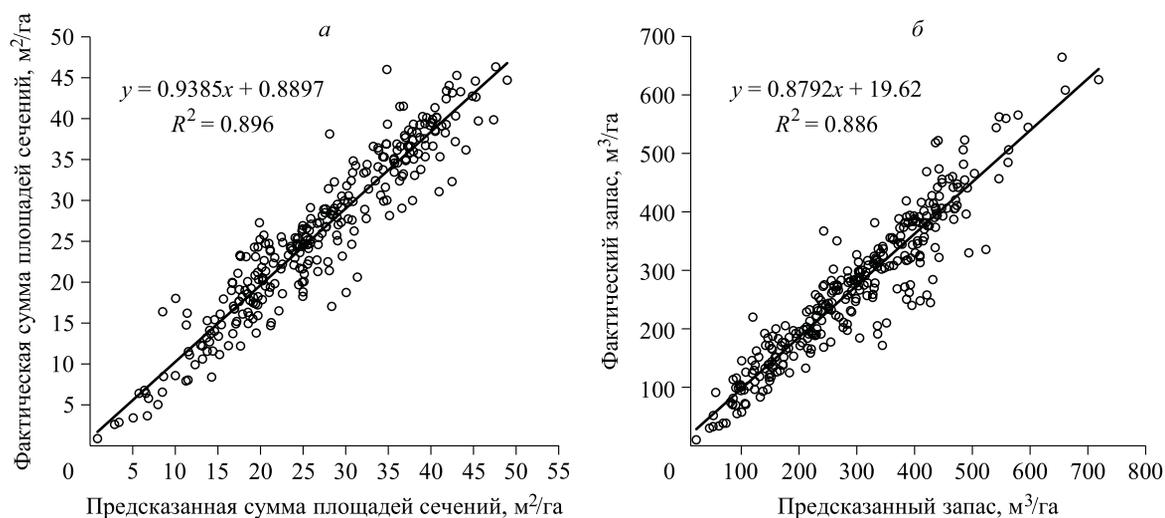
вания выполнены прогнозы сумм площадей сечений и запасов древесины. На значения метрик качества оказывают влияние, во-первых, ошибки прогнозирования таксационных показателей, используемых в расчетах, и, во-вторых, наличие случайных ошибок (табл. 5). Для сумм площадей сечений средняя абсолютная ошибка (MAPE) составила 13.3 %, для запасов – 14.6 % при средних абсолютных ошибках (MAE) 3.0 м²/га и 33.1 м³/га соответственно. Средние смещения ошибок (MBE) имеют отрицательные значения, что указывает на тенденцию к некоторому завышению прогнозируемых показателей.

Полученные модели позволяют объяснять 89.6 % вариации сумм площадей сечений и 88.5 % запасов. Сравнение фактических и прогнозируемых таксационных показателей показано на рис. 5, где большинство точек располагается вдоль линии соответствия.

В соответствии с Приказом Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 5 августа 2022 г. № 510 «Об утверждении лесоустроительной инструкции» (2022) при таксации лесов методом актуализации до-

пустимые случайные ошибки определения таксационных показателей составляют для запаса ± 30 %, средней высоты – ± 15 %, среднего диаметра – ± 20 %. Разработанная в исследовании модель обеспечивает прогнозирование данных таксационных показателей в рамках установленной нормативами точности, обеспечивая уверенный прогноз в среднем на период 9 лет. Учитывая влияние большого количества разнообразных факторов на динамику древостоев, к прогнозированию таксационных показателей на более длительные периоды нужно подходить с осторожностью, так как они могут приводить к возникновению значительных отклонений.

Данные, использованные при разработке динамической модели роста сосновых древостоев Европейской части России, имеют ряд ограничений. Во-первых, это отсутствие единых методических подходов к проведению работ на постоянных пробных площадях, обработке результатов полевых измерений и преследуемых целей при их закладке. Во-вторых, неравномерная представленность древостоев в градиенте лесорастительных условий Европейской части России, а также отдельных возрастных групп и уровней производительности. Практически отсутствуют в наборе данных молодняки, а экстраполяция прогнозов на этот возрастной период может приводить к ошибкам в таксационных показателях. В-третьих, значительный временной охват наблюдений на пробных площадях, что потребовало использования только соседних парных наблюдений для минимизации влияния не учитываемых моделью изменяющихся факторов внешней среды. Этих ограничений будут

**Рис. 5.** Соответствие фактических и прогнозируемых таксационных показателей.

а – сумма площадей сечений; б – запас.

лишены данные, полученные в ходе первого и последующих циклов ГИЛ, которые позволяют сформировать репрезентативную выборку с материалами, собранными по единой методике на территории всей страны. Зарубежный опыт показывает, что повторные наблюдения на постоянных пробных площадях, заложенных в ходе проведения ГИЛ, могут стать надежной основой для разработки новых моделей динамики таксационных показателей древостоев (McCullagh et al., 2017; Allen et al., 2020; Maleki et al., 2022).

Применяемые в отечественном лесном хозяйстве таблицы хода роста древостоев по классификации Н. Pretzsch (2009) относятся к моделям второго поколения, использование которых ограничено строго увязанными с классами бонитета рядами изменения средних высот и диаметров, числа деревьев, сумм площадей сечений, запасов и т. д. Для решения многих практических задач требуются инструменты, позволяющие прогнозировать динамику древостоев при различных сочетаниях начальных значений таксационных показателей и при различных вариантах лесопользования (Vanclay, 2010). Разработанная модель для сосновых древостоев Европейской части России относится к современным моделям прогнозирования таксационных характеристик на уровне отдельного древостоя, к преимуществам которой относится инвариантность относительного базового возраста и возможность давать прогнозы в широком диапазоне значений начальных параметров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые регрессионные уравнения для прогнозирования динамики средних высот и диаметров, естественного изреживания в совокупности формируют модель роста и производительности чистых одновозрастных сосновых древостоев Европейской части России. Разработанная модель может служить альтернативой традиционным таблицам хода роста при проектировании и обосновании лесохозяйственных мероприятий, при таксации лесов методом актуализации, а также для принятия управленческих решений при ведении хозяйства в сосновых лесах. В сочетании с дополнительными уравнениями она может использоваться для прогнозирования углероддепонирующего потенциала сосновых древостоев.

Исследование выполнено за счет гранта РНФ № 23-76-01016.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров А. В., Меланхолин П. Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.
- Берденгашиева А. Н. Дистанционный мониторинг поврежденных пожарами сосновых насаждений на севере Волгоградского Заволжья // *Вопр. степевед.* 2023. № 3. С. 104–115.
- Богачев А. В. Модель прогноза роста сосновых насаждений // *Лесоведение.* 1991. № 1. С. 2–11.
- Богачев А. В. Лесотаксационные исследования. М.: ВНИИЛМ, 2007. 344 с.
- Бузыкин А. И., Пишеничникова Л. С. Естественное изреживание молодняков ели разной густоты в экспериментальных посадках // *Лесоведение.* 2011. № 3. С. 44–50.
- Варгас де Бедемар А. Р. Исследования запаса и прироста лесонасаждений Санкт-Петербургской губернии, произведенные графом Варгас-де-Бедемаром, поручиком Корпуса лесничих, с 1843 по 1848 год. СПб., 1850. 200 с.
- Вахтомина М. Н., Ивкина С. С. Динамика отпада и продуктивность старовозрастных сосновых насаждений в Емцовском учебно-опытном лесхозе САФУ // *Актуальные проблемы развития лесного комплекса: Материалы XVIII Междунар. науч.-техн. конф., Вологда, 1 декабря 2020 г.* Вологда: Вологод. гос. ун-т, 2020. С. 9–12.
- Гаврилов В. Н. Динамика формирования сосновых молодняков различного происхождения на осушенных осоково-кустарничково-сфагновых болотах в Южной Карелии // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2011. № 3. С. 45–50.
- Галдина Т. Е., Романова М. М., Ситников К. С. Географические культуры – инструмент сохранения биоразнообразия сосны обыкновенной в условиях центральной лесостепи // *Лесотех. журн.* 2012. № 1 (5). С. 85–95.
- Данилов Д. А. Особенности формирования смешанных древостоев, товарная структура и плотность древесины сосны и ели: дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.02. СПб.: СПбГЛТУ им. С. М. Кирова, 2016. 407 с.
- Демаков Ю. П., Исаев А. В. Динамика состояния сосновых древостоев на постоянных пробных площадях // *Науч. тр. гос. природ. заповед. «Большая Кокшага».* 2017. № 8. С. 257–310.
- Демичева Н. В., Гущина В. А., Остробородова Н. И. Лесопатологическое и санитарное состояние лесов Ахунско-Ленинского лесничества Пензенской области // *Нива Поволжья.* 2015. № 4 (37). С. 33–38.
- Дубенок Н. Н., Кузьмичев В. В., Лебедев А. В. Результаты экспериментальных работ за 150 лет в Лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии. М.: Наука, 2020. 382 с.
- Дубенок Н. Н., Лебедев А. В. Динамика таксационных показателей лесных культур сосны по данным долговременных наблюдений // *Рос. с.-х. наука.* 2023. № 4. С. 48–51.
- Дубенок Н. Н., Лебедев А. В., Гостев В. В. Модель образующей древесного ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в Костромской области // *Лесотех. журн.* 2023. Т. 13. № 4.1 (52). С. 5–22.
- Загреев В. В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 240 с.

- Ильинцев А. С., Третьяков С. В., Ершов Р. А., Демиденко С. А., Богданов А. П. Динамика смешанных сосново-еловых древостоев после проведения первого приема длительно-постепенной рубки в Архангельской области // Лесн. вестн. 2016. Т. 20. № 5. С. 173–178.
- Кишенков Ф. В., Неруш М. Н., Афонаскина В. В., Овсянников И. В. Продуктивность коренных сосновых насаждений на стационарах Брянского опытного лесничества // Роль учебно-опытных лесхозов вузов России в подготовке кадров для лесного сектора: Материалы науч.-практ. конф., Брянск, 21–23 сент. 2017 г. Брянск: Брянск. гос. инж.-технол. акад., 2017. С. 102–104.
- Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 160 с.
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Лебедев А. В. Эмпирические модели роста и производительности древостоев по данным долговременных наблюдений в условиях антропогенных воздействий и климатических изменений: дис. ... д-ра с.-х. наук: 4.1.6. М.: Рос. гос. агр. ун-т – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2023. 425 с.
- Лебедев А. В., Кузьмичев В. В. Построение бонитетной шкалы с использованием обобщенного алгебраического разностного подхода // Сиб. лесн. журн. 2022. № 3. С. 48–58.
- Левин В. И. Сосняки Европейского Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 152 с.
- Лежнев Д. В., Дубей Д., Глазунов Ю. Б., Коротков С. А. Динамика сосновых лесов в Серебрянборском участке лесничества Московской области // Вопросы геологического и комплексного изучения экосистем Восточной Азии: Сб. докл. науч. конф., Благовещенск, 4–7 октября 2022 г. Благовещенск: Ин-т геол. и природопольз. ДВО РАН, 2022. С. 217–219.
- Мальцукова Н. В. Повышение продуктивности сосновых лесов Ветлужско-Унженской низменности: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. М.: МГУЛ, 2003. 137 с.
- Матюшкин В. А., Мошников С. А. Динамика структуры и продуктивности сосняка травяно-сфагнового в результате осушения и комплексного ухода // Тр. Карел. НЦ РАН. 2018. № 5. С. 26–38.
- Мерзленко М. Д., Мельник П. Г. Опыт лесоводственного мониторинга в Никольской лесной даче. М.: МГУЛ, 2015. 112 с.
- Мухин А. К. Многолетняя динамика заболачивающихся сосняков в условиях влияния водохранилища // ИВУЗ. Лесн. журн. 2019. № 3 (369). С. 17–31.
- Неволин О. А., Третьяков С. В., Еремина О. О. Динамика высокопродуктивных сосново-березовых насаждений // ИВУЗ. Лесн. журн. 2008. № 5. С. 21–29.
- Павлов В. М. Особенности хода роста сосны в бассейне реки Унжи // Новое в лесной таксации и лесоустройстве. 1965. Сб. 2. С. 37–39.
- Пахучий В. В., Пахучая Л. М., Губер Д. В. Динамика таксационных показателей сосновых древостоев на объектах гидромелиорации в Республике Коми // Акт. пробл. лесн. комплекса. 2019. № 54. С. 39–42.
- Писанов В. С. Динамика типов сфагновых сосняков в условиях влияния водохранилища // ИВУЗ. Лесн. журн. 1992. № 1. С. 52–57.
- Полякова Г. А., Лысыков А. Ю., Меланхолин П. Н. Динамика сосновых насаждений Лохина острова // Акт. пробл. лесн. комплекса. 2009. № 23. С. 107–111.
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 05.08.2022 № 510 «Об утверждении Лесоустроительной инструкции». М.: Минприроды РФ, 2022.
- Прокошева К. Ю., Абсалямова С. Л., Абсалямов Р. Р., Поздеев Д. А. Ландшафтно-лесоводственная характеристика сосновых насаждений рекреационных зон особо охраняемых природных территорий Удмуртской Республики // Вестн. Ижевск. гос. с.-х. акад. 2021. № 3 (67). С. 26–38.
- Пшеничникова Л. С., Онучин А. А., Собачкин Р. С., Петренко А. Е. Особенности роста сосновых культур разной густоты в условиях южной тайги // Сиб. лесн. журн. 2022. № 3. С. 24–33.
- Рогозин М. В. Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания. Пермь: Перм. гос. нац. иссл. ун-т, 2013. 200 с.
- Рогозин М. В., Разин Г. С. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы. Пермь: Перм. гос. нац. иссл. ун-т, 2015. 277 с.
- Родин С. А., Проказин Н. Е., Казаков В. И., Лабанова Е. Н. Выращивание крупнее сеянцев сосны обыкновенной для лесоразведения в лесостепной и степной зонах Европейской части России // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы VIII Всерос. науч.-техн. конф., Санкт-Петербург, 24–26 мая 2023 г. СПб.: СПбГЛТУ им. С. М. Кирова, 2023. С. 346–349.
- Сеннов С. Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса. СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. 98 с.
- Сунгурова Н. Р., Худяков В. В., Страздаускас С. Е. Сравнительная структура углеродного пула в наземной фитомассе культур сосны и ели // ИВУЗ. Лесн. журн. 2019. № 3 (369). С. 159–165.
- Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (норм.-справ. материалы) / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепаченко, С. Нильссон, Ю. И. Булуй. Изд. 2-е, доп. М.: Фед. агентство лесн. хоз-ва; Междунар. ин-т прикл. сист. анализа (ИАСА), 2008. 886 с.
- Тихонов А. С. 100-летие Брянского опытного лесничества. Калуга: Изд. пед. центр «Гриф», 2006. 267 с.
- Третьяков С. В., Богданов А. П., Цветков И. В., Давыдов А. В., Карабан А. А. Моделирование роста производных сосняков брусничного типа леса разной густоты в Мурманской области // Лесотех. журн. 2024. Т. 14. № 1 (53). С. 35–53.
- Тукачева А. В. Последствия лесных пожаров и лесоводственных мероприятий в осушаемых насаждениях Среднего Урала: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02. Екатеринбург: УГЛТУ, 2019. 259 с.
- Тюрин А. В. Исследование хода роста нормальных сосновых насаждений в Архангельской губернии // Тр. по лесн. опытному делу в России. Вып. 45. СПб., 1913. 135 с.
- Уткин А. И., Замолодчиков Д. Г., Честных О. В. Пулы углерода фитомассы и почв сосновых лесов России // Хвойные бореал. зоны. 2004. Т. 22. № 1–2. С. 13–21.

- Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л., Андреева А. А., Мусеев Д. В. Резерват «Вепский лес». Лесоводственные исследования. СПб.: СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.
- Филипчук А. Н., Мальшиева Н. В., Золина Т. А., Федоров С. В., Бердов А. М., Косицын В. Н., Югов А. Н., Кинигопуло П. С. Аналитический обзор количественных и качественных характеристик лесов Российской Федерации: итоги первого цикла государственной инвентаризации лесов // Лесохоз. инф. 2022. № 1. С. 5–34.
- Хлюстов В. К. Прогнозирование текущего прироста и оптимизация повышения продуктивности древостоев на примере сосняков и березняков Северного Казахстана: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.02. СПб.: СПбГЛТА им. С. М. Кирова, 1993. 37 с.
- Хлюстов В. К., Лебедев А. В. Экологическая типизация хода роста древостоев // Вестн. Поволж. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экол. Природопольз. 2016. № 4 (32). С. 5–18.
- Чучалина А. А., Санникова Н. С. Влияние низовых пожаров на возобновление хвойных видов в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном // Изв. Оренбург. гос. агр. ун-та. 2013. № 3 (41). С. 13–16.
- Шевелев С. Л., Ефремова М. Н. Особенности объемообразующих показателей в древостоях Красноярско-Ачинско-Канской лесостепи // Хвойные бореал. зоны. 2018. Т. 36. № 1. С. 97–101.
- Эбель Е. И., Залесова Е. С., Зарубина Л. В. Динамика среднего диаметра древостоя при рубках ухода в сосняках // Леса России и хоз-во в них. 2019. № 2 (69). С. 55–61.
- Allen II M. G., Antón-Fernández C., Astrup R. A stand-level growth and yield model for thinned and unthinned managed Norway spruce forests in Norway // Scand. J. For. Res. 2020. V. 35. Iss. 5–6. P. 238–251.
- Bailey R. L., Clutter J. L. Base-age invariant polymorphic site curves // For. Sci. 1974. V. 20. Iss. 2. P. 155–159.
- Cieszewski C. J. GADA derivation of dynamic site equations with polymorphism and variable asymptotes from Richards, Weibull and other exponential functions // Proc. Int. Conf. For. Measur. and Qualit. Methods and Manag. Athens, USA: Univ. Georgia, 2004. P. 248–261.
- Cieszewski C. J., Bailey R. L. Generalized algebraic difference approach: theory based derivation of dynamic site equations with polymorphism and variable asymptotes // For. Sci. 2000. V. 46. Iss. 1. P. 116–126.
- Diéguez-Aranda U., Grandas-Arias J. A., Álvarez-González J. G., Gadow K. von. Site quality curves for birch (*Betula pubescens* Ehrh.) stands in north-western Spain // Silva Fenn. 2006. V. 40. N. 4. P. 631–644.
- Johansson T. A site dependent top height growth model for hybrid aspen // J. For. Res. 2013. V. 24. N. 4. P. 691–698.
- Maleki K., Astrup R., Kuehne C., Paul McLean J., Antón-Fernández C. Stand-level growth models for long-term projections of the main species groups in Norway // Scand. J. For. Res. 2022. V. 37. Iss. 2. P. 130–143.
- McCullagh A., Black K., Nieuwenhuis M. Evaluation of tree and stand-level growth models using national forest inventory data // Europ. J. For. Res. 2017. V. 136. Iss. 2. P. 251–258.
- Pretzsch H. Forest dynamics, growth and yield. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2009. 664 p.
- Pretzsch H., Biber P., Schütze G., Uhl E., Rötzer T. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870 // Nature Comm. 2014. V. 5. Article 4967. 10 p.
- Pretzsch H., Grote R., Reineking B., Roëtzer Th., Seifert St. Models for forest ecosystem management: A European perspective // Ann. Bot. 2008. V. 101. Iss. 8. P. 1065–1087.
- Prodan M. Forest Biometrics. New York, NY: Pergamon Press, 1968. 447 p.
- Rojo-Alboreca A., Cabanillas-Saldaña A. M., Barrio-Anta M., Notivol-Paino E., Gorgoso-Varela J. J. Site index curves for natural Aleppo pine forests in the central Ebro valley (Spain) // Madera Bosques. 2017. V. 23. N. 1. P. 143–159.
- Schumacher F. X. A new growth curve and its application to timber yield studies // J. For. 1939. V. 37. P. 819–820.
- Sharma R. P., Brunner A., Eid T. Site index prediction from site and climate variables for Norway spruce and Scots pine in Norway // Scand. J. For. Res. 2012. V. 27. Iss. 7. P. 619–636.
- Socha J., Ochal W. Dynamic site index model and trends in changes of site productivity for *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. in southern Poland // Dendrobiology. 2017. V. 77. P. 45–57.
- Socha J., Solberg S., Tyminska-Czabańska L., Tompalski P., Vallet P. Height growth rate of Scots pine in Central Europe increased by 29 % between 1900 and 2000 due to changes in site productivity // For. Ecol. Manag. 2021. V. 490. Article 119102.
- Stankova T. V., Diéguez-Aranda U. Derivation and analysis of new stand-level mortality models based on existing growth equations // Ecol. Res. 2014. V. 29. Iss. 2. P. 319–330.
- Suliman T., Berger U., Maaten-Theunissen M. van der, Maaten E. van der, Ali W. Modeling dominant height growth using permanent plot data for *Pinus brutia* stands in the Eastern Mediterranean region // For. Syst. 2021. V. 30. N. 1. Article eSC03.
- Vanclay J. K. Robust relationships for simple plantation growth models based on sparse data // For. Ecol. Manag. 2010. V. 259. Iss. 5. P. 1050–1054.

DYNAMIC MODEL OF GROWTH OF PINE TREE STANDS IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA ACCORDING TO REPEATED OBSERVATIONS

A. V. Lebedev

*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Timiryazevskaya st., 49, Moscow, 127434 Russian Federation*

E-mail: alebedev@rgau-msha.ru

Given the importance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) for forestry in the European part of Russia, it is necessary to have tools that allow one to make informed decisions on managing the forest growing process and planning forest use. The aim of the study is to develop a dynamic model of the growth and productivity of pine forest stands in the European part of Russia using data from repeated observations on permanent sample plots. The data used in the study are represented by 99 permanent sample plots in natural pine stands in the European part of Russia, observations of which were carried out from 1862 to 2023. The growth and productivity model of stands consists of separate equations for the dependence of the average height, average diameter and number of growing trees on the initial and final ages and initial values of the corresponding stand indicators and the dependence of the average form height on the average height of the stand. The model developed in the study provides forecasting of stand indicators within the accuracy established by the Forest measurement instructions, providing a confident forecast for an average period of 9 years. The average absolute percentage of error for average heights, diameters and form heights does not exceed 5 %, and for the number of trees, the stand basal areas and stand volume does not exceed 15 %. The developed model can serve as an alternative to traditional course growth tables in the design and justification of forestry activities, in the inventory of forests using the updating method, as well as for making management decisions when managing pine forests. In combination with additional equations, it can be used to predict the carbon sequestration potential of pine stands.

Keywords: *Scots pine, prediction of tree stand growth, dynamic model of tree stand growth.*

How to cite: *Lebedev A. V. Dynamic model of growth model of pine tree stands in the European part Russia according to repeated observations // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 72–83 (in Russian with English abstract and references).*

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ДЕРЕВЬЕВ И ВЫБОРОЧНОЙ РУБКИ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Л. В. Зарубина¹, С. С. Макаров^{2,3}, И. Б. Кузнецова⁴

¹ Вологодская государственная молочно-хозяйственная академия им. Н. В. Верещагина 160555, Вологда, с. Молочное, ул. Шмидта, 2

² Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49

³ Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова 163002, Архангельск, набережная Северной Двины, 17

⁴ Костромская государственная сельскохозяйственная академия 156530, Костромская обл., Костромской р-н, п. Караваево, Учебный городок, 34

E-mail: liliya270975@yandex.ru, makarov_serg44@mail.ru, sonnereiser@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.08.2023 г.

Приведены результаты исследований физиологических процессов (дыхание корней, интенсивность фотосинтеза и транспирации, содержание пигментов, рост хвои и побегов) деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разных групп соподчинения 230-летнего осушенного одновозрастного сосняка вахто-сфагнового и влияния на них выборочной (приисковой) рубки. Положение сосны в древостое согласовалось с физиологическим состоянием дерева. Самую высокую интенсивность физиологических и ростовых процессов отмечали у господствующих деревьев (по Г. Крафту, деревья II класса) – в 1.5–2 раза выше, чем у других групп деревьев (согосподствующие, угнетенные). Самую низкую активность физиологических и ростовых процессов наблюдали у угнетенных деревьев, располагающихся в нижней части полога (деревья IVa класса). После выборочной рубки освещенность под пологом древостоя увеличилась в 3.2 раза по сравнению с контролем без рубки (составила до 47.9 % от освещенности открытого места) и стала благоприятной даже для подростка. У оставленных на выращивание деревьев сосны дыхание корней возросло в 1.5 раза, интенсивность фотосинтеза и транспирации – в 1.2–1.5 раза, содержание хлорофиллов уменьшилось на 15–42 %, каротиноидных пигментов – на 5–32 % по сравнению с контролем. Самую высокую физиологическую и ростовую реакцию на проведенную выборочную рубку проявили господствующие деревья II класса Крафта, а самую низкую – угнетенные деревья IVa класса. Приисковые рубки не изменили структурную дифференциацию деревьев в пологе, но усилили их физиологическую активность, рост хвои и побегов.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., господствующие, согосподствующие и угнетенные деревья, осушаемые земли, дыхание корней, фотосинтез, пигменты, транспирация, рост побегов.

DOI: 10.15372/SJFS20240408

ВВЕДЕНИЕ

Главной задачей лесного хозяйства было и остается повышение продуктивности лесов и выхода полезной лесной продукции с единицы лесной площади, рациональная система рубок, изучение взаимоотношений между растениями и средой в процессе онтогенеза. На этой основе должно быть обеспечено качественное воспроизводство лесов, непрерывное и неистощитель-

ное лесопользование (Мелехов, 1953; Сукачев, 1972; Моисеев, 2012), что является главной задачей лесной отрасли России в соответствии со «Стратегией развития лесного комплекса России до 2030 года» (2021). Для лесной отрасли Архангельской области приоритетным направлением в решении главной задачи должна стать также лесосушительная мелиорация (Тараканов, 2004), позволяющая значительно повысить физиологическую и ростовую активность де-

ревьев (Коновалов, Зарубина, 2010, 2011, 2019, 2020; Зарубина, Коновалов, 2014).

Известно, что любое одновозрастное насаждение ввиду сложных внутривидовых отношений между деревьями по своей структуре неоднородно. Эта структура может быть охарактеризована в соответствии с известной классификацией Г. Крафта (Морозов, 1970), позволяющей учитывать индивидуальные особенности роста и развития деревьев. На рост и морфологические признаки деревьев влияют экологические, климатические, почвенные условия и другие факторы (Морозов, 1970; Сукачев, 1972).

Изучение морфологической дифференциации деревьев в границах определенного типа леса с учетом экологических условий и их флуктуаций в процессе индивидуального развития способно многое дать для познания происходящих в нем процессов борьбы за существование и формирования на этой основе структуры древостоев (Пугачевский, 1983; Рыбакова, 2021). Оно также крайне важно для познания метаболизма, определяющего особенности ростовых процессов у древесного растения и продуктивность древостоев в экосистемах в зависимости от экологических условий их местопроизрастания, условий выращивания. Морфологическую дифференциацию необходимо учитывать также при моделировании хода роста деревьев, прогнозирования продуктивности древостоев. В осушенных лесах изучение морфологической дифференциации деревьев необходимо для оценки качественного состояния осушительной сети, исключения возможности повторного заболачивания территории. Знание дифференциации деревьев представляет определенный интерес и с научной точки зрения для исследования развития самого древесного растения в связи с проблемами регулирования водного, пищевого и светового питания в лесных сообществах, взаимосвязей между отдельными особями и видами.

Предложено несколько подходов к обоснованию причин структурной дифференциации деревьев в одновозрастных древостоях, однако окончательного решения в этом вопросе ввиду недостаточности экспериментальных данных еще не получено. Согласно исследованиям некоторых авторов (Гулидова, 1960; Тимофеев, 1972), основными причинами структурной дифференциации деревьев в насаждениях являются не только особые для каждой категории деревьев условия существования (режим освещения, минерального питания, обеспеченность влагой), но и различие в качестве исходного материала,

его генетическом коде, передаваемом по наследству от материнского дерева, проявляющемся уже на ранних стадиях развития в виде разной интенсивности физиологических и ростовых процессов. Напряженность конкурентных взаимодействий между растениями меняется в процессе их онтогенеза, в результате изменения процессов выращивания, с трансформацией пространственной организации фитоценоза. В связи с появлением значительных площадей осушенных лесов (Тараканов, 2004) и сокращением лесозаготовительных площадей хвойных лесов, перед лесной отраслью встал вопрос об эффективном использовании осушаемых лесов. Одним из возможных путей их освоения могут быть выборочные рубки, основанные на использовании при разработке лесосек особенностей дифференциации деревьев с учетом их роста и физиологического состояния. Доказано, что осушение и выборочные рубки существенно повышают физиологическую и ростовую активность деревьев, их продуктивность, позволяют получать дополнительное количество высококачественной хвойной древесины с единицы лесной площади (Тараканов, 2004; Коновалов, Зарубина, 2010, 2011, 2019, 2020; Зарубина, Коновалов, 2014).

Цель настоящего исследования – изучить влияние выборочной рубки на интенсивность физиологических процессов (дыхание корней, фотосинтез, содержание пигментов, транспирацию и рост) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зависимости от структурной дифференциации деревьев в условиях осушаемого сосняка вахто-сфагнового в северной подзоне тайги.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в 2018 г. в Архангельской области на территории Холмогорского участкового лесничества (п. Почтовое) в 230-летнем древостое с преобладанием сосны обыкновенной. Для исследований был выбран участок осушенного в 1972 г. сосняка вахто-сфагнового. Вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata* L.) преобладает в нижнем ярусе. Тип леса за прошедший после осушения период (46 лет) не изменился. Почва на участке торфяная осушенная низинная на средних торфах, подстилаемых тяжелым моренным суглинком. В 1992 г. на части древостоя была проведена приисковая рубка с вырубкой части деревьев II

и III классов по Г. Крафту (64 % по запасу, 32 % по числу стволов). В 2018 г. были заложены две постоянные пробные площади (ппп), каждая по 1.0 га, контроль – без рубки и опыт – с выборочной рубкой в 1992 г. В контрольном древостое и на участке с опытной рубкой вся межканальная территория представляла собой осушенный участок. Почвенно-грунтовые воды располагались ниже корнеобитаемого горизонта.

Состав первого яруса контрольного древостоя в 2018 г. 10С+Б, ед. Е, полнота 0.7, класс бонитета V^a, высота сосны 14.6 м, диаметр 22.1 см, прирост по диаметру 0.65 мм/год, состав второго яруса 6Б3Е1С. Состав первого яруса опытного древостоя 8С2Б, ед. Е., класс бонитета V, полнота 0.45, высота сосны 13.6 м, диаметр 19.4 см, прирост по диаметру 1.43 мм/год; состав второго яруса 7Б3Е, ед. С

Высотная дифференциация деревьев по классам роста и развития на ппп четко выражена. В соответствии с классификацией Г. Крафта (Морозов, 1970), на объектах исследования в первом ярусе были выделены следующие группы деревьев сосны: господствующие (господствующие с хорошо развитыми кронами, по Крафту – деревья II класса), согосподствующие (со слабе развитыми и несколько сдавленными кронами, по Крафту – деревья III класса), угнетенные (крона угнетена, но более-менее одинаковая со всех сторон и помещается в нижней части общего полога, (по Крафту – деревья IVa класса). В контроле господствующие деревья (II класса) включали деревья высотой больше 14.0 м с сильно развитыми кронами, при этом высота согосподствующих деревьев (III класса) была на 1.5–2.0 м, а у угнетенных – на 3–4 м ниже высоты господствующих деревьев.

Изучали влияние выборочной (приисковой) рубки и структурной дифференциации деревьев на интенсивность физиологических процессов (дыхание корней, интенсивность фотосинтеза, содержание пигментов, транспирация) и рост сосны обыкновенной. Для исследований были подобраны группы из близко растущих деревьев сосны по 3–5 шт. в каждой в соответствии с установленной в насаждении их структурной дифференциации и высоты (классом Крафта). Для подъема в крону и отбора с деревьев образцов побегов с хвоей из подсобного материала были изготовлены рабочие лестницы (8–10 м) и рабочий шест (4–5 м), на верхней части которого укреплялся секатор со шнуром для привода его в рабочее состояние. Часть особенно крупных деревьев спиливалась, а их хлысты с помощью

трактора трелевались на погрузочную площадку. Для определения морфометрических показателей исследовали свежесобранную хвою 2-го года с 2-летних побегов из кроны самых верхних мутовок дерева с его юго-западной стороны. Масса побегов определялась в камеральных условиях в воздушно-сухом состоянии.

Скорость фотосинтеза у сосны измеряли в 2018 г. методом радиоуглеродной метки с использованием стабильного изотопа углерода-14 (период полураспада элемента 5 тыс. лет) (Вознесенский и др., 1965). Для опыта готовилась замкнутая система, состоящая из газгольдера (в виде полиэтиленовой канистры объемом 10 л) и ассимиляционной камеры. Для регистрации интенсивности фотосинтеза камера готовилась из оргстекла с вмонтированным в нее термометром, который использовался с целью учета в ней температуры и недопущения возможного перегрева. Камера, через которую с помощью резиновой груши прокачивалась газовая радиоактивная смесь в виде $^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$, герметично соединялась с газгольдером резиновыми шлангами. Удельная радиоактивность газовой смеси в замкнутой системе при изучении фотосинтеза равнялась 0.2 МБк/л, продолжительность прокачки радиоактивной смеси составляла 10 мин. При изучении фотосинтеза в камеру укладывалось по 2–3 образца побегов с 2-летней хвоей, взятых одновременно со всех групп учетных деревьев (всего не менее 30 образцов), что обеспечивало для побегов однородность световых условий. Одновременно над камерой через каждые 2 мин с помощью люксметра Ю-116 М замеряли освещенность. По ее данным устанавливался средний показатель, по показаниям термометра – температура в камере. В случае перегрева камера с образцами побегов и хвои помещалась в ванночку с холодной водой, которая периодически заменялась свежей.

Отобранные с модельных деревьев опытные образцы побегов с хвоей после измерения фотосинтеза с целью прекращения их дальнейшей физиологической активности фиксировались в стеклянном стакане на металлической решетке, установленной над парами кипящего этанола. После окончания фиксации побеги с хвоей, взятые с определенного учетного дерева, помещались в индивидуальные пенициллиновые бутылочки. В лаборатории абсолютно высушенный радиоактивный материал (хвоя) в медной ступке с ребристой нарезкой с помощью медного пестика измельчался в порошок. Уровень радиоактивности собранных образцов (учет количества

распадов ядер ^{14}C поглощенного радиоуглерода в виде имп./($\text{мин} \cdot \text{г}$) замеряли на низкофоновом радиометре Б-3 с применением торцового счетчика β -частиц МСТ-17. Все исследования проводили в теплую солнечную погоду в июне и июле 2018 г. в околополуденное время. Образцы брали одновременно в опыте и контроле со всех групп деревьев. Для расчета интенсивности фотосинтеза пользовались формулами (Вознесенский и др., 1965). Результаты исследований приведены в таблице, в которой все данные представлены в виде средних арифметических показателей, полученных из 6–8 повторных определений для каждого опытного образца хвои.

Интенсивность дыхания мелких корней (диаметром менее 1.5 мм) определялась методом Бойсен – Йенсена с помощью учета, выделяемого ими CO_2 путем титрования опытных и контрольных растворов слабой щавелевой кислотой с добавлением в растворы для их окрашивания и удобства титрования по 2–3 капли спиртового раствора фенолфталеина (Вознесенский и др., 1965). При выделении фракции корней пользовались классификацией А. Я. Орлова, С. П. Кощелькова (1971). Период отделения корней от дерева и до включения их в опыт (помещения в марлевых мешочках в колбы с налитым в них баритом) длился не более 30 мин. За такой короткий временной промежуток отделенные от дерева корни не теряли своей первоначальной интенсивности и соответствовали дыханию интактных корней (Мамаев, 1984). Опыт проводился в течение часа. Все расчеты выполнялись на 1 г воздушно-сухих корней.

Содержание пигментов в хвое у сосны определяли общепринятым спектрофотометрическим методом в безводных ацетоновых экстрактах, приготовленных из свежесобранных образцов двухлетней хвои (Шлык, 1971). В связи с качественными особенностями отдельных частей хвои (Коновалов, Зарубина, 2010) для определения концентрации пигментов использовали только срединную часть хвоинок, а верхнюю и нижнюю части отбрасывали. Измельченные с помощью ножниц образцы хвои взвешивались, помещались в индивидуальные пробирки и фиксировались безводным ацетоном, затем пробирки закрывались пробками из пробкового дерева и парафинились. В лаборатории зафиксированные образцы растирали и отмывали со 100%-м безводным ацетоном. Объединенный экстракт фильтровали и замеряли его объем. Плотность элюата (вытяжки) с содержанием в нем пигментов промерялась на спектрофотометре СФ-46 М

в двукратной повторности и переводилась на грамм навески сырой хвои. Концентрация пигментов в исследуемом материале (хвое) устанавливалась по общепринятым формулам (Шлык, 1971). Расчет хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) и хлорофиллбелковых комплексах (ХБК ФС I и ФС II) проводили согласно Б. А. Рубину с соавт. (1988) и Т. В. Кирпичниковой с соавт. (1995). Рост осевых побегов второго года вегетации на латеральных побегах самых верхних мутовок замерялся не менее чем у 10–12 латеральных ветвей у каждой группы деревьев, взятых из 1/3 верхней части кроны юго-западной стороны для получения среднего показателя. Все исследования проводились в 2018 г. Общая для древостоя освещенность определялась в 13 ч по 30–35 постоянным точкам расположенными в натуре перпендикулярно к солнцу и закрепленными деревянными кольшками на высоте 1.5 м. Статистическая обработка полученных данных выполнена с использованием общепринятых методик (Доспехов, 2011) и программного обеспечения Microsoft Office Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Световой режим леса среди факторов внешней среды является ведущим экологическим фактором, непосредственно воздействующим на состояние биологической системы (Алексеев, 1975; Чибисов, Нефедова, 2003). Проведенные в 2018 г. исследования показали, что в околополуденное время (13 ч) под полог соснового древостоя в контрольном древостое проникает не более 14.9 % света от открытого места, что значительно ниже уровня достаточной обеспеченности для нормального роста светолюбивой сосны (Алексеев, 1975; Lieffers et al., 1999). На участке с выборочной рубкой световые условия под пологом насаждения (47.9 %) способствовали успешному росту ее подроста (Коновалов, Зарубина, 2010).

Известно, что фактическая реализация возможностей фотосинтетического аппарата определяется, прежде всего, потребностями морфологических процессов целого растения (Любименко, 1935). Влияние выборочной рубки на биометрические показатели деревьев сосны разного соподчинения показано в табл. 1.

Отмечено, что в целом у сосны на латеральных ветвях дерева верхних мутовок самые длинные годовые побеги (4.1–6.6 см) и масса хвои на них (1.20–3.77 г) – у деревьев на вырубке.

Таблица 1. Влияние выборочной рубки на биометрические показатели деревьев сосны разных классов Крафта в осушенном сосняке вахто-сфагновом

Показатель	Контрольный древостой			Выборочная рубка (64 %)		
	Деревья					
	господствующие	согосподствующие	угнетенные	господствующие	согосподствующие	угнетенные
Масса побега, мг	220 ± 11	171 ± 9	121 ± 5	588 ± 12	548 ± 15	241 ± 7
Длина побега, см	5.38 ± 0.6	3.55 ± 0.5	3.44 ± 0.5	6.60 ± 1.0	6.10 ± 0.9	4.09 ± 0.7
Масса хвои на побеге, г	1.43 ± 0.02	1.26 ± 0.02	0.87 ± 0.01	3.77 ± 0.07	2.53 ± 0.05	1.20 ± 0.04
Средняя длина хвоинки, см	4.61 ± 0.12	4.03 ± 0.10	3.62 ± 0.06	5.41 ± 0.13	5.15 ± 0.11	4.73 ± 0.07
Средняя масса 100 пар хвои, г	3.04 ± 0.02	2.56 ± 0.02	2.23 ± 0.02	4.44 ± 0.03	3.54 ± 0.04	2.42 ± 0.03
Число пар хвоинок на побеге, шт.	47 ± 3	43 ± 2	36 ± 1	85 ± 2	71 ± 2	49 ± 2

В контрольном древостое длина побегов на 19–72 % короче (3.4–5.4 см), а масса хвои на них в 1.4–2.6 раза меньше (0.87–1.4 г), чем на вырубке. Среди структурных групп подчинения деревьев на латеральных ветвях верхних мутовок самые длинные годовичные побеги (в контроле 5.38 см, на вырубке 6.60 см) и самое большое количество двойных хвоинок на них (в контроле 47 шт., на вырубке 85 шт.) – у господствующих деревьев. Эта особенность позволяет им более активно осуществлять физиологическую деятельность, а также процессы, связанные с наращиванием биомассы и повышением продуктивности. У угнетенных деревьев длина годовичных побегов почти в 2 раза меньше, чем у господствующих, и на 3–49 % они короче, чем у соподчиненных де-

ревьев. Аналогичные этим результаты у деревьев сосны разных групп подчинения ранее нами были получены в условиях Крайнего Севера в 28-летних одновозрастных сосняках лишайниковых и в 47-летних одновозрастных осушенных сосняках кустарничково-сфагновых (Коновалов, Зарубина, 2010, 2011; Придача, Сазонова, 2010).

Недостаток света и тепла, высокая корневая конкуренция в лесу негативно влияли на рост и обмен веществ сосны. Наши исследования дыхания корней в 2018 г. показали, что в контрольном древостое корни сосны при дыхании выделяют в 1.5 раза меньше CO₂, чем в насаждении, пройденном выборочной рубкой интенсивностью 64 % по запасу (табл. 2).

Таблица 2. Интенсивность физиологических процессов у деревьев сосны разных классов роста и развития (по Крафту) в 230-летнем сосняке вахто-сфагновом

Показатель	Древостой			Вырубка (64 %)		
	Деревья					
	господствующие	согосподствующие	угнетенные	господствующие	согосподствующие	угнетенные
Хлорофилл, мкг/г:						
a	944 ± 7	1081 ± 22	859 ± 13	666 ± 28	966 ± 4	751 ± 7
b	348 ± 6	431 ± 6	323 ± 11	244 ± 16	379 ± 10	282 ± 7
a + b	1293 ± 6	1521 ± 14	1182 ± 22	910 ± 36	1345 ± 11	1033 ± 5
a : b	2.72	2.53	2.66	2.73	2.60	2.60
ССК, мкг/г	766	950	711	535	829	620
ХБК ФС I и ФС II, мкг/г	526	572	471	374	514	413
ССК/ХБК	1.46	1.56	1.51	1.43	1.61	1.50
Каротиноиды, мкг/г	177 ± 4	196 ± 9	160 ± 9	120 ± 4	188 ± 2	145 ± 3
Хлорофилл/каротиноиды	7.35	7.38	7.39	7.51	7.15	7.15
Фотосинтез, мг CO ₂ /(г · ч)	24.9 ± 1.2	21.9 ± 0.5	19.1 ± 0.8	31.4 ± 0.9	24.2 ± 0.8	21.8 ± 1.6
Дыхание корней, мг CO ₂ /(г · ч)	1.08	0.96	0.88	1.39	1.21	0.93
Транспирация, мг H ₂ O/(г · ч)	194 ± 10	169 ± 5	162 ± 6	242 ± 12	202 ± 8	188 ± 9
Транспирация/фотосинтез	7.79	7.92	8.50	7.71	8.35	8.62
Длина осевого побега, см	5.38 ± 0.6	3.55 ± 0.5	3.44 ± 0.5	6.60 ± 1.0	6.10 ± 0.9	4.09 ± 0.7

Примечание. Данные приведены для хвои второго года вегетации.

Ю. Л. Цельникер (2005), изучая дыхание корней у древесных растений в разных типах лесорастительных условий, установила, что при снижении освещенности в 10 раз интенсивность дыхания корней у древесных пород падает в 3 раза и более. В нашем опыте, проведенном в июле, у сосны средняя интенсивность дыхания мелких корней при температуре 14.9 °С на контрольной делянке у господствующих деревьев составляла 1.08 ± 0.08 , у согосподствующих – 0.96 ± 0.06 , у угнетенных – 0.88 ± 0.09 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$; на участке с выборочной рубкой – соответственно 1.39 ± 0.10 , 1.21 ± 0.08 , 0.96 ± 0.05 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$. Статистическая проверка различий интенсивности дыхания корней с помощью критерия Стьюдента подтвердила достоверность разницы по этому показателю между средними значениями в контрольном древостое и на вырубке лишь для господствующих и согосподствующих деревьев: $t_{\text{факт}} = 3.2$ и 3.9 соответственно (при $t_{\text{ст} 0.95} = 2.4$). Для угнетенных деревьев эти различия оказались недостоверными ($t_{\text{ст} 0.95} = 0.8$).

Неоднозначность световых условий в древостое и на участке с рубкой у деревьев сосны соответствующим образом проявилась и в содержании пигментов. На время проведения исследований (июль) у сосны в однолетней хвое в контроле в ССК содержание хлорофилла составляло 711–950 мкг, в ХБК ФС I и ФС II – 471–562 мкг, на участке с выборочной рубкой – 535–829 и 374–516 мкг соответственно. Концентрация каротиноидных пигментов у деревьев в контроле была 160–196 мкг, на участке с рубкой – 120–188 мкг. Содержание зеленых пигментов в опыте по сравнению с контролем было ниже на 15–42 %, а содержание каротиноидных пигментов – на 5–32 %. Особенно существенно на вырубке содержание хлорофилла (на 42 %) и каротиноидных пигментов (на 32 %) сократилось у господствующих в пологе деревьев ($t_{\text{факт}} = 10.0$ и 13.0 соответственно). У согосподствующих и угнетенных деревьев концентрация хлорофилла на вырубке уменьшилась на 13 и 14 %, каротиноидных пигментов – на 5 и 10 % соответственно.

Структурная дифференциация деревьев сосны по категориям роста у сосны определенным образом проявилась в концентрации в хвое фотосинтетических пигментов. Анализ их содержания показал, что самая высокая концентрация в контрольном древостое и на вырубке отмечена у категории согосподствующих деревьев – 1521 ± 14 и 1345 ± 11 мкг/г соответственно.

В хвое господствующих деревьев хлорофилла содержалось на 15 и 32 %, в хвое угнетенных деревьев – на 22 и 24 % соответственно меньше, чем у согосподствующих деревьев. Отмечено, что в древостое согосподствующие деревья в хвое накапливают хлорофилла на 18 % больше, чем господствующие ($t_{\text{факт}} = 3.6$) и на 29 % значительно больше, чем угнетенные деревья ($t_{\text{факт}} = 5.2$), на вырубке – соответственно на 48 и 30 % больше ($t_{\text{факт}} = 8.3$ и 8.0 соответственно). Господствующие деревья, занимая в пологе лидирующее положение, в древостое содержали хлорофилла на 9 % больше, чем угнетенные, а на участке с рубкой – на 14 % меньше их. Разница достоверна на уровне статистической значимости 0.95 ($t_{\text{факт}} = 3.2$ и 4.5 соответственно). Отношения между зелеными и каротиноидными пигментами (7.15–7.59), между хлорофиллом а и хлорофиллом b (2.53–2.73) у деревьев сосны разной соподчиненности, а также у деревьев в древостое и на вырубке находятся в одних пределах, и в зависимости от условий их роста и соподчиненности не претерпела несущественных изменений.

Известно, что в энергопреобразующей системе хлоропластов клетки хлорофилл распределен между двумя энергетическими комплексами: хлорофилл-белковыми комплексами фотосистем I и II (ХБК ФС I и ФС II), с которыми непосредственно связан синтез органического вещества, и светособирающим комплексом (ССК) (Рубин и др., 1988; Ладыгина, Семенова, 1993). От характера качественного распределения хлорофилла между этими двумя энергетическими комплексами во многом зависит продуктивность растения. Считается, чем плотнее отношение между этими двумя энергетическими комплексами, чем больше пигмента содержится в ХБК, тем выше продуктивность растения и его сорта (Рубин и др., 1988; Кирпичникова и др., 1995). Такая зависимости продуктивности дерева от характера распределения хлорофилла в его энергопреобразующей системе неоднократно нами наблюдались у сосны и ели (*Picea A. Dietr.*) при использовании в насаждениях удобрений, при разных видах рубок, при лесомелиоративных работах (Коновалов, Зарубина, 2010, 2011). В нашем опыте у деревьев разного соподчинения на вырубке и в древостое существенных изменений в соотношениях между этими двумя энергетическими комплексами не отмечено. Эти отношения у них находятся в пределах 1.43–1.61 (табл. 1). Можно лишь указать на более низкую вариабельность показателя у господствующих в

пологе деревьев (1.43–1.46). Следовательно, основная причина более высокой продуктивности деревьев, занимающих лидирующее положение в пологе, в контрольном древостое и на вырубке, состоит в особых световых условиях для них в местах их индивидуального роста, подтверждаемая у них в более значительном содержании хлорофилла в ХБК по сравнению с другими структурными группами деревьев.

Особые специфические световые условия местопроизрастания в древостое и на участке с рубкой для разных категорий деревьев сосны определенным образом сказались у них и на интенсивности фотосинтеза. Исследования показали, что наиболее высокие значения фотосинтеза у деревьев отмечены на вырубке (21.8–31.4 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$). В контрольном древостое интенсивность фотосинтеза у деревьев в 1.2–1.5 раза ниже, чем на вырубке ($t_{\text{факт}} = 2.4\text{--}6.9$). Повышение интенсивности фотосинтеза у деревьев на вырубке, согласно литературным данным, может вызываться возросшей под действием дополнительного света активностью фотосинтетических ферментов (РДФ-карбоксилазы) (Семененко, 1982; Цельникер, 2005), особой структурой хвои, сформировавшейся под действием дополнительного света (Малкина, 1984), и возросшей деятельностью корней в результате дополнительного притока к ним из кроны энергетического субстрата (ассимилятов) (Коновалов, Зарубина, 2011, 2019, 2020; Зарубина, Коновалов, 2014, 2016). Ускоренное освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза у господствующих деревьев в контроле и у деревьев на вырубке под действием дополнительного притока к ним солнечной радиации также могло способствовать повышению фотосинтеза (Чиков, Бакирова, 2004; Chikov, Bakirova, 2004; Коновалов, Зарубина, 2019, 2020). В солнечные и с переменной облачностью дни интенсивность фотосинтеза у господствующих деревьев была на 23–28 % выше, чем у подчиненных категорий деревьев ($t_{\text{факт}} = 3.5\text{--}3.8$). Полученные данные в целом можно рассматривать как доказательство качественного улучшения состояния ассимиляционного аппарата у деревьев сосны после выборочных рубок.

Структурная дифференциация деревьев сосны по скорости роста и развития в пологе наряду с содержанием пигментов определенным образом проявилась у них и в интенсивности фотосинтеза. В контроле и на участке с рубкой наиболее высоким фотосинтезом отличались господствующие в пологе деревья (24.9–31.4 мг

$\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$). У согосподствующих деревьев, по сравнению с господствующими деревьями, фотосинтез был на 15–26 % ниже (в древостое $t_{\text{факт}} = 3.5$, на вырубке – 5.9), несмотря на более высокое у них содержание пигментов. Угнетенные деревья в этих условиях фотосинтезировали на 30–44 % слабее, чем господствующие деревья (в древостое $t_{\text{факт}} = 3.8$, на вырубке – 5.19), и на 11–15 % хуже, чем согосподствующие деревья (в древостое – $t_{\text{факт}} = 1.06$, на вырубке – 1.34). Наибольшую реакцию на изреживание древостоя проявили господствующие деревья сосны (II класса по Крафту). После проведенной выборочной рубки интенсивность фотосинтеза у них повысилась на 26 % ($t_{\text{факт}} = 5.34$), у согосподствующих деревьев – на 11 % ($t_{\text{факт}} = 3.19$), у угнетенных деревьев – на 14 % ($t_{\text{факт}} = 3.60$) по сравнению с контролем. Полученные данные перекликаются с данными по осине (*Populus tremula* L.) – в 20-летних чистых осинниках с полнотой 0.85 наиболее высокую отзывчивость на изреживание полога после удаления из насаждения части деревьев проявили деревья осины II класса роста, у которых продуктивность фотосинтеза после разреживания насаждения становилась в 2.4 раза выше, чем у деревьев I класса. Реакция фотосинтеза на проведенную рубку у деревьев III класса Крафта была в 10.5 раза ниже, чем у деревьев II класса роста и в 7.6 раза слабее, чем у господствующих деревьев (Коновалов, Зарубина, 2010).

Отношение фотосинтез/хлорофилл (имеется в виду отношение интенсивности фотосинтеза к сумме хлорофиллов а и b, мг) у отдельных категорий деревьев в контрольном древостое равно 14.4–19.3, на вырубке – 17.9–34.5. Наиболее высокий индекс в контроле и на вырубке отмечен у господствующих деревьев (19.3–34.5), а самый низкий (14.4–17.9) – у согосподствующих деревьев на вырубке. Среднее положение по значению этого показателя занимают угнетенные деревья, у которых индекс фотосинтез/хлорофилл равен 16.1–21.1. Из этого следует, что наиболее высокая работоспособность хлорофилла у деревьев сосны – на вырубке, а среди них – у господствующих деревьев, постоянно находящихся в условиях повышенной освещенности. У согосподствующих деревьев в контрольном насаждении и на вырубке в условиях недостатка света по сравнению с господствующими эффективность фотосинтеза ниже. На это у них указывает низкий индекс фотосинтез/хлорофилл, равный 14.4–18.0.

Следовательно, основная причина отмечаемой разной продуктивности деревьев, занимающих в пологе древостоев неоднозначное высотное положение, состоит в особых световых условиях в местах их индивидуального роста и мало зависит от характера распределения хлорофилла в их энергопреобразующей системе. Господствующие в пологе деревья, имея неограниченный доступ к свету и слабую конкуренции со стороны согосподствующих и угнетенных деревьев, имеют самые высокие физиологическую активность и интенсивность роста. Согосподствующие и угнетенные деревья, напротив, постоянно испытывая недостаток света и конкурентное давление со стороны господствующих в пологе деревьев, имеют пониженную физиологическую и ростовую активность.

Неоднородность освещенности в контроле и в пологе древостоев у деревьев сосны сказалась и на интенсивности транспирации. Анализ данных исследования показал, что удаление части конкурирующих деревьев и повышение в результате этого освещенности в насаждении с рубкой способствовало у оставленных на выращивание деревьев существенному повышению интенсивности транспирации (табл. 2). Через 26 лет после проведенного разреживания древостоя интенсивность транспирации у сосны на вырубке в 2018 г. увеличилась по сравнению с контролем на 16–25 %. Особенно существенно интенсивность транспирации возросла у господствующих деревьев – на 25 % ($t_{\text{факт}} = 4.9$), несколько меньше (на 19.5 %) – у согосподствующих ($t_{\text{факт}} = 5.2$). Угнетенные деревья, постоянно находясь под двойным пологом господствующих и согосподствующих групп деревьев, после изреживания древостоя повысили транспирацию лишь на 16 % ($t_{\text{факт}} = 3.7$).

В целом следует отметить, что наиболее высокая интенсивность транспирации в древостое и на участке с рубкой характерна для господствующих деревьев, корневая система которых активно работает и бесперебойно снабжает надземную часть дерева почвенной влагой и минеральными веществами, а крона хорошо освещена и способствует активному испарению влаги. Эти особенности способствуют у господствующих деревьев активизации ростовых и синтетических процессов. Интенсивность транспирации у согосподствующих деревьев сосны на 15–20 % слабее, чем у господствующих (в древостое – $t_{\text{факт}} = 4.10$, на вырубке $t_{\text{факт}} = 4.33$), но на 4–7 % выше, чем у угнетенных деревьев (в древостое – $t_{\text{факт}} = 0.90$, на вырубке $t_{\text{факт}} = 1.75$).

Важным критерием качественной оценки эффективности проводимых лесохозяйственных мероприятий и роста деревьев в древостоях является степень утилизации растениями воды во время фотосинтеза, характеризуемая транспирационно-ассимиляционным коэффициентом. Считается, что в высокопродуктивных фитоценозах этот показатель у деревьев всегда ниже, а транспирация всегда продуктивнее, чем в низкопродуктивных фитоценозах. В высокопродуктивных фитоценозах деревья расходуют почвенную воду на синтез единицы органической массы более экономно, чем в низкопродуктивных древостоях (Спивак, 1975). Наши расчеты показали, что в ненарушенном рубкой древостое отношение транспирация/фотосинтез у сосны равно 7.8–8.5. На вырубке, несмотря на уменьшение числа конкурирующих деревьев и увеличение освещенности, в 2018 г., через 26 лет после проведенной в 1992 г. выборочной рубки, этот индекс у деревьев не изменился (7.7–8.6), что обусловлено возросшей у них в равной мере интенсивности всех физиологических процессов. Наиболее низкие значения этого показателя (7.7–8.6) и более экономная транспирация в древостое и на вырубке выявлены у деревьев, занимающих в пологе господствующее положение, что свидетельствует об их более высокой продуктивности по сравнению с другими структурными группами деревьев (Рубин и др., 1988; Кирпичникова и др., 1995). Согосподствующие и угнетенные деревья, по сравнению с господствующими, транспирируют менее интенсивно и транспирационную воду при синтезе единицы биомассы расходуют менее эффективно. На это указывает высокий индекс «транспирация/фотосинтез». В насаждении и на вырубке данный индекс был самым высоким у угнетенных деревьев (8.5–8.6), что свидетельствует об их низкой продуктивности и менее «экономной» транспирации по сравнению с другими группами деревьями. У согосподствующих деревьев сосны показатель транспирация/фотосинтез равен 7.92–8.35 и близок к показателям угнетенных деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в осушенном одновозрастном спелом сосняке вахто-сфагновом, показало, что высотная дифференциация деревьев сосны в древостое выражена отчетливо. Были выделены следующие группы деревьев сосны: господствующие (по Крафту, деревья

II класса высотой более 14.0 м), согосподствующие (III, 12.0–12.5 м), угнетенные (IVa, 10–11 м). Удаление 64 % запаса при выборочной рубке не повлияло на структурную дифференциацию деревьев.

Проведенная в 1992 г. выборочная (прииско-вая) рубка привела к увеличению биометрических показателей деревьев сосны разных классов Крафта и активизации их физиологических процессов. Самые длинные осевые побеги на латеральных ветвях верхних мутовок кроны у господствующих деревьев (в древостое 5.38 см, на вырубке 6.60 см). У подчиненных групп деревьев они в 1.1–1.6 раза короче, чем у господствующих. В контрольном древостое корни сосны при дыхании выделяют в 1.5 раза меньше CO_2 , чем в насаждении, пройденном рубкой. Интенсивность фотосинтеза и транспирации у деревьев на вырубке была выше на 9–26 %, а содержание пигментов, напротив, ниже на 13–42 % по сравнению с контролем без рубки.

Выявлено, что в осушаемых древостоях сосны структурная дифференциация существенно влияет на физиологическое состояние и рост деревьев. Влияние рубок сильнее всего отразилось на уровне метаболизма господствующих деревьев. Так, в древостое и на вырубке самые высокие показатели интенсивности дыхания корней (1.08 и 1.39 мг CO_2 /(г · ч) соответственно), высокая интенсивность фотосинтеза (24.9 и 31.4 мг CO_2 /(г · ч)) и транспирации (194 и 242 H_2O /(г · ч)) отмечены у господствующих деревьев. У согосподствующих деревьев, по сравнению с господствующими деревьями, фотосинтез на 15–26 % ниже, несмотря на более высокое у них содержание пигментов. Угнетенные деревья в этих условиях фотосинтезируют на 30–44 % слабее, чем господствующие, и на 11–15 % хуже, чем согосподствующие деревья.

Согласно проведенным исследованиям, использование физиологических процессов в качестве подхода для обоснования причин, обуславливающих структурную дифференциацию деревьев в пологе одновозрастных контрольных и пройденных выборочными рубками осушенных сосновых древостоев, вполне возможно, и не раз подтверждено научно. Использование при разработке лесосеки особенностей структурной дифференциации деревьев на основе изучения у них интенсивности физиологических процессов, может позволить получить дополнительное количество высокосортной древесины с единицы лесной площади.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Световой режим леса. М.: Наука, 1975. 280 с.
- Вознесенский Л. В., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.
- Гулидова И. В. К вопросу о физиологических причинах дифференциации деревьев по классам роста // Физиологические основы роста древесных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 13–20.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований): учеб. 6-е изд. М.: Альянс, 2011. 350 с.
- Зарубина Л. В., Коновалов В. Н. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск: САФУ, 2014. 378 с.
- Зарубина Л. В., Коновалов В. Н. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // ИВУЗ. Лесн. журн. 2016. № 1. С. 100–114.
- Кирпичникова Т. В., Шавнин С. А., Кренделева А. А. Состояние фотосинтетического аппарата хвои сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях // Физиол. раст. 1995. Т. 42. Вып. 1. С. 107–113.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Эколого-физиологические особенности хвойных на осушаемых землях. Архангельск: САФУ, 2010. 295 с.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск: САФУ, 2011. 338 с.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Отток и распределение ^{14}C -ассимилятов у ели при выборочных рубках в северотаежных фитоценозах // ИВУЗ. Лесн. журн. 2019. № 2. С. 40–55.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Транспорт, распределение и потребление ^{14}C -ассимилятов у сосны и ели в северотаежных фитоценозах при различном световом и азотном питании // ИВУЗ. Лесн. журн. 2020. № 4. С. 77–94.
- Ладыгина В. Г., Семенова Г. А. Влияние дефицита железа на состав хлорофилл-белковых комплексов и ультраструктуру хлоропластов гороха // Физиол. раст. 1993. Т. 40. № 6. С. 841–849.
- Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л. Сельхозгиз, 1935. 322 с.
- Малкина И. С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 6. С. 29–33.
- Мамаев В. В. Дыхание древесных корней в сосняке и березняке кислично-черничных // Лесоведение. 1984. № 6. С. 53–60.
- Мелехов И. С. Пути повышения производительности лесов в таежной зоне // Некоторые вопросы ведения лесного хозяйства на Севере. Архангельск, 1953. С. 5–18.
- Моисеев Н. А. Леса и лесной сектор Архангельской области: историческая роль и место в национальной лесной политике России // ИВУЗ. Лесн. журн. 2012. № 4. С. 7–15.
- Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т. 1. 550 с.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 323 с.

- Придача В. Б., Сазонова Т. А. Морфофизиологическая реакция сосны обыкновенной в условиях гидролесомелиорации // ИВУЗ. Лесн. журн. 2010. № 4. С. 32–38.
- Пугачевский А. В. Анализ динамики радиального прироста ели в связи с дифференциацией деревьев // Лесоведение. 1983. № 3. С. 71–79.
- Рубин Б. А., Венедиктов П. С., Кренделева Т. Е. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменении физиологического состояния растений // Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С. 29–39.
- Рыбакова Н. А. Динамика внутривидовой конкуренции ели под пологом южно-таежных березняков после рубки березы // Лесохоз. информ. 2021. № 3. С. 21–34.
- Семенов В. Е. Механизм эндогенной регуляции фотосинтеза и адаптивные свойства хлоропластов // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 164–187.
- Спивак А. И. Фотосинтез и водный режим некоторых видов степных растений Юго-Восточного Забайкалья // Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 155–160.
- Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года. Утв. распоряж. Правительства РФ от 11.02.2021 № 312-р. М.: Правительство РФ, 2021.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 418 с.
- Тараканов А. М. Рост осушаемых лесов и ведение в них хозяйства. Архангельск: СевНИИЛХ, 2004. 228 с.
- Тимофеев В. П. Продолжительность и интенсивность сезонного роста деревьев как показатель продуктивности растений // Питание древесных растений и проблема повышения продуктивности лесов: сб. науч. тр. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1972. С. 111–123.
- Цельникер Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоев // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
- Чибисов Г. А., Нефедова А. И. Экологическая эффективность рубок ухода за лесом // ИВУЗ. Лесн. журн. 2003. № 5. С. 11–16.
- Чиков В. И., Бакирова Г. Г. Участие апопласта в регуляции транспорта ассимилятов, фотосинтеза и продуктивности растений // Физиол. раст. 2004. Т. 51. № 3. С. 466–478.
- Шлык А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–169.
- Chikov V. I., Bakirova G. G. Role of the apoplast in the control of assimilate transport, photosynthesis, and plant productivity // Rus. J. Plant Physiol. 2004. V. 51. N. 3. P. 420–431 (Original Rus. text © 2004, V. I. Chikov, G. G. Bakirova, publ. in Fiziol. Rast. 2004. V. 51. N. 3. P. 466–478).
- Lieffers V. J., Messier C., Stadt K. J., Gendron F., Comeau P. G. Predicting and managing light in the understory of boreal forests // Can. J. For. Res. 1999. V. 29. N. 6. P. 96–811.

THE INFLUENCE OF STRUCTURAL DIFFERENTIATION OF TREES AND SELECTIVE LOGGING ON PHYSIOLOGICAL PROCESSES OF SCOTS PINE

L. V. Zarubina¹, S. S. Makarov^{2,3}, I. B. Kuznetsova⁴

¹ Vologda State Dairy Academy named after N. V. Vereshchagin
Schmidt str., 2, Molochnoe, Vologda, 160555 Russian Federation

² Russian Timiryazev State Agrarian University
Timiryazvskaya str., 49, Moscow, 127434 Russian Federation

³ Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov
Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002 Russian Federation

⁴ Kostroma State Agricultural Academy
Uchebny Gorodok, 34, Karavaevo, Kostroma District, Kostroma Oblast, 156530 Russian Federation

E-mail: liliya270975@yandex.ru, makarov_serg44@mail.ru, sonnereiser@yandex.ru

Received 09.08.2023

The results of studies of physiological processes (root respiration, intensity of photosynthesis and transpiration, pigment content, growth of needles and shoots) of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees of different groups of subordination of a 230-year-old drained same-aged shift-sphagnum pine forest and the influence of selective (mine) felling. The position of the pine tree in the tree stand was consistent with the physiological state of the tree. The highest intensity of physiological and growth processes was noted in dominant trees (according to G. Kraft, trees of class II) – 1.5–2 times higher than in other groups of trees (co-dominant, oppressed). The lowest activity of physiological and growth processes was observed in oppressed trees. After selective felling, the illumination under the canopy of the tree stand increased by 3.2 times compared to the control without felling (up to 47.9 % of the illumination of the open area) and became favorable even for the growth of undergrowth. In pine trees left for cultivation, root respiration increased by 1.5 times, the intensity of photosynthesis and transpiration increased by 1.2–1.5 times, the content of chlorophylls decreased by 15–42 %, carotenoid pigments – by 5–32 % compared to control. The highest physiological and growth response to the selective cutting was shown by dominant trees of Kraft's class II, and the lowest – by depressed trees of class IVa. Mine cuttings did not change the structural differentiation of trees in the canopy, but increased their physiological activity, the growth of needles and shoots.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., dominant, co-dominant and depressed trees, drained lands, root respiration, photosynthesis, pigments, transpiration, shoot growth.

How to cite: Zarubina L. V., Makarov S. S., Kuznetsova I. B. The influence of structural differentiation of trees and selective logging on physiological processes of Scots pine // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 84–94 (in Russian with English abstract and references).

УДК 581.52+57.042+577.3

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ ГОРОДА ДОНЕЦКА

В. О. Корниенко¹, В. Н. Калаев²¹ Донецкий государственный университет
283001, Донецк, ул. Университетская, 24² Воронежский государственный университет
394018, Воронеж, Университетская пл., 1

E-mail: kornienkovo@mail.ru, Dr_Huixs@mail.ru

Поступила в редакцию 19.10.2023 г.

Представлены результаты исследования биоэкологических особенностей (аллометрии, жизнеспособности, морфометрии) дуба черешчатого формы пирамидальная (*Quercus robur* L. var. *pyramidalis*) в условиях антропогенного загрязнения промышленного г. Донецка юга Восточно-Европейской равнины (Донецкий кряж). Показана более высокая жизнеспособность контрольной группы растений (1 балл, здоровые деревья) по сравнению с экспериментальной (1.5 ± 0.5 балла, здоровые деревья, редко ослабленные), произрастающих на территориях с антропогенным загрязнением. Диаметр стволов деревьев экспериментальной группы в среднем выше на 34 %, чем в контрольных насаждениях, объем ствола и фитомасса различных фракций, произрастающих в условиях антропогенной нагрузки, больше на ~ 50–70 %, чем на контрольной территории. При этом аллометрические зависимости на двух территориях имеют одинаковые закономерности и подчиняются степенной регрессии. Аллометрическое соотношение диаметра к длине ствола ($d : l$) как для контрольной, так и экспериментальной группы имело высокое значение и составляло 0.04–0.05. Деформации стволов не наблюдались в связи с высокой механической устойчивостью. Архитектоника кроны подвергалась трансформации при наличии скелетных ветвей с соотношением диаметра к длине $d : l < 0.01$. В ходе исследований архитектоники кроны выявлены необратимые деформации скелетных ветвей различного порядка (в основном мелких) на двух территориях в равной степени, но при этом разрывов и изменения сомкнутости кроны не наблюдалось, степень аварийности растений была на низком уровне (отсутствие обломов после снятия нагрузок). Деревья дуба черешчатого пирамидальной формы рекомендуется использовать при формировании многолетних насаждений в промышленных городах, так как они сохраняют высокую жизнеспособность, механическую устойчивость и стабильные аллометрические показатели, от которых зависит устойчивость всего растения.

Ключевые слова: урбосистема, дуб черешчатый, состояние и устойчивость растений, фитомасса, архитектура кроны, Донбасс.

DOI: 10.15372/SJFS20240409

ВВЕДЕНИЕ

В условиях загрязнения городских экосистем остро встает проблема создания многолетних насаждений с высоким адаптационным потенциалом к действию антропогенных факторов и уровнем жизнеспособности древесных растений (Бухарина и др., 2007; Поляков, 2009; Корниенко, Калаев, 2018, 2022; Кулакова и др., 2021). При озеленении промышленных городов,

находящихся в степной зоне, в связи с особенностями влияния экологических факторов на радиальный прирост стволов деревьев эта проблема приобретает ещё большее значение (Каплина, Селочник, 2015; Netsvetov et al., 2017, 2018, 2021; Kharchenko et al., 2021; Каплина, 2022). Одним из самых изучаемых видов среди древесных растений, с учетом разработанности темы (например, Институтом лесоведения РАН (Вомперский и др., 2019)), остается дуб черешчатый

(*Quercus robur* L.) (Попова, 2021). Исследования направлены на выявление лесопатологий стволов растений (Крюкова, Царалунга, 2010; Царалунга и др., 2014), изучение физико-механических свойств и строения древесины (Ширнин, 1999; Ширнин, Крюкова, 2015; Grigar et al., 2013; Корниенко и др., 2018), активно ведутся дендрохронологические и дендроклиматические исследования (Prokop et al., 2016; Tumajer et al., 2016; Matveev et al., 2018; Goncharenko et al., 2020; Netsvetov et al., 2018, 2021), изучение цитогенетических характеристик и морфологических показателей семенного потомства (Калаев, Попова, 2014), а также работы в области моделирования откликов фитомассы лесов на изменения температуры (Усольцев, Цепордей, 2020). Многие авторы отмечают высокие декоративные свойства дуба, полезные функции и ценность как породы в целом (Ерофеев и др., 2014; Горбачева и др., 2017; Михин, Михина, 2018; Domínguez-Delmas, 2020). В основном такие работы направлены на изучение раскидистой (обыкновенной) формы дуба черешчатого (в естественных условиях – лесные массивы), и лишь малая часть работ посвящена изучению его декоративной (пирамидальной) формы в условиях городской среды (Филимонова, 2008; Морозова, Иозус, 2015). Многие авторы отмечают комплексную устойчивость дуба черешчатого формы пирамидальная (*Quercus robur* L. var. *pyramidalis*) к абиотическим факторам в условиях сухой степи Нижнего Поволжья (Филимонова, 2008; Крючков, Маттис, 2014; Морозова, Иозус, 2015).

В условиях промышленных городов юга Восточно-Европейской равнины (Донецкий кряж) оценка биоэкологических особенностей дуба черешчатого формы пирамидальная является актуальной и мало изученной темой. Так, морфология ствола, архитектура кроны и аллометрические зависимости этого растения практически не рассмотрены в работах, посвященных изучению дендрофлоры мегаполисов. Также не рассматривались вопросы оценки механической устойчивости деревьев с пирамидальной формой кроны в контексте экологических исследований. Изучение вышеуказанных параметров и свойств растений позволит оценить их потенциал при использовании в качестве защитных и озеленительных насаждений в условиях степной зоны при антропогенном прессинге.

Целью работы было исследование биоэкологических особенностей дуба черешчатого формы пирамидальная в озеленении промыш-

ленных городов юга Восточно-Европейской равнины (Донецкий кряж) на примере города Донецка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования выбран дуб черешчатый формы пирамидальная. Деревья выделяются архитектурой кроны – узкопирамидальной (15 деревьев, рис. 1, а), а также встречаются экземпляры с более рыхлой широкопирамидальной формой (17 деревьев, рис. 1, б).

Исследования повреждений ствола проводились с разной частотой в период 2009–2023 гг., остальные замеры (морфометрия ствола и кроны, биомеханические испытания, построение математических моделей) – с 2022 г. (зимний, летний и осенний сезоны) по 2023 г. (зимний, весенний и летний сезон). Скелетные ветви дуба черешчатого формы пирамидальная направлены строго вертикально, часто наблюдаются их необратимые изгибы, связанные с влиянием природно-климатических факторов и необратимой деформацией тканей. Извилистая форма ветвей придает растению высокие декоративные качества (Филимонова, 2008).

Территориями проведения исследований для оценки эколого-биологических особенностей дуба черешчатого формы пирамидальная были выбраны две аллеи:

1 – деревья произрастают вдоль центральной аллеи Южного массива Донецкого ботанического сада (контроль). Длина участка около 200 м (рис. 2).

Аллея была сформирована в 1973 г. трехлетними саженцами (возраст деревьев в настоящее время 53 года), общее количество исследованных деревьев составило 15 экз.;

2 – деревья, произрастающие в условиях антропогенного загрязнения, располагаются на территории, прилегающей к зданию администрации г. Донецка (пересечение центральной ул. Артема и перпендикулярно расположенных пр. Мира и пр. Ватутина) (рис. 3).

Длина участка – около 220 м. Аллея возле здания городского совета сформирована в 1967–1968 гг. (возраст деревьев 58–59 лет), общее число растений – 17 экз.

Антропогенное загрязнение на экспериментальной территории определяли по интенсивности движения автотранспорта, уровню вибрационно-акустического шума, а также загрязнению атмосферного воздуха токсикантами.



Рис. 1. Вариации крон дуба черешчатого формы пирамидальная на исследуемых территориях. *a* – узкопирамидальная; *б* – широкопирамидальная.

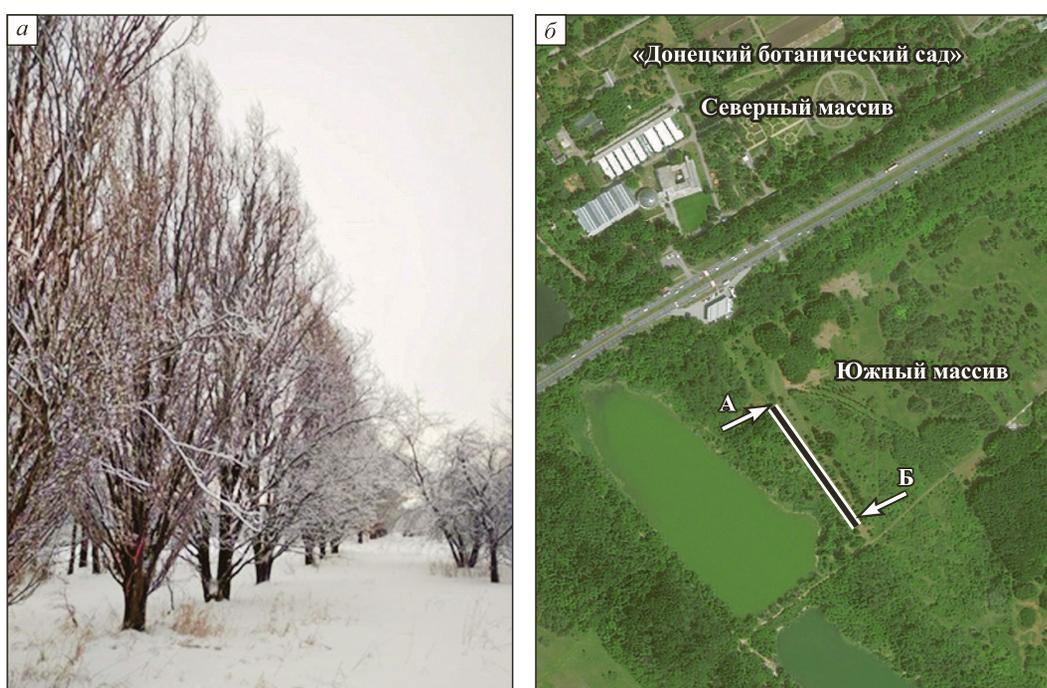


Рис. 2. Аллея деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающих в условиях дендрария Донецкого ботанического сада (контроль).

a – начало аллеи (48°00.712' с. ш.); *б* – окончание аллеи (37°88.084' в. д.).

Интенсивность движения автотранспорта вдоль исследуемых участков на всех территориях исследования оценивалась по количеству единиц автотранспорта определенного типа, проезжающих мимо точки измерения во всех направлениях за единицу времени (ГОСТ 20444-85,

1985). Уровень звукового давления (дБА) измеряли с помощью цифрового шумомера Venetech GM1351, вибрационные спектры – с помощью портативного осциллоскопа.

Исследования атмосферного воздуха на наличие загрязняющих веществ вдоль автомаги-

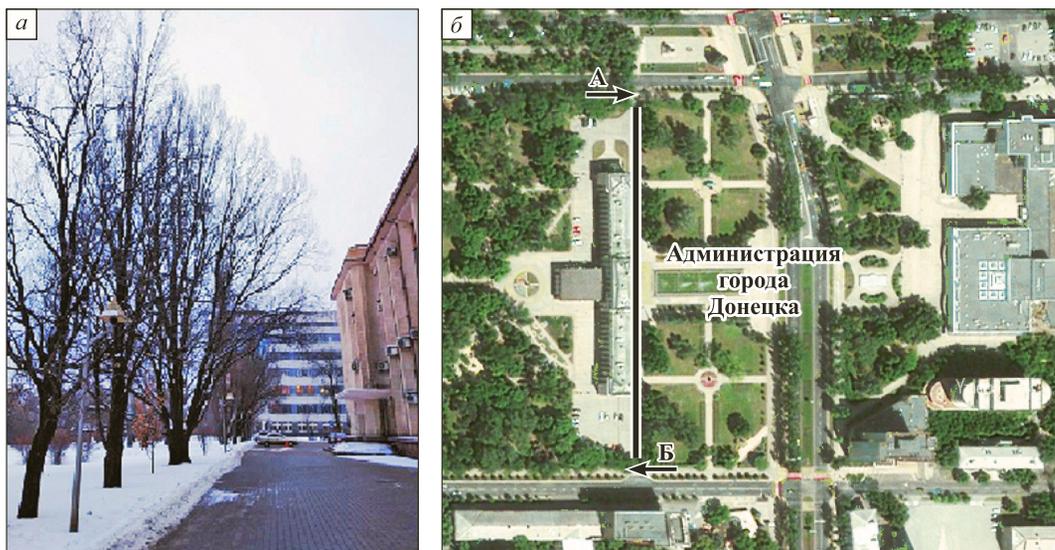


Рис. 3. Аллея деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающих в условиях антропогенной нагрузки г. Донецка.

a – начало аллеи (48°01.699' с. ш.); *б* – окончание аллеи (37°80.154' в. д.).

стралей проводили с 2021 по 2022 г. Для забора воздуха и дальнейшего его анализа использовали универсальный газоанализатор ГАНК-4. Анализ содержания в атмосферном воздухе токсикантов проводили согласно руководящему документу РД 52.04.186-89 (Руководство..., 1989). На атомно-абсорбционном спектрофотометре (ААС) исследовали содержание тяжелых металлов в почве по ГОСТ 28168-89 (1989). Пробы почв в месте произрастания деревьев (линейные насаждения) в зоне влияния транспортных магистралей отбирали методом конверта по ГОСТ 174.3.01-83 (1983).

Дендрарий (Южный массив Донецкого ботанического сада) по периметру огражден бетонными конструкциями и лесозащитными насаждениями от автотрассы, которые препятствуют прохождению вибрационно-акустического шума (значения находятся в пределах значений естественного шума в лесу – 45 ± 5 дБА) и токсикантов за пределы ограждения. В почвах и воздушной среде концентрации токсикантов находятся в пределах ПДК и не имеют превышений. В связи с этим территорию можно рассматривать как экологически чистую, или контрольную (Корниенко, Калаев, 2022; Kornienko, Kalaev, 2022).

Территории исследований имеют один тип почв – обыкновенный чернозем мощный средневещелоченный (Поляков, 2009; Корниенко, Калаев, 2021*a*). рН почв на территории Донецкого ботанического сада колеблется от нейтральной (6.98) до слабощелочной (7.61), на территории с антропогенной нагрузкой минимальное

значение рН в течение сезона составляет 6.94, а среднее 7.64 ± 0.39 .

Оценку жизнеспособности контрольных и экспериментальных насаждений дуба черешчатого формы пирамидальная проводили согласно интегральной шкале В. А. Алексева (1989).

Результаты визуального осмотра исследуемых древесных растений фиксировались с помощью фотоаппарата Nikon Coolpix S2600, дальнейшую обработку и анализ изображений проводили в программе AxioVision Rel. 4.8. В результате выполнения работы для изучения площади и размаха кроны, углов отхождения ствола и скелетных ветвей от нормали было обработано свыше 100 электронных фотографий. В программе AxioVision Rel. 4.8. углы измерялись с точностью до 1° . Диаметр ствола измеряли мерной вилкой.

Аллометрическое соотношение диаметра к длине ствола ($d : l$) оценивали согласно патенту на изобретение RU № 2759764 (Корниенко, Калаев, 2021*б*). Так, при значениях $d : l \leq 0.01$ считали, что они подвержены необратимой деформации и механически неустойчивы.

Оценку объема ствола, фитомассы различных фракций деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная и моделирование их динамики проводили с использованием аллометрических зависимостей, установленных Ю. П. Демаковым с соавт. (2015).

Объем ствола (V , м³) определяли по формуле

$$V = a \cdot 10^{-5} \cdot h^b \cdot (d + 1)^2. \quad (1)$$

Надземную фитомассу ($M_{\text{общ}}$, кг) дерева с листовой рассчитывали согласно формуле

$$M_{\text{общ}} = a \cdot 10^{-2} \cdot h^b \cdot (d + 1)^2. \quad (2)$$

Фитомассу ветвей ($M_{\text{ветвей}}$, кг) оценивали по формуле

$$M_{\text{ветвей}} = a \cdot 10^{-3} \cdot h^b \cdot (d + 1)^2. \quad (3)$$

Фитомассу ассимиляционного аппарата дерева ($M_{\text{листьев}}$, кг) определяли по уравнению

$$M_{\text{листьев}} = a \cdot 10^{-3} \cdot (d + 1)^b. \quad (4)$$

Фитомасса корней дерева ($M_{\text{корней}}$, кг) теоретически была оценена согласно формуле

$$M_{\text{корней}} = a \cdot 10^{-3} \cdot (d + 1)^b, \quad (5)$$

для всех формул a и b – параметры из регрессионных уравнений (Демаков и др., 2015), h – высота дерева, м; d – диаметр ствола на высоте 1.3 м, см.

Расчет параметров механической устойчивости (RRB , EI , P_{cr} и m_{cr}) проводили по следующим формулам:

RRB – относительное сопротивление изгибу (Niklas, Spatz, 2010):

$$RRB = \frac{r^2 MOE}{4\rho}, \quad (6)$$

где r – радиус основания ствола; MOE – модуль упругости; ρ – плотность древесины;

EI – сопротивление древесного ствола растения или его скелетных ветвей изгибу при действии динамических или статических нагрузок, отражает способность растений выдерживать нагрузки и определяется произведением модуля упругости и второго момента сечения:

$$EI = \frac{\pi r^4}{4}, \quad (7)$$

$$P_{\text{cr}} = \frac{\pi^2 MOE I}{2l^2}, \quad (8)$$

$$m_{\text{cr}} = \frac{P_{\text{cr}}}{g}, \quad (9)$$

где P_{cr} – предельно допустимая нагрузка; m_{cr} – критическая масса; I – момент инерции сечения; l – длина ствола; g – ускорение силы тяжести.

Параметры отражают конкретные значения массы (кг или Н), при действии которой ствол древесного растения или его скелетные ветви начинают деформироваться или обламываться от ветровых или гравитационных нагрузок (Niklas, 2016).

Для статистической обработки данных использовали программу Excel 2010 (Microsoft Corp.). При построении графиков выводили уравнения регрессии и оценивали достоверность аппроксимации (R^2). Достоверность различий средних значений в опыте и контроле (объем ствола, фитомасса различных фракций, морфометрические параметры стволов, а также параметры механической устойчивости для контрольных и экспериментальных групп) деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная, определяли с использованием t -критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты антропогенного загрязнения территории исследований. Анализ интенсивности транспортного потока на исследуемой территории Донецка оценивали в начале, середине и конце рабочего дня. На основании расчетов составлена усредненная таблица антропогенной нагруженности территории исследования (табл. 1).

Установили, что преобладающим видом транспорта является пассажирский легковой автотранспорт, преимущественно автомобили иностранного производства (60 %). На долю легковых отечественных автомобилей приходится 23 %, а на внедорожники – 15.5 %.

Максимумы значений уровня звукового давления располагаются в диапазоне 80–110 дБА, со спектром частот на максимуме энергии 400–800 Гц. Среднее значение вибрационно-акустического загрязнения вблизи автомагистралей составляло 80 ± 2 дБ (табл. 2).

На экспериментальной территории выявлены превышения концентраций сероводорода (0.025 ± 0.005), концентрации угарного газа были у верхней границы ПДК (4.3 ± 0.5), также обнаружено содержание аммиака (0.11 ± 0.1), в почвах со стороны автомагистралей – только превышения по содержанию меди (202.3 ± 217.6), при удалении от автомагистрали (ул. Артема, пр. Ватутина, пр. Мира) в сторону аллеи значения токсикантов находились в пределах ПДК.

Жизнеспособность деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная. При сравнении жизнеспособности контрольных древостоев дуба черешчатого формы пирамидальная и произрастающих в условиях городской среды, выяснили, что в контроле практически отсутствуют механические повреждения ствола (зафиксировано только наличие мелких заросших

Таблица 1. Интенсивность движения автотранспорта на территории исследований г. Донецка, ед./ч

Территория исследования	Вид автотранспорта					Сумма	
	грузовые		пассажирские легковые				муниципальный
	тяжелые	легкие	а	б	в		
Ул. Артёма между пр. Ватутина и пр. Мира	< 10	< 3	678	264	144	12 (2-й маршрут)	1111
Пр. Мира	< 5	< 1	577	240	207	4 (8-й маршрут)	1034
Пр. Ватутина	< 3	< 1	426	138	84	–	652
В с е г о по территории...	~ 18	~ 5	1681	642	435	16	2797

Примечание. а – иномарки легковые; б – легковые российские ВАЗ, Lanos и т. д.; в – иномарка внедорожник.

Таблица 2. Средние значения шумового загрязнения на территории исследований г. Донецка, дБ

Территория исследования	Расстояние от автомагистрали, м			
	0.5	2	8	15
Ул. Артема между пр. Ватутина и пр. Мира	80 ± 2	77 ± 2	68 ± 2	65 ± 2
Пр. Мира	79 ± 1	75 ± 1	70 ± 1	66 ± 1
Пр. Ватутина	81 ± 1	72 ± 3	68 ± 2	64 ± 3

морозобоин). На территории с антропогенной нагрузкой для деревьев характерны значительные механические повреждения ствольной части: в редких случаях – отслоение коры (рис. 4, а, б) и большое количество морозобойных трещин различного характера (рис. 4, в, г, табл. 3).

Морозобойные трещины являются специфическими патологическими признаками для видов рода дуб (*Quercus* L.) (Царалунга и др., 2014). В условиях антропогенной нагрузки г. Донецка морозобоины выявлены у большинства выборки (73 %) и варьировали по длине трещины и степени зарастания. Длина морозобоин в среднем составляла 30 ± 10 см (часто несколько на одном стволе), но были и очень глубокие, длиной 1.0–2.2 м (рис. 4, в). При детальном анализе морозобоин (наблюдения велись с зимнего сезона 2009/10 г.) установлено, что к настоящему вре-

мени (2021–2023 гг.) они полностью затянулись, и деревья находятся в стабильном состоянии. В условиях антропогенного загрязнения количество поврежденных стволов от морозобоин достоверно выше, чем в контроле (табл. 3).

Зигзагообразность скелетных ветвей дуба черешчатого формы пирамидальная была отмечена в среднем у 88 % исследованных растений как в опыте, так и в контроле. Раздвоение ствола или многоствольность также были отмечены у всех исследуемых растений. Для дуба черешчатого с раскидистой кроной (обыкновенного) В. В. Царалунга с соавт. (2014) установили, что при увеличении числа стволов уменьшается механическая устойчивость целого дерева к действию экологических факторов в виде ветровых нагрузок, осадков, а также собственной биомассы дерева, действующей на ствол растения.

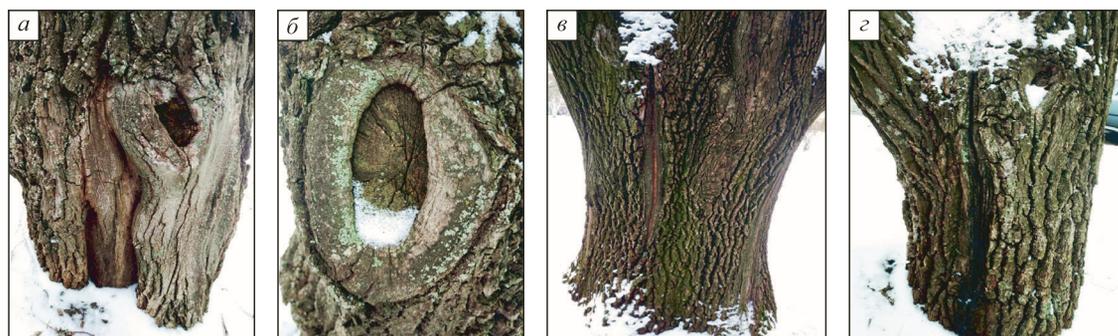


Рис. 4. Механические повреждения стволов дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающего в условиях г. Донецка.

а, б – отслоения коры; в, г – морозобойные трещины.

Таблица 3. Аллометрические и морфометрические показатели стволов деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная в условиях антропогенной нагрузки и в контроле (дендрарий ботанического сада)

Параметры	Эксперимент	Контроль
Высота развилки, м	1.6 ± 0.7**	0.5 ± 0.2
Площадь кроны, м ²	42.93 ± 23.3*	23.7 ± 5.0
Угол отхождения скелетных ветвей первого порядка, град.	25.0 ± 7.9**	31.6 ± 9.7
Размах кроны, м	6.4 ± 2.2**	4.7 ± 1.0
Морозобоины и др. механические повреждения стволов, %	73 %**	27 %
Жизнеспособность, балл	1 (41 %)* 2 (59 %)	1 (100 %)
Диаметр на высоте 1.3 м, см	51.5 ± 14.9**	33.9 ± 4.5

* Различия с контролем достоверны, $p < 0.05$.

** То же, $p < 0.01$.

Однако для дуба черешчатого формы пирамидальная также необходимо учитывать и снижение центра масс, что увеличивает механическую устойчивость дерева (Корниенко, Калаев, 2018). Для экспериментальной территории высота развилки составляла в среднем 1.6 ± 0.7 м, а на высоте 0.3–0.5 м от земли, для нескольких растений отмечено многостволье с 7–10 стволами, для растения контрольной группы высота развилки находилась ниже (в основном на высоте 20–50 см) (табл. 3).

С учетом всех патологий, по интегральной шкале В. А. Алексеева (1989), жизнеспособность контрольной группы растений оценена в 1 балл (100 % деревьев) – это в основном здоровые деревья, которые не имеют критических повреждений кроны и ствола, густота обычна для этого вида растений в условиях города, сухобочинность и суховершинность кроны не наблюдаются. Для экспериментальной группы растений жизнеспособность составляла в среднем 1.5 ± 0.5 балла (различия с контролем достоверны ($p < 0.05$)). Снижение жизнеспособности для некоторых экземпляров помимо механических повреждений ствола также было связано с трансформацией формы кроны в связи с чрезмерным удлинением некоторых скелетных ветвей, снижением густоты и наличием сухих ветвей в нижней части кроны.

Аллометрические и морфометрические исследования. Данные по аллометрическим и морфометрическим показателям деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающих на опытных и контрольных территориях, представлены в табл. 3.

В условиях антропогенной нагрузки г. Донецка морфометрические параметры стволов деревьев имеют в среднем диаметра ствола

выше на 34 %, чем в контрольных насаждениях (различия достоверны ($p < 0.01$)), для некоторых экземпляров он достигал 85–114 см. В ходе проведения вычислений оценили аллометрические зависимости объема ствола и фитомассы различных фракций деревьев контрольных и экспериментальных насаждений. Установлено, что объем ствола (с учетом многостволья) был достоверно выше в среднем на 69 % у деревьев, произрастающих на опытной территории, регрессионная зависимость имеет степенной вид и высокий коэффициент детерминации ($R^2 = 0.99$) (рис. 5).

Для контрольных насаждений в среднем этот параметр составлял 0.5 ± 0.2 м³. Расчеты по моделированию фитомассы различных фракций деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающих в дендрарии и в условиях антропогенной нагрузки г. Донецка, показали, что фитомасса ветвей (+68 %), ассимиляционного аппарата (+56 %), корней (+60 %) и фито-

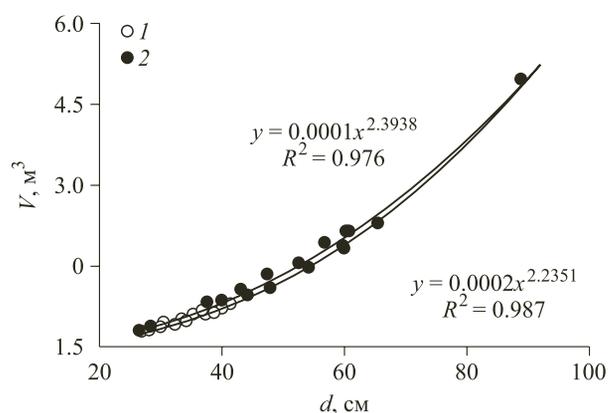


Рис. 5. Зависимость объема ствола (V) от диаметра на высоте 1.3 м (d) для дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающего в условиях дендрария (1) и городской территории (2).

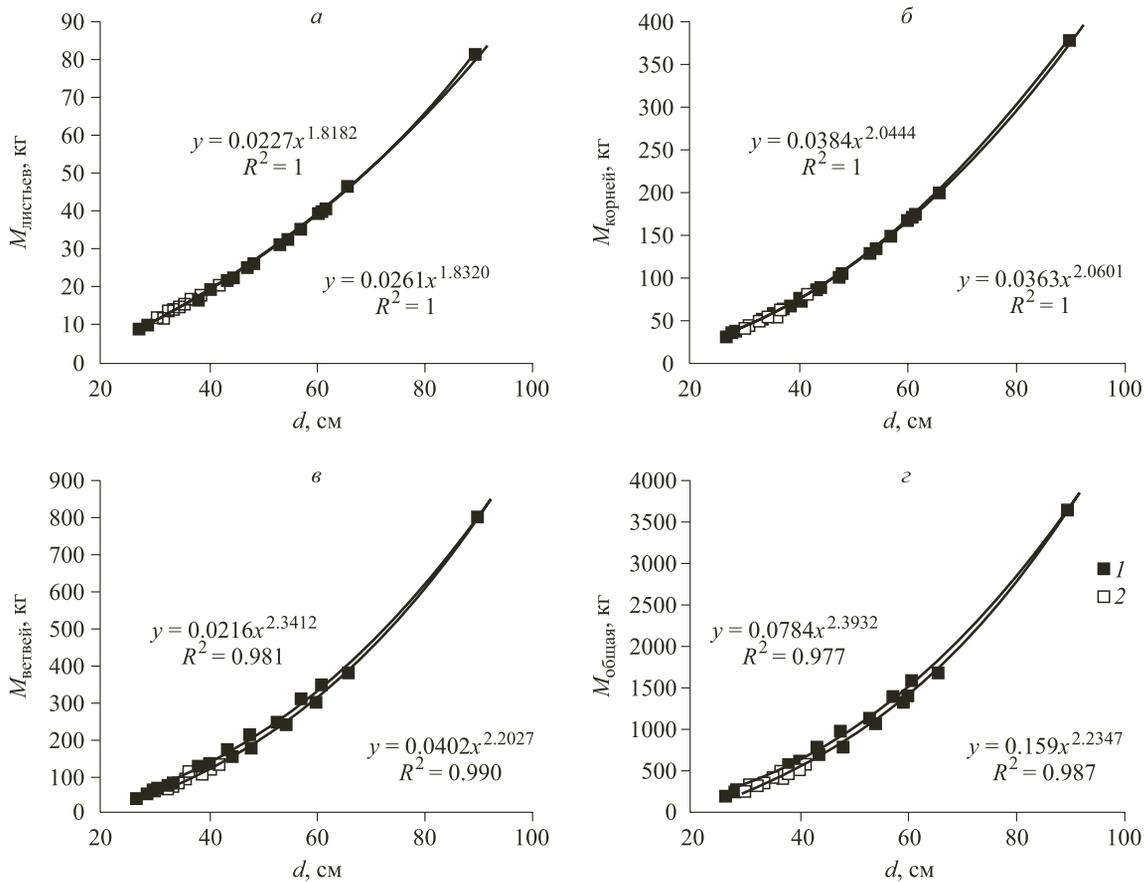


Рис. 6. Зависимость фитомассы различных фракций от диаметра ствола (на высоте 1.3 м) деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающего на контрольной (1) и экспериментальной (2) территориях.

Фитомасса: а – листьев, б – корней дерева, в – скелетных ветвей кроны, г – общая дерева.

масса надземной части в целом (+70 %) для экспериментальных насаждений выше, чем контрольных (рис. 6).

Несмотря на различия в средних значениях, аллометрические зависимости на двух территориях имеют одинаковую тенденцию (степенной вид регрессии) к нарастанию объема ствола и фитомассы различных фракций деревьев от размера растения.

Аллометрическое соотношение диаметра к длине ствола ($d : l$) как для контрольной, так и экспериментальной группы имело высокое значение и составляло 0.04–0.05 (рис. 7).

Деформации стволов не наблюдались. Показатели относительного сопротивления изгибу (RRB) для стволов имели степенную зависимость (рис. 7, а).

Для деревьев, произрастающих в условиях антропогенной нагрузки, жесткость ствола на изгиб в среднем составляла $6.5 \cdot 10^7$ кг, что на порядок выше, чем в условиях контроля ($EI = 4.6 \cdot 10^6$) (рис. 7, б). При этом критическая масса и нагрузка, которую способны выдержать

деревья при действии экологических факторов, для таких растений выше на 85 % (рис. 7, в, г). Степенные зависимости отличаются углом наклона, для деревьев произрастающих на территории с антропогенной нагрузкой, характерно большее нарастание критической массы от аллометрического соотношения $d : l$ (значение показателя степени 4.62 к 4.17).

При $d : l = 0.04$ значения критической массы на контрольных территориях ниже на 15 % и при дальнейшем нарастании аллометрического показателя различия всё более значительны.

Таким образом, можно сделать вывод об определенной адаптивной стратегии деревьев дуба черешчатого формы пирамидальная в ответ на антропогенный прессинг, связанной с увеличением объема ствола и фитомассы различных фракций, а также о биомеханической устойчивости организма к действию природно-климатических факторов среды (динамические и статические нагрузки).

На территории с антропогенной нагрузкой площадь кроны всех исследованных деревьев

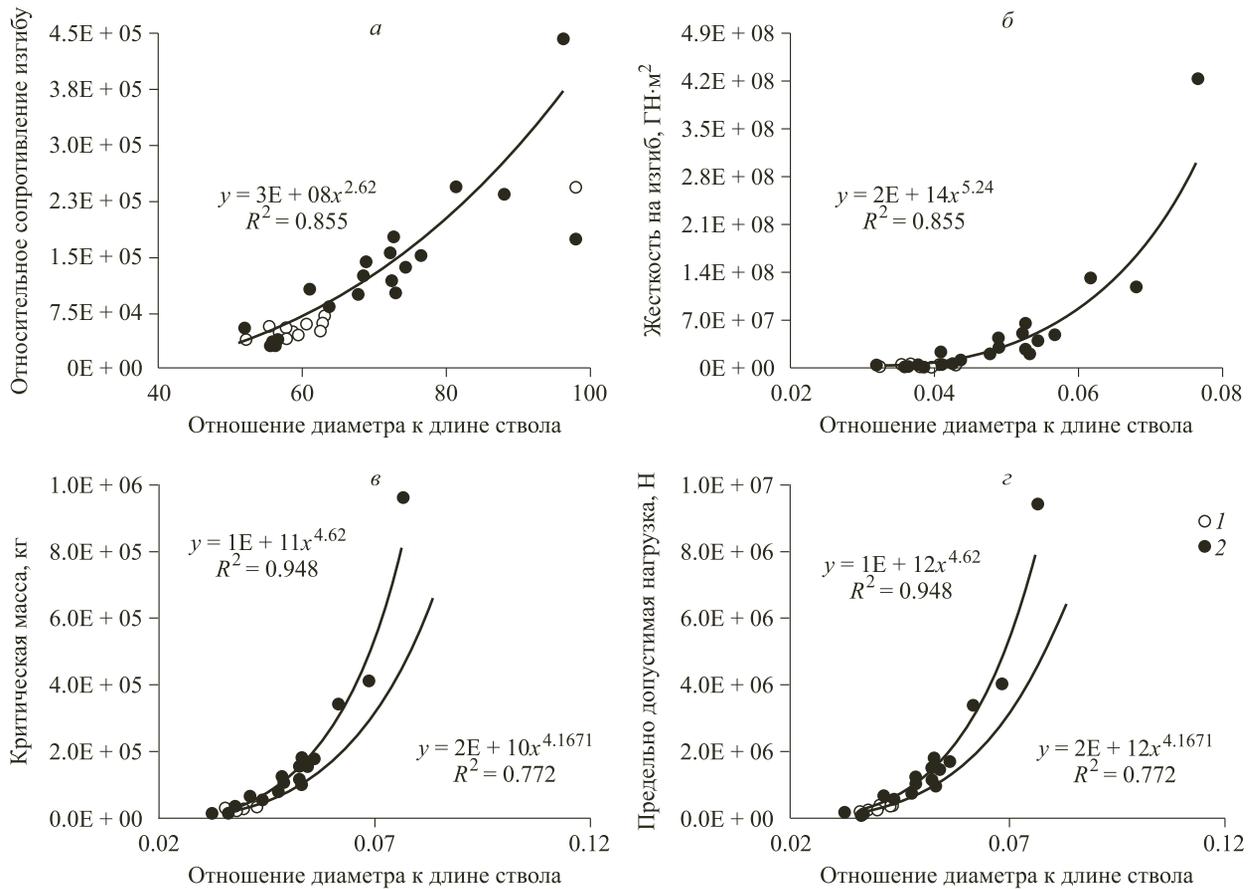


Рис. 7. Зависимость параметров механической устойчивости от отношения диаметра к длине стволов дуба черешчатого формы пирамидальная, произрастающего на контрольной (1) и экспериментальной (2) территориях. а – относительное сопротивление изгибу; б – жесткость на изгиб; в – критическая масса; г – предельно допустимая нагрузка.

в среднем составляла $42.93 \pm 23.3 \text{ м}^2$ и была больше ($p < 0.05$), чем на контрольной территории. При этом угол отхождения скелетных ветвей первого порядка для дуба черешчатого формы пирамидальная в среднем составляет $25.0 \pm 8.0^\circ$ в условиях антропогенной нагрузки и $31.6 \pm 10^\circ$ на территории дендрария (табл. 3).

Установлено, что при соотношении диаметра скелетных ветвей к их длине ($d : l$) $\gg 0.01$ рост имеет строго вертикальное направление, а значения критической массы много больше реально действующей в условиях природно-климатических факторов (ветер, осадки, оледенение). Даже порывы ветра, не наносят ущерб растениям, имеющим соотношение $d : l \sim 0.03$. Для деревьев, произрастающих на исследованных территориях, наблюдались необратимые изгибы скелетных ветвей первого и второго порядков, которые чрезмерно удлинились и отношение $d : l$ которых приближалось к критическому ($\ll 0.01$) (согласно патенту № 2759764). Рассчитанные значения критической массы скелетных ветвей, подвергшихся необратимой де-

формации, составляли в среднем $19.9 \pm 2.2 \text{ кг}$, а критической высоты (H_{cr}) – $7.63 \pm 1.98 \text{ м}$, что соответствует реально полученным данным замеров на двух территориях. В ходе исследований архитектоники кроны хотя и были выявлены необратимые деформации скелетных ветвей различного порядка (в основном мелких) на двух территориях в равной степени, но при этом разрывов и изменения сомкнутости кроны не наблюдалось, степень аварийности растений была на низком уровне (отсутствие обломов после снятия нагрузок).

Проведя анализ всех полученных данных можно сделать вывод о том, что, сохраняя высокую жизнеспособность, механическую устойчивость и общие аллометрические соотношения, от которых зависит устойчивость всего растения, деревья дуба черешчатого формы пирамидальная способны формировать долгосрочные насаждения в промышленных городах. Пирамидальная форма кроны растений будет отличным решением при благоустройстве узких городских улиц или автомагистралей с ограниченным про-

странством тротуарной части. Для предотвращения изменения архитектоники кроны (выпадения скелетных ветвей вследствие необратимой деформации) при действии экологических факторов следует применять ускоренный метод оценки механической устойчивости по морфометрическому соотношению $d : l$ скелетных ветвей дуба черешчатого формы пирамидальная в городской среде (Корниенко, Калаев, 2021б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований жизнеспособность дуба черешчатого формы пирамидальная контрольной группы растений получила оценку 1 балл (здоровые деревья), а экспериментальной – 1.5 ± 0.5 балла (здоровые деревья, редко ослабленные).

Установлено, что морфометрические параметры стволов экспериментальной группы имеют в среднем диаметр на 34 % выше, чем контрольные насаждения.

Объем ствола и фитомасса различных фракций деревьев, произрастающих в условиях антропогенной нагрузки больше на ~ 50–70 %, чем для контрольной территории. При этом аллометрические зависимости на двух территориях имеют одинаковые закономерности и подчиняются степенной регрессии.

Аллометрическое соотношение диаметра ствола к длине ($d : l$) как для контрольной, так и экспериментальной группы имело высокое значение – 0.04–0.05. Деформации стволов не наблюдались в связи с высокими показателями механической устойчивости. Архитектоника кроны подвергалась трансформации при наличии скелетных ветвей с соотношением диаметра к длине $d : l < 0.01$.

Исследование выполнено в рамках молодежной лаборатории «Диагностика и механизмы адаптации природных и антропогенно трансформированных экосистем Донбасса» № FRRE-2024-0018, Рег. НИОКТР № 1023110700153-4-1.6.19; 1.6.11; 1.6.12.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Бухарина И. Л., Поварнищина Т. М., Ведерников К. Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск: Ижевск. гос. с.-х. акад., 2007. 216 с.
- Вомперский С. Э., Гульбе А. Я., Сирин А. А., Уткина И. А. Итоги и перспективы исследований: к 75-летию Института лесоведения РАН // Лесоведение. 2019. № 6. С. 467–487.
- Горбачева Г. А., Санаев В. Г., Белковский С. Ю., Пастори З. Изменение молекулярно-топологического строения древесины дуба при проявлении эффекта памяти формы // Лесн. вестн. 2017. Т. 21. № 4. С. 36–41.
- ГОСТ 174.3.01-83. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. Межгосударственный стандарт. М.: Стандартинофрм, 1983. 4 с.
- ГОСТ 20444-85. Государственный стандарт Союза ССР. Шум. Транспортные потоки. Методы измерения шумовой характеристики. М.: Гос. комитет СССР по делам строительства, 1985. 21 с.
- ГОСТ 28168-89. Почвы. Отбор проб. Межгосударственный стандарт. М.: Стандартинофрм, 1989. 7 с.
- Демаков Ю. П., Пуряев А. С., Черных В. Л., Черных Л. В. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики // Вестн. Поволж. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экол. Природопольз. 2015. № 2 (26). С. 19–36.
- Ерофеев В. Т., Старцев О. В., Антошкин В. Д., Гудожников С. С., Самолькина Е. Г., Болдина И. В., Махоньков А. Ю. Оценка изменения прочности древесины в условиях повышенной влажности // Фундамент. иссл. 2014. № 9–12. С. 2630–2638.
- Калаев В. Н., Попова А. А. Цитогенетический полиморфизм проростков семян деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения // Пробл. рег. экол. 2014. № 2. С. 176–190.
- Каплина Н. Ф. Цикличность радиального прироста ствола и жизненное состояние дуба черешчатого в нагорной и пойменной дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2022. № 1. С. 21–33.
- Каплина Н. Ф., Селочник Н. Н. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.
- Корниенко В. О., Калаев В. Н. Механическая устойчивость древесных пород и рекомендации по предотвращению их аварийности в городских насаждениях. Воронеж: Роза ветров, 2018. 92 с.
- Корниенко В. О., Калаев В. Н. Эколого-биологические особенности и механическая устойчивость древесных растений, используемых в озеленении города Донска. Воронеж: Изд. дом ВГУ, 2021а. 109 с.
- Корниенко В. О., Калаев В. Н. Способ оценки механической устойчивости дуба черешчатого в городской среде. Патент РФ на изобретение RU № 2759764. М.: Роспатент, 2021б.
- Корниенко В. О., Калаев В. Н. Влияние природно-климатических факторов на механическую устойчивость и аварийность деревьев березы повислой в г. Донецке // Лесоведение. 2022. № 3. С. 321–334.
- Корниенко В. О., Калаев В. Н., Елизаров А. О. Влияние температуры на биомеханические свойства древесных растений в условиях закрытого и открытого грунта // Сиб. лесн. журн. 2018. № 6. С. 91–102.
- Крюкова А. А., Царалунга В. В. Патологические формы ствола у дуба черешчатого в дубравах Воронежской области // ИВУЗ. Лесн. журн. 2010. № 4. С. 10–13.

- Крючков С. Н., Маттис Г. Я. Лесоразведение в засушливых условиях. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2014. 300 с.
- Кулакова Н. Ю., Колесников А. В., Курганова И. Н., Шуйская Е. В., Миронова А. В., Скоробогатова Д. М. Влияние автотранспортного загрязнения на биохимические и морфологические показатели состояния деревьев дуба черешчатого // Лесоведение. 2021. № 4. С. 393–405.
- Михин В. И., Михина Е. А. Формирование защитных насаждений из дуба черешчатого в Центральном Черноземье России // Лесотех. журн. 2018. № 4. С. 109–117.
- Морозова Е. В., Иозус А. П. Основные результаты селекции пирамидальных форм дуба черешчатого в условиях сухой степи нижнего Поволжья // Совр. пробл. науки и образов. 2015. № 2 (2). С. 1–6.
- Поляков А. К. Интродукция древесных растений в условиях техногенной среды. Донецк: Ноулидж, 2009. 268 с.
- Попова А. А. Биотическая изменчивость и селекция дуба черешчатого в центральной лесостепи: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.01. Воронеж: ВГЛТУ им. Г. Ф. Морозова, 2021. 40 с.
- Руководство по контролю загрязнения атмосферы: руководящий документ РД 52.04.186-89. М.: Минздрав СССР, 1989. С. 1–74.
- Усольцев В. А., Цепордей И. С. Климатические градиенты фитомассы насаждений *Quercus* spp. на территории Евразии // Сиб. лесн. журн. 2020. № 6. С. 16–29.
- Филимонова Л. В. Биоэкологическое обоснование применения пирамидальной формы дуба черешчатого в благоустройстве и озеленении городов // Акт. пробл. лесн. компл. 2008. № 21 (3). С. 169–172.
- Царалунга В. В., Фурменкова Е. С., Крюкова А. А. Внешние признаки патологии дуба черешчатого: моногр. Воронеж: ВГЛТА, 2014. 215 с.
- Ширнин В. К. Селекция на качество древесины (на примере дуба черешчатого и других пород в ЦЧО): автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.01. СПб.: СПбЛТА, 1999. 48 с.
- Ширнин В. К., Крюкова С. А. Моделирование идеального сорта дуба черешчатого с высоким качеством древесины // Актуальные направления научных исследований XXI века: теория и практика. Сб. науч. тр. Воронеж, 2015. № 9. Ч. 3 (20-3). С. 396–400.
- Domínguez-Delmas M. Seeing the forest for the trees: New approaches and challenges for dendroarchaeology in the 21st century // Dendrochronologia. 2020. V. 62. Article 125731.
- Goncharenko I., Semenishchenkov Y., Tsakalos J. L., Mucina L. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia // Biologia. 2020. V. 75. Iss. 1. P. 337–353.
- Gričar J., Luis M. de, Hafner P., Levanič T. Anatomical characteristics and hydrologic signals in tree-rings of oaks (*Quercus robur* L.) // Trees. 2013. V. 27. Iss. 6. P. 1669–1680.
- Kharchenko N. N., Kalaev V. N., Kornienko V. O. Mechanical stability of pedunculate oak at the ecological boundary of the species distribution in the steppe // IOP Conf. Ser.: Earth and Environ. Sci. Int. Sci.-Pract. Conf. «Forest ecosystems as global resource of the biosphere: calls, threats, solutions» (Forestry-2021). 2021. V. 875. Article 012049.
- Kornienko V. O., Kalaev V. N. Impact of natural climate factors on mechanical stability and failure rate in silver birch trees in the city of Donetsk // Contemp. Probl. Ecol. 2022. V. 15. Iss. 7. P. 806–816 (Original Rus. text © 2022, V. O. Kornienko, V. N. Kalaev publ. in Lesovedenie. 2022. N. 3. P. 321–334).
- Matveev S., Milenin A., Timashchuk D. The effects of limiting climate factors on the increment of native tree species (*Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L.) of the Voronezh Region // J. For. Sci. 2018. V. 64. N. 10. P. 427–434.
- Netsvetov M., Prokopuk Y., Didukh Y., Romenskiy M. Climatic sensitivity of *Quercus robur* L. in floodplain near Kyiv under river regulation // Dendrobiology. 2018. V. 79. P. 20–33.
- Netsvetov M., Prokopuk Yu., Ivanko I., Kotovych O., Romenskiy M. *Quercus robur* survival at the rear edge in steppe: Dendrochronological evidence // Dendrochronologia. 2021. V. 67. Article 125843. 8 p.
- Netsvetov M., Sergeev M., Nikulina V., Kornienko V., Prokopuk Y. The climate to growth relationships of pedunculate oak in steppe // Dendrochronologia. 2017. V. 44. P. 31–38.
- Niklas K. J. Tree biomechanics with special reference to tropical trees // Tropical tree physiology. Adaptations and responses in a changing environment. Springer Int. Publ., Switzerland, 2016. P. 413–435.
- Niklas K. J., Spatz H.-C. Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density // Amer. J. Bot. 2010. V. 97. N. 10. P. 1587–1594.
- Prokop O., Kolař T., Büntgen U., Kyncl J., Kyncl T., Bošela M., Choma M., Barta P., Rybníček M. On the palaeoclimatic potential of a millennium-long oak ring width chronology from Slovakia // Dendrochronologia. 2016. N. 40. P. 93–101.
- Tumajer J., Treml V. Response of floodplain pedunculate oak (*Quercus robur* L.) tree-ring width and vessel anatomy to climatic trends and extreme hydroclimatic events // For. Ecol. Manag. 2016. V. 379. P. 185–194.

VIABILITY OF PEDUNCULATE OAK IN THE CONDITIONS OF THE CITY OF DONETSK

V. O. Kornienko¹, V. N. Kalaev²

¹ Donetsk State University
Universitetskaya str., 24, Donetsk, 283001, Russian Federation

² Voronezh State University
Universitetskaya ploshchad', 1, Voronezh, 394018 Russian Federation

E-mail: kornienkovo@mail.ru, Dr_Huixs@mail.ru

Bioecological characteristics (allometry, viability, morphometry) of the pyramidal shape of pedunculate oak (*Quercus robur* L. var. *pyramidalis*) under conditions of anthropogenic pollution of the city of Donetsk in the south of the East European Plain (Donetsk Ridge) were studied. The higher viability of control group of trees (1 point, healthy trees) compared with the experimental group (1.5 ± 0.5 points, healthy trees, rarely weakened) growing in anthropogenically polluted areas. The diameter of the trunks of the experimental group is on average 34 % higher than the diameter in control pedunculate oak stands. The volume of the stem and phytomass of various fractions of pyramidal pedunculate oak trees growing under conditions of anthropogenic load are ~ 50–70 % greater than for the control area. Moreover, the allometric dependencies in the two territories have the same patterns and are subject to power-law regression. The allometric ratio of the diameter to the length of the trunk ($d : l$) for both the control and experimental groups had a high value and amounted to 0.04–0.05. Deformations of the stems were not observed due to the high mechanical stability. The crown architecture underwent transformation in the presence of skeletal branches with a diameter to length ratio $d : l < 0.01$. In the course of studies of crown architectonics, irreversible deformations of skeletal branches of various orders (mostly small ones) were revealed in two territories equally, but no breaks or changes in crown closure were observed, the degree of plant accidents was at a low level (no breakages after removal of loads). Pedunculate oak trees are recommended for use in the formation of long-term plantings in industrial cities, because they retain high viability, mechanical stability and stable allometric indexes on which the stability of the entire plant depends.

Keywords: urban system, pedunculate oak, plant viability and resistance, phytomass, crown architectonics, Donbass.

How to cite: Kornienko V. O., Kalaev V. N. Viability of pedunculate oak in the conditions of the city of Donetsk // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 95–106 (in Russian with English abstract and references).

УДК 631.8+535.3 (633.11)

ВЛИЯНИЕ ВНЕКОРНЕВЫХ ПОДКОРМОК НА СТРУКТУРНЫЕ И ОПТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПШЕНИЦЫ

Е. Р. Буханов^{1, 2}, К. А. Афанасова², В. В. Вагнер³, М. Н. Волочаев¹,
В. И. Никитина⁴, С. А. Пятина², А. Д. Шефер², В. Ф. Шабанов^{1, 2}

¹ Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/38

² Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

³ ОПХ «Курагинское» – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН
662911, Красноярский край, раб. пос. Курагино, ул. Партизанская, 8

⁴ Красноярский государственный аграрный университет
660049, Красноярск, пр. Мира, 90

E-mail: k26tony@ya.ru, shabanova.ksenia@mail.ru, vagnervladimirviktorovich@mail.ru,
volochaev91@mail.ru, vi-nikitina@mail.ru, davcbetik@mail.ru, shefer.ad@ksc.krasn.ru,
shabanov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

Растения в процессе жизненного цикла получают питательные вещества из почвы и удобрений, поглощающих их корнями. Высшие растения обладают дополнительным способом поглощения питательных веществ при опрыскивании их листьев раствором определенной концентрации. Количество удобрений, вносимых в почву, определяется на основе анализа ее состава. Для внекорневой подкормки такого жесткого критерия нет, поскольку свойства листьев зависят не только от вида растений, но и от условий, в которых они произрастали. В настоящей работе впервые предложен способ оптимальных концентраций внекорневых подкормок исходя из строения и оптических свойств листа растения. В ОПХ «Курагинское» в 2023 г. был заложен полевой опыт по внекорневой подкормке сорта яровой мягкой пшеницы (*Triticum L.*) Новосибирская 31. Изучали четыре варианта: 1) контроль; 2) одна подкормка в фазу кущения; 3) две подкормки: в фазу кущения и выхода трубку; 4) три подкормки: фаза кущения, выхода трубку, начало колошения. На основе ряда электронных микрофотографий проведена оценка стандартного отклонения размеров тилакоидов в качестве установленной меры упорядочения. На основе моделей одномерных фотонных кристаллов были рассчитаны графики плотности фотонных состояний. Из анализа полученных флуоресцентных спектров флаговых листьев видны изменения в интенсивности и ширинах линий спектра. При сравнении контуров пика, соответствующего фотосистеме (ФС) II, наблюдается различие полуширин, что, в свою очередь, свидетельствует о более активной перекачке энергии в случае с подкормками. По приведенным в работе методам был рассчитан близкий к единице коэффициент корреляции, что свидетельствует о высокой связи данных параметров. По итогам работы установлено, что основным механизмом увеличения урожайности при внесении подкормок является более эффективный перенос энергии из ФС II в ФС I.

Ключевые слова: фотосинтез, хлоропласт, фотонный кристалл, электронная микроскопия, флуоресцентная спектроскопия, численное моделирование.

DOI: 10.15372/SJFS20240410

ВВЕДЕНИЕ

Растения находятся в постоянно изменяющихся условиях: интенсивность света, температура, количество воды в почве, влажность воздуха. Поэтому для повышения продуктивности используют различные подходы: селекцию стресс-устойчивых сортов, внесение удобрений в почву, предпосевную обработку семян, внекорневую обработку растений (Стасик и др., 2013; Li et al., 2020b).

Внесение повышенных доз удобрений существенно увеличивает продуктивность, но чрезмерное внесение удобрений приводит к отрицательным результатам, более того, становится небезопасная по качеству полученная продукция.

Внекорневая обработка листьев растений позволяет сбалансировать элементы питания, в том числе в микроколичестве. Микроэлементы выполняют уникальную функциональную роль как в строении клеток, так и в обмене веществ. В условиях засухи и высокого содержания солей эффективность некорневого удобрения выше, чем внесение удобрений в почву. Это обусловлено проникновением необходимых питательных веществ непосредственно внутрь листьев (0,5–2 ч для азота, 10–24 ч для калия) в независимости от корневой деятельности и наличия влаги в почве (Hu et al., 2008; Егоров, Держинская, 2015). Этот способ внесения удобрений более экономически выгодный по сравнению с традиционными. Кроме того, сохраняется качество почвы и агросистемы в целом (Ehsan et al., 2014; Zaitseva et al., 2021).

Важную роль в перемещении питательных соединений внутрь листа играют поверхностно-активные вещества (Fageria et al., 2009; Foliar..., 2013; Melash et al., 2019), способные изменять скорость проникновения катионов и анионов, что может способствовать изменению наноструктуры листа и оптимизации условий минерального питания растений (Foliar..., 2013).

В естественных условиях получить максимально возможную продуктивность любого сорта затруднительно из-за разнообразия стрессовых состояний, возникающих при отклонении внешних условий от оптимальных, при которых был получен этот сорт сельскохозяйственной культуры (Li et al., 2020b).

Эффективность фотосинтеза можно измерить на разных этапах процесса: накопление и рост биомассы, выделение кислорода в результате расщепления воды в фотосистеме (ФС) II, измерение флуоресценции.

Флуоресцентные методы позволяют получить информацию о первичных процессах, определяющих способность избирательно перенаправлять свет с различной длиной волны и регулировать его поглощение.

С использованием этого метода в работе Е. Р. Буханова с соавт. (2024) было показано влияние структурных элементов растений на эффективность фотосинтеза. Световые реакции фотосинтеза у зеленых растений опосредуются четырьмя крупными белковыми комплексами, встроенными в тилакоидную мембрану хлоропласта (ФС I и II, светособирающие комплексы I и II) (Dekker, Boekema, 2005). В большинстве работ (Kamiya, Shen, 2003; Ferreira et al., 2004; Liu et al., 2004) принято исследовать влияние малых комплексов путем их извлечения из системы. Между тем более щадящим подходом является добавление в систему активных добавок, взаимодействующих с отдельными комплексами и таким образом влияющие на структурные и оптические свойства растений. Одним из таких способов является внекорневая подкормка.

Способность листьев растений при внекорневой обработке изменять структурные и оптические характеристики за более короткий интервал времени, чем созревание, позволяет предсказывать влияние реагентов, используемых для подкормки на урожайность.

Целью работы было установление влияния внекорневой подкормки растений пшеницы (*Triticum L.*) в стадии кущения на структурные и оптические характеристики листьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выращивание образцов. Современные сорта яровой пшеницы, возделываемые в крае, характеризуются повышенными требованиями к условиям минерального питания. При прежнем уровне агротехники и минерального питания урожайность их, как правило, ниже, чем экстенсивных и полунтенсивных сортов, которые возделывались в крае раньше. Необходима высокая степень сбалансированного минерального питания для того, чтобы интенсивные сорта смогли формировать повышенные и высокие урожаи.

Объектом исследования стала яровая мягкая пшеница сорта Новосибирская 31. Производственный опыт проводился в ОПХ «Курагинское» ФИЦ КНЦ СО РАН на четырех участках. На первом контрольном участке проведена толь-

ко химическая обработка для защиты растений от сорняков, корневых гнилей. На трех участках кроме средств защиты осуществлена внекорневая подкормка, состоящая из карбамида (12 кг/га), сульфата магния (1.5 кг/га) и гуминатрия (1 л/га). Вторая внекорневая подкормка аналогичного состава проведена на третьем и четвертом участках 22 июня 2023 г., третья – удобрением такого же химического состава, как и в первых двух, осуществлена 28 июня 2023 г.

Электронная микроскопия. Для структурных исследований использовались флаговые листья, собранные на этапе колошения. Листья фиксировали в 2.5 % растворе глутарового альдегида на какодилатном буфере (pH 7.4) с последующей фиксацией в 1 % растворе тетраоксида осмия. Образцы обезжизивали в спиртах восходящей концентрации и ацетоне с последующей заливкой в эпон (EMbed 812 Kit, Merck). Ультратонкие срезы полученных образцов получали на ультрамикротоме Leica EM UC7. Для повышения контраста использовали уранилацетат и цитрат свинца. Более подробно технология пробоподготовки описана в К. А. Шабановой и соавт. (2021).

Электронные микрофотографии были получены при помощи просвечивающего электронного микроскопа Hitachi HT7700. Данный прибор позволяет исследовать тонкие срезы биологических образцов с сохранением тканей в условиях глубокого вакуума и под воздействием пучка электронов с реализацией высокого разрешения прибора.

Образцы исследовались при ускоряющем напряжении 90 кВ в режиме светлого поля, выбранном для избежания деградации образцов под воздействием электронного пучка. Съемка проводилась при разных углах, чтобы отследить, когда упорядоченные тилакоидные мембраны (полосы) начинали располагаться перпендикулярно пучку электронов и выглядели более выраженными, так как мембраны в хлоропластах располагаются не в одной плоскости.

Спектроскопия. Спектры испускания флуоресценции листьев пшеницы регистрировались с помощью спектрофлуориметра CM-2203 (производитель – ЗАО «Спектроскопия, Оптика и Лазеры – Авангардные разработки» (SOLAR), Республика Беларусь). Конструкция прибора состоит из осветителя, двух сдвоенных монохроматоров (монохроматора возбуждения и монохроматора регистрации) и кюветного отделения для размещения исследуемого образца.

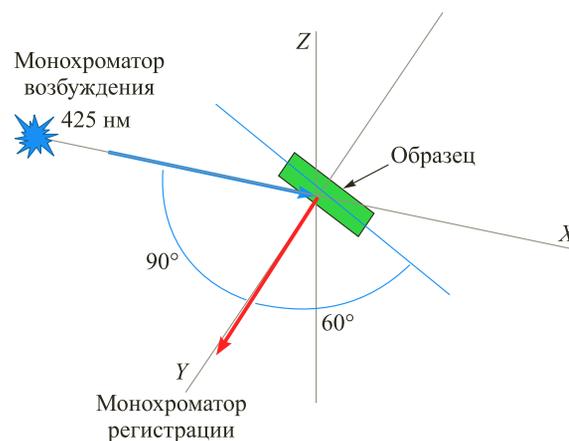


Рис. 1. Геометрия эксперимента.

Источником излучения служит импульсная ксеноновая лампа FX-4401, приемником излучения – ФЭУ R928. Управление прибором, регистрация спектров, их обработка и сохранение автоматизированы с помощью специализированного программного обеспечения, установленного на внешнем ПК, соединенном с прибором. Регистрация флуоресценции в приборе реализована в 90-градусной геометрии (угол между направлением возбуждения и направлением регистрации составлял 90°).

Для эксперимента из свежего листа пшеницы вырезался участок длиной 20–25 мм в направлении роста листа. Получившийся образец крепился на специальном металлическом держателе с помощью двух магнитных пластинок. На держателе образец ориентировался горизонтально (т. е. таким образом, чтобы длинной стороной находиться в плоскости «направление возбуждения – направление регистрации»), под углом 60° к направлению регистрации.

Флуоресценция возбуждалась на длине волны 425 нм при спектральной ширине щели монохроматора возбуждения 20 нм и регистрировалась в диапазоне 600–800 нм при спектральной ширине щели монохроматора регистрации 5 нм. Спектр сканировали с шагом 1 нм, на минимальной скорости и при максимальной чувствительности ФЭУ. Геометрия эксперимента представлена на рис. 1.

В отличие от всех известных и широко используемых фотопреобразователей энергии света, эффективность работы фотосинтетических реакционных центров значительно выше.

В настоящее время принято считать, что рассеяние света и флуоресценции на внутриклеточном уровне имеет решающее значение в процессе фотосинтеза.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты урожайности оказались следующие: на контрольном поле – 22 ц/га, на участках с одной подкормкой – 23.3 ц/га, на участках с двумя подкормками – 27 ц/га и с тремя – 28 ц/га. Следует отметить, что 2023 г. для юга Красноярского края был засушливым. Так как влияние числа подкормок оказало прямую зависимость на урожайность, в данной работе приведены сравнения результатов структурных и оптических характеристик крайних вариантов, а именно растений, не получавших дополнительных подкормок и получивших три подкормки.

На рис. 2 представлены электронные микрофотографии структуры хлоропластов листьев пшеницы от образцов без подкормки и с тремя подкормками.

Из рисунков видно, что во втором случае (рис. 2, б) структура более упорядочена, чем в первом (рис. 2, а).

Тилакоиды образуют длиннопериодическую структуру, размер которой сопоставим с длиной волны видимого света, поэтому можно говорить о том, что такая структура является квазикристаллом.

На основе ряда изображений структур хлоропластов, полученных с помощью просвечивающей электронной микроскопии, были измерены оценочные значения размеров тилакоидов. Для данной выборки отбирались только те грани, где были отчетливо видны края каждого тилакоида в стопке. Оценка размеров тилакоидов проводилась по методу, описанному в работе М. Li с соавт. (2020а). На основе полученного набора данных размеров было рассчитано стандартное отклонение в процентном отношении к среднему размеру (s).

Помимо измерения стандартного отклонения размеров целых тилакоидов оценивались также белковая часть и строма/просвет. Результаты статистических расчетов представлены в табл. 1.

Из данных табл. 1 видно, что разброс значений отличается в разы. Это особенно отражено на значениях ширины тилакоидов. Стандартные отклонения размеров тилакоидов различаются более чем в 5 раз.

Таким образом, с учетом полученных конкретных значений разупорядочения структуры, можно построить модель с подобным случайным изменением значений параметров слоев периодической структуры и оценить насколько изменится плотность фотонных состояний. Для этого изначально следует рассчитать коэффициент пропускания структуры с помощью метода трансфер матриц:

$$T = 1 - \left| \frac{B_0}{A_0} \right|^2, \quad (1)$$

где A_0 и B_0 – амплитуды падающей и отраженной волны соответственно.

Далее плотности фотонных состояний определяются по формуле, предложенной G. D. Aguianno с соавт. (2004):

$$\rho_\omega = \frac{1}{2L_\Sigma} + \frac{\int_0^{L_\Sigma} \left[\epsilon_\omega(z) |E_\omega|^2 + \frac{c^2}{\omega^2} \left| \frac{dE_\omega}{dz} \right|^2 \right] dz}{c |E_\omega^I|^2}, \quad (2)$$

где E_ω – амплитуда электрической составляющей электромагнитного поля; E_ω^I – амплитуда падающей ω волны; $\epsilon_\omega(z)$ – диэлектрическая проницаемость от координаты; L_Σ – общая толщина структуры.

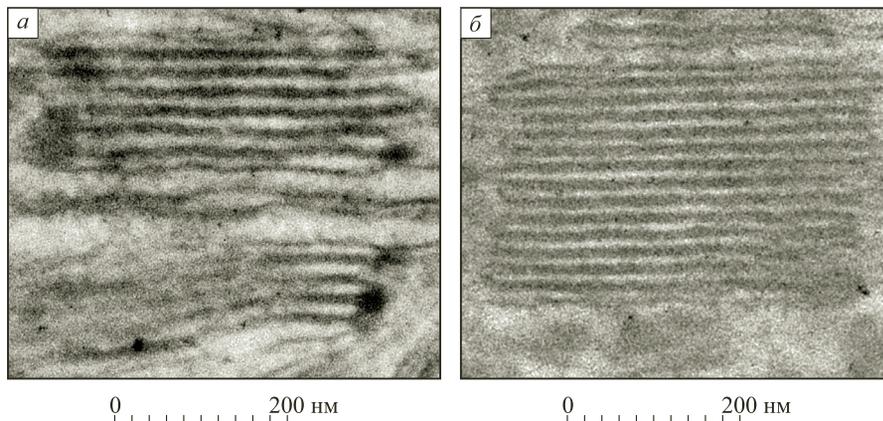


Рис. 2. Структуры хлоропластов растений, не получавших добавок (а) и получавших три добавки (б).

Таблица 1. Относительное стандартное отклонение размеров структурных единиц хлоропласта, %

Показатель	Без подкормки	С тремя подкормками
Белок	20	11
Строма/просвет	41	9
Тилакоид	23	5

В результате была построена оценочная модель одномерного фотонного кристалла, состоящая из 30 чередующихся слоев, как это было предложено в работе E. Vukhanov с соавт (2021). Размеры слоев рассчитывались в относительных единицах (Шабанов и др., 2019) с толщиной $L_1 = 2$ и $L_2 = 1$. Преломление для белковой составляющей было 1.5 и для остального пространства – 1.3. Частота ω рассчитывалась в относительных единицах по формуле

$$\omega = 2\pi\nu L/c, \quad (3)$$

где L – линейный размер слоев; ν – частота; c – скорость света.

На рис. 3 представлены результаты расчетов плотности фотонных состояний для одномерного фотонного кристалла с соответствующими образцам стандартными отклонениями толщины слоев соответственно.

Из расчетов, представленных на рис. 3, было выявлено, что плотность фотонных состояний имеет максимальное значение 1.5 для случая со стандартным отклонением структурных параметров, соответствующего трем подкормкам, тогда как для другого оно составило 1.15.

На рис. 4, а представлены спектры флуоресценции от образцов листьев пшеницы с участков без подкормки и с тремя подкормками.

Анализ полученных спектров показал изменения в интенсивности и ширине линий спектра. Для количественных измерений на рис. 4, б показано разделение контуров, а также отмечена ширина пиков флуоресценции на полувысоте.

Из результатов спектроскопии видно, что в случае с тремя подкормками длинноволновый пик стал выше коротковолнового, тогда как в случае без подкормок коротковолновый слегка выше. Это свидетельствует о том, что в первом случае происходит активная перекачка энергии в систему ФС I. Контур пика флуоресценции ФС II на рис. 4, б представлены для обоих случаев. Видно, что ширина пиков на полувысоте отличается на 5 нм.

Наноструктурированные биологические объекты широко распространены в природе как у животных, включая насекомых, так и в фотосинтезирующих организмах, находящихся внутри хлоропластов (Vigneron, Simonis, 2012; Vukhanov et al., 2021). Изучение микромеханизмов работы фотосинтетического аппарата важно как с теоретической, так и с практической точек зрения. При фотосинтезе растения превращает энергию солнечного света в энергию образующихся при этом химических органических соединений (Тихонов, 1996; Garab, 2016; Буханов и др., 2018), питающих все живое. Кроме того, в качестве побочного продукта выделяется кислород, поддерживающий жизненно важный состав атмосферы.

Самым первым элементарным актом фотосинтеза является поглощение света структурированными комплексами листа растений, состоящими из пигментов: а) хлорофиллов, изолированные молекулы которых имеют полосы

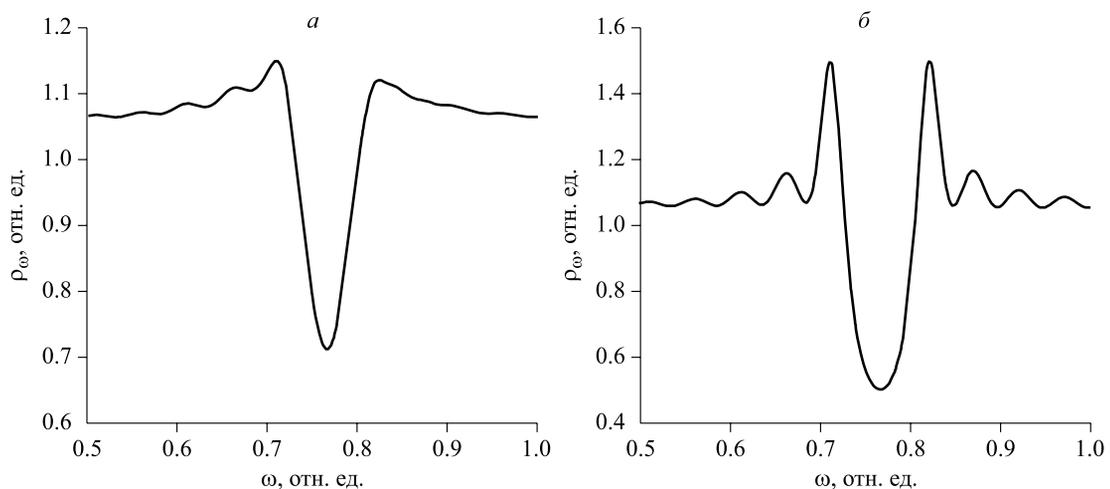


Рис. 3. Плотность фотонных состояний одномерного фотонного кристалла с разупорядочением, соответствующему растениям, не получавших добавок (а) и получавших три добавки (б).

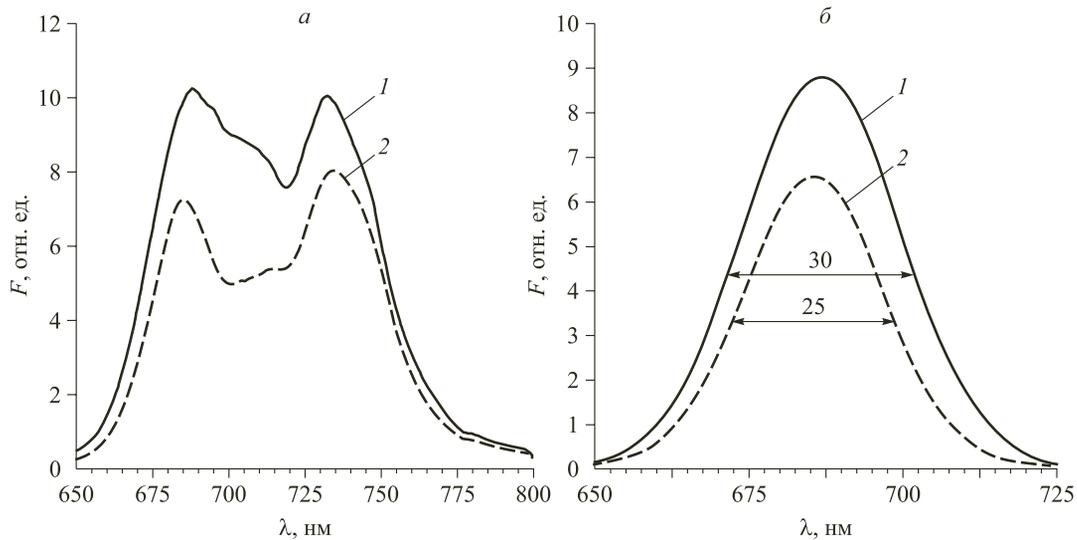


Рис. 4. Спектры флуоресценции (а) от образцов листьев пшеницы с участков без подкормки (1) и с тремя подкормками (2) и контур, соответствующий пику ФС II (б).

поглощения в областях $\lambda = 430\text{--}450$ нм и $\lambda = 660\text{--}680$ нм; б) коротиноидов, молекулы которых поглощают свет в области $450\text{--}480$ нм. В полярных растворителях полосы поглощения молекулы пигментов уширяются и сдвигаются в красную область. В спектрах поглощения листьев живых растений край полосы поглощения находится гораздо дальше в длинноволновой области, чем в спектре свободной молекулы. С целью выяснения этого механизма были проведены многочисленные исследования с использованием как сильнополярных растворителей, так и растворителей с большим показателем преломления.

Лишь в последнее время выяснено, что такое смещение полосы поглощения в красную область возрастает, если структурный параметр комплекса сравним с длиной волны света (Буханов и др., 2018; Коршунов и др., 2018; Korshunov et al., 2018). Для расчета оценочных оптических характеристик построена модель одномерного фотонного кристалла с относительными размерами слоев. При расчете спектров плотности фотонных состояний учитывались значения стандартных отклонений размеров тилакоидов по образцам. В результате, как было показано на рис. 3 были получены максимальные значения плотности фотонных состояний на краях стоп-зоны: 1.5 для структуры, соответствующей образцам с тремя подкормками, и 1.2 для структуры, соответствующей образцам, не получавшим подкормку. Разница в максимальных значениях плотностей фотонных состояний отличается в 1.25 раз в пользу образцов с тремя

подкормками. В соответствии с Золотым правилом Ферми, это свидетельствует о том, что скорость протекания реакций в листьях, получавших три подкормки, будет выше, чем в листьях, не получавших подкормки.

Поглощение квантов структурированным комплексом приводит к возбуждению электронной системы молекул, из которых состоит комплекс. Оптические свойства комплексов в первом приближении определяются свойствами отдельных молекул. Влияние взаимодействий между молекулами учитывается в виде дополнительной энергии.

В работе А. С. Давыдова (1973) показано, что особенности поглощения и люминесценции света молекулярными кристаллами связаны с процессом миграции энергии в кристалле, обусловленным резонансным взаимодействием между молекулами.

Энергия возбуждения $\Delta\varepsilon$ кристалла согласно находится в виде

$$\Delta\varepsilon = \Delta\varepsilon_m + D + \varepsilon', \quad (4)$$

где $\Delta\varepsilon_m$ – энергия возбуждения одной молекулы; D – разность энергий взаимодействия возбужденной и находящейся в нормальном состоянии со всеми остальными молекулами; ε' – передача энергии возбуждения в виде волновых функций

$$\Phi_k^f = \frac{1}{\sqrt{N}} + \sum_n \Psi_n^f e^{ikn}, \quad (5)$$

где N – число молекул в кристалле; n – номер матрицы, находящейся в возбужденном состоянии f ; \vec{k} – волновой вектор.

Такие возбужденные состояния называются экситонными возбуждениями (Давыдов, 1973).

Перенос энергии электронного возбуждения играет большую роль в светособирающих и светоизлучающих устройствах на основе полупроводниковых наноструктур (Understanding..., 2017) в биосенсорах (Shi et al., 2015), при изучении клеток (Pietraszewska-Bogiel, Gadella, 2011).

Измеряя выход флуоресценции, можно получить информацию об обмене энергии в фотосинтезирующих клетках без нарушения их жизненных процессов. Процессы в живых клетках обладают удивительной способностью передавать энергию, поглощаемую одним из комплексов к комплексу с более низким уровнем возбуждения, и последний может ее испускать в виде флуоресценции, даже если присутствует в очень низких относительных концентрациях. Выход флуоресценции приводит к укорочению естественного времени жизни возбужденного состояния.

Относительный показатель эффективности переноса энергии электронного возбуждения ($E_{эфф}$) между системами ФС II и ФС I определяется уравнением

$$E_{эфф} = \frac{J_A}{J_A + J_D}, \quad (6)$$

где J_A – интенсивность акцептора; J_D – интенсивность донора.

Значения $E_{эфф}$ для листьев растений без подкормки равно 0.61, а с тремя подкормками – 0.73.

Таким образом, основная причина увеличения урожайности в рассматриваемом случае обусловлена изменением структурных параметров хлоропласта, вызвавших рост эффективности переноса энергии электронного возбуждения между системами ФС II и ФС I.

При рассмотрении отношения результатов приведенных выше методов оценки между образцами, можно заметить, что они практически совпадают. Отношение между крайними результатами урожайности составило $28/22 = 1.27$; максимальное значение плотности фотонных состояний – $1.5/1.15 = 1.3$; отношение ширины пиков спектров флуоресценции на полувысоте – $30/25 = 1.2$; отношение показателей эффективности переноса энергии электронного возбуждения между системами ФС II и ФС I – 1.2. Таким образом, все методы оценки структурных и оптических характеристик находятся в одном диапазоне относительных значений. Для приведенных выше результатов каждого метода оценки листьев рассчитан коэффициент корреляции,

составивший 0.84, что соответствует высокой связи данных параметров.

Данный факт позволяет нам считать, что основным механизмом увеличения урожайности при внесении подкормок является более эффективный перенос энергии из ФС II в ФС I.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты показали эффективность внекорневых подкормок даже в годы с неблагоприятным сочетанием среднесуточной температуры воздуха и выпавших осадков во время вегетации растений. Основным механизмом повышения урожайности при внесении внекорневых удобрений является более эффективный перенос энергии из ФС II в ФС I.

Исследования выполнены на оборудовании центра коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буханов Е. Р., Кориунов М. А., Шабанов А. В. Оптические процессы в фотосинтезе // Сиб. лесн. журн. 2018. № 5. С. 19–32.
- Буханов Е. Р., Шефер А. Д., Шабанов А. В., Гуревич Ю. Л., Крахалёв М. Н. Стрoение, оптические и спектральные характеристики эпикутикулярного воска хвой ели голубой // Сиб. лесн. журн. 2024. № 1. С. 97–106.
- Давыдов А. С. Квантовая механика: учеб. пособ. 2-е изд., испр. и перераб. М.: Наука, 1973. 703 с.
- Егоров В. С., Дзержинская А. А. Фолиарное применение удобрений и механизм их поступления в растения // Пробл. агрохим. и экол. 2015. № 2. С. 51–57.
- Кориунов М. А., Шабанов А. В., Буханов Е. Р., Шабанов В. Ф. Влияние длиннопериодической упорядоченности в структуре растений на первичные стадии фотосинтеза // ДАН. 2018. Т. 478. № 3. С. 280–283.
- Стасик О. О., Киризий Д. А., Прядкина Г. А. Фотосинтез и проблемы повышения продуктивности растений // Физиол. раст. и генет. 2013. Т. 45. № 6. С. 501–515.
- Тихонов А. Н. Трансформация энергии в хлоропластах – энергопреобразующих органеллах растительной клетки // Сорос. образов. журн. 1996. №. 4. С. 24–32.
- Шабанов А. В., Кориунов М. А., Буханов Е. Р. Особенности усиления электромагнитного поля и увеличение плотности фотонных состояний в растительных фотонно-кристаллических структурах // Комп. опт. 2019. Т. 43. № 2. С. 231–237.
- Шабанова К. А., Логинов Ю. Ю., Буханов Е. Р., Волочаев М. Н., Пятина С. А. Влияние структуры хлоропластов на плотность фотонных состояний и эффективность преобразования солнечной энергии // Сиб. аэрокосм. журн. 2021. Т. 22. № 4. С. 708–717.
- Aguanno G. D., Mottucci N., Scolora M., Bloemer M. J., Zheltikov A. M. Density of modes and tunneling times in finite one-dimensional photonic crystals: a comprehensive analysis // Phys. Rev. 2004. V. 70. N. 1. Article 016612.

- Bukhanov E., Shabanov A. V., Volochaev M. N., Pyatina S. A.* The role of periodic structures in light harvesting // *Plants*. 2021. V. 10. Iss. 9. Article 1967. 10 p.
- Dekker J. P., Boekema E. J.* Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants // *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Bioenergetics*. 2005. V. 1706. N. 1–2. P. 12–39.
- Ehsan S., Javed S., Saleem I., Habib F., Majeed T.* Effect of humic acid foliar spraying and nitrogen fertilizers management on wheat yield // *Int. J. Agronom. Agr. Res.* 2014. V. 4. N. 4. P. 28–33.
- Fageria N. K., Filho M. P. B., Moreirab A., Guimares C. M.* Foliar fertilization of crop plants // *J. Plant Nutrit.* 2009. V. 32. N. 6. P. 1044–1064.
- Ferreira K. N., Iverson T. M., Maghlaoui K., Barber J., Iwata S.* Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center // *Science*. 2004. V. 303. Iss. 5665. P. 1831–1838.
- Foliar fertilization. Scientific principles and field practices.* First ed. / Fernandez V., Sotiropoulos T., Brow P. (Eds.). Paris: JFA, 2013. 140 p.
- Garab G.* Self-assembly and structural-functional flexibility of oxygenic photosynthetic machineries: personal perspectives // *Photosynth Res.* 2016. V. 127. Iss. 1. P. 131–150.
- Hu Y., Burcus Z., Shimidholter U.* Effect of foliar fertilization on the growth and mineral nutrient content of maize seedlings under drought and salinity // *Soil Sci. Plant Nutrit.* 2008. V. 54. Iss. 1. P. 133–141.
- Kamiya N., Shen J. R.* Crystal structure of oxygen-evolving photo-system II from *Thermosynechococcus vulcanus* at 3.7-angstrom resolution // *PNAS*. 2003. V. 100. Iss. 1. P. 98–103.
- Korshunov M. A., Shabanov A. V., Bukhanov E. R., Shabanov V. F.* Effect of long-period ordering of the structure of a plant on the initial stages of photosynthesis // *Dokl. Phys.* 2018. V. 63. N. 1. P. 1–4 (Original Rus. text © M. A. Korshunov, A. V. Shabanov, E. R. Bukhanov, V. F. Shabanov, 2018, publ. in *Dokl. Akad. Nauk*. 2018. V. 478. N. 3. P. 280–283).
- Li M., Mukhopadhyay R., Svoboda V., Oung H. M. O., Mullendore D. L., Kirchhoff H.* Measuring the dynamic response of the thylakoid architecture in plant leaves by electron microscopy // *Plant Direct*. 2020a. V. 4. Iss. 11. Article e00280.
- Li F., Zhang L., Ji H., Xu Z., Zhou Y., Yang S.* The specific W-boxes of GAPC5 promoter bound by TaWRKY are involved in drought stress response in wheat // *Plant Sci*. 2020b. V. 296. Article 110460.
- Liu Z., Yan H., Wang K., Kuang T., Zhang J., Gui L., An X., Chang W.* Crystal structure of spinach light-harvesting complex at 2.72 Å resolution // *Nature*. 2004. N. 428. P. 287–292.
- Melash A. A., Mengistu D. K., Aberra D. A., Tsegay A.* The influence of seeding rate and micronutrients foliar application on grain yield and quality traits and micronutrients of durum wheat // *J. Cereal Sci.* 2019. N. 85. P. 221–227.
- Pietraszewska-Bogiel A., Gadella T. W. J.* FRET microscopy: from principle to routine technology in cell biology // *J. Microscopy*. 2011. V. 241. N. 2. P. 111–118.
- Shi J., Tian F., Lyu J., Yang M.* Nanoparticle based fluorescence resonance energy transfer (FRET) for biosensing applications // *J. Mater. Chem. B*. 2015. V. 3. N. 35. P. 6989–7005.
- Understanding and modeling Förster-type resonance energy transfer / Demir H. V., Hernandez Martinez P. L., Govorov A. (Eds.). Springer Briefs Appl. Sci. Technol. Springer Singapore, 2017. 40 p.*
- Vigneron J. P., Simonis P.* Natural photonic crystals // *Phys. B: Condensed Matter*. 2012. V. 407. N. 20. P. 4032–4036.
- Zaitseva R. I., Komarov N. M., Frid A. S., Anikina L. M., Zhyravleva A. S., Shumanova V. V., Sokolenko N. J., Popova G. G.* The effect of soil salinization and pre-sowing seed treatment with silicon-containing micronutrient fertilizer on barley seedlings // *IOP Conf. Ser.: The VIII Congr. Dokuchaev Soil Sci. Soc., 19–24 July 2021. Syktyvkar: IQP Publ., 2021. N. 862. Article 012089.*

THE INFLUENCE OF FOLIAR FERTILIZING ON THE STRUCTURAL AND OPTICAL PROPERTIES OF WHEAT

E. R. Bukhanov^{1,2}, K. A. Afanasova², V. V. Vagner³, M. N. Volochaev¹,
V. I. Nikitina⁴, S. A. Pyatina², A. D. Shefer², V. F. Shabanov^{1,2}

¹*L. V. Kirensky Institute of Physics, Russian Academy of Science, Siberian Branch, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

²*Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

³*Experimental Production Farm «Kuraginskoe», Branch of the Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Partizanskaya str., 8, Kuragino, Krasnoyarsk Krai, 662911 Russian Federation*

⁴*Krasnoyarsk State Agrarian University Prospekt Mira, 90, Krasnoyarsk, 660049 Russian Federation*

E-mail: k26tony@ya.ru, shabanova.ksenia@mail.ru, vagnervladimirvictorovich@mail.ru, volochaev91@mail.ru, vi-nikitina@mail.ru, davcbetik@mail.ru, shefer.ad@ksc.krasn.ru, shabanov@ksc.krasn.ru

Throughout its life cycle a plant receives nutrients from the soil and fertilizers that are introduced into it and then absorbed by the roots. Higher plants have an additional ability to absorb nutrients when their leaves are sprayed with a solution of a certain concentration. The amount of fertilizers applied to the soil must be determined in accordance with the analysis of its composition. However, it's not obligatory when we apply foliar fertilization method, since the properties of the leaves depend not only on the type of plant, but also on the conditions in which it grew. This study for the first time introduces a method for determining optimal concentrations of foliar fertilization based on the structure and optical properties of the plant leaf. In 2023, Kuraginskoe production farm was chosen as a site of a field experience aimed at studying foliar fertilization of Novosibirskaya 31 spring soft wheat (*Triticum* L.). The experiment was conducted in 4 ways: 1) control; 2) one-time foliar fertilizing in the tillering phase; 3) two times foliar fertilizing: in tillering and shooting phase; 4) triple fertilizing: in tillering phase, the shooting, and the beginning of earing. We used electron microscopy pictures to assess the standard deviation of thylakoids size as a degree of ordering. Based on models of one-dimensional photonic crystals, graphs of the density of photonic states were calculated. From the analysis of the obtained fluorescent spectra of the flag leaves, changes in the intensity and width of the spectrum lines are visible. Comparison of contours of the peak corresponding to photosystem (PS) II shows a difference in half-widths, which indicates a more active pumping of energy in a plant treated with triple fertilizing. The methods used in the study let us calculate a correlation coefficient equal almost to 1, which means strong link of these parameters. The study has shown that the main mechanism for increasing crop yield when applying foliar fertilizing is a more efficient transfer of energy from PS II to PS I.

Keywords: *photosynthesis, chloroplast, photonic crystal, electron microscopy, fluorescence spectroscopy, numerical modeling.*

How to cite: Bukhanov E. R., Afanasova K. A., Vagner V. V., Volochaev M. N., Nikitina V. I., Pyatina S. A., Shefer A. D., Shabanov V. F. The influence of foliar fertilizing on the structural and optical properties of wheat // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 107–115 (in Russian with English abstract and references).

CONTENTS

RESEARCH ARTICLES

<i>G. V. Kuznetsova</i> Vegetative and Seed Progeny of Rare Forms of the Siberian Pine in Krasnoyarsk Forest-Steppe	3
<i>E. E. Timoshok, E. N. Timoshok, I. I. Gureeva</i> Composition, Structure and Ecological Features of High-Mountain Old-Growth Siberian Stone Pine Forests of the North Chuya Range	11
<i>D. A. Polosukhina, D. V. Trusov, S. V. Titov, A. S. Prokushkin</i> Fractional Composition of Phytomass and Photosynthetic Pigments of the Shrub Layer Mixed Forest in the Middle Taiga Subzone	23
<i>S. O. Vyukhin, A. A. Grigoriev, D. S. Balakin, A. S. Timofeev, P. A. Moiseev</i> Structure and Dynamics of Cenopopulations of Shrub Alder in Forest – Mountain Tundra Ecotone in the Western Part of the Putorana Plateau	38
<i>E. F. Tropina, A. A. Knorre, M. G. Erunova, M. K. Tselikhin</i> Variability of Snow Cover Moisture Reserve in the Foothills of the Eastern Sayan with the Background of Climate Shifts	48
<i>T. P. Orekhova</i> Reproduction of Korean Poplar <i>in vitro</i>	61
<i>A. V. Lebedev</i> Dynamic Model of Growth of Pine Tree Stands in the European Part of Russia According to Repeated Observations	72
<i>L. V. Zarubina, S. S. Makarov, I. B. Kuznetsova</i> The Influence of Structural Differentiation of Trees and Selective Logging on Physiological Processes of Scots Pine	84
<i>V. O. Kornienko, V. N. Kalaev</i> Viability of Pedunculate Oak in the Conditions of the City of Donetsk	95
<i>E. R. Bukhanov, K. A. Afanasova, V. V. Vagner, M. N. Volochaev, V. I. Nikitina, S. A. Pyatina, A. D. Shefer, V. F. Shabanov</i> The Influence of Foliar Fertilizing on the Structural and Optical Properties of Wheat	107

СОДЕРЖАНИЕ

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

<i>Г. В. Кузнецова</i> Вегетативное и семенное потомство редких форм сосны сибирской в Красноярской лесостепи	3
<i>Е. Е. Тимошок, Е. Н. Тимошок, И. И. Гуреева</i> Состав, структура и экологические особенности высокогорных старовозрастных кедровников Северо-Чуйского хребта	11
<i>Д. А. Полосухина, Д. В. Трусов, С. В. Титов, А. С. Прокушкин</i> Фракционный состав фитомассы и фотосинтетические пигменты кустарничкового яруса смешанного леса в подзоне средней тайги	23
<i>С. О. Вьюхин, А. А. Григорьев, Д. С. Балакин, А. С. Тимофеев, П. А. Моисеев</i> Структура и динамика ценопопуляций ольховника кустарничкового в экотоне лес – горная тундра западной части плато Путорана	38
<i>Е. Ф. Тропина, А. А. Кнорре, М. Г. Ерунова, М. К. Целихин</i> Вариабельность влагозапаса снежного покрова в предгорьях Восточного Саяна на фоне климатических сдвигов	48
<i>Т. П. Орехова</i> Размножение тополя корейского <i>in vitro</i>	61
<i>А. В. Лебедев</i> Динамическая модель роста сосновых древостоев Европейской части России по данным повторных наблюдений	72
<i>Л. В. Зарубина, С. С. Макаров, И. Б. Кузнецова</i> Влияние структурной дифференциации деревьев и выборочной рубки на физиологические процессы сосны обыкновенной	84
<i>В. О. Корниенко, В. Н. Калаев</i> Жизнеспособность дуба черешчатого в условиях города Донецка	95
<i>Е. Р. Буханов, К. А. Афанасова, В. В. Вагнер, М. Н. Волочаев, В. И. Никитина, С. А. Пятинина, А. Д. Шефер, В. Ф. Шабанов</i> Влияние внекорневых подкормок на структурные и оптические свойства пшеницы	107