

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

ISSN 2311-1410

Сибирский лесной журнал

Номер 1
Январь–Февраль 2025



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 1 January–February 2025

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 Schmulius (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

№ 1 2025 Январь – Февраль

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. Барталев (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. Доржсүрэн (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. Шмүллиус (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: сибирскийлеснойжурнал.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», 2025
© Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), 2025



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 международные реферативные базы данных: AGRIS, CABI Forest Science Database, CrossRef, DOAJ, ROAD, Ulrichsweb: Global Serials Directory, российскую систему научного цитирования: Научную электронную библиотеку eLibrary.ru, российский индекс научного цитирования (ядро РИНЦ/RSCI), Перечень периодических научных изданий ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ. Полнотекстовые статьи размещаются на сайте журнала в сети: sibirskii-lesnoy-jurnal.rf, 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 27.01.2025. Выход в свет 28.02.2025. Бумага типографская. Формат 60 × 84 1/8

Усл. печ. л. 9.7. Уч.-изд. л. 8.2. Тираж 100 экз. Заказ № 30. 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>

В ПОРЯДКЕ ДИСКУССИИ

УДК 632.4:632.76

ВЗАИМОСВЯЗИ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ, ГРИБОВ И НЕМАТОД И ИХ РОЛЬ В ОСЛАБЛЕНИИ И ГИБЕЛИ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ

А. В. Селиховкин¹, А. Ю. Рысс², Д. А. Шабунин^{1,3}, В. В. Антонь¹,
М. Б. Мартирова¹, М. Ю. Мандельштам¹

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

² Зоологический институт РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1

³ Санкт-Петербургский НИИ лесного хозяйства
194021, Санкт-Петербург, Институтский пр., 21

E-mail: a.selikhovkin@mail.ru, Alexander.Ryss@zin.ru, ds1512@mail.ru, vika.may17@mail.ru,
masha2340350@yandex.ru, amitinus@mail.ru

Поступила в редакцию 25.11.2024 г.

Отношения в ассоциации короедов, грибов, нематод с деревом-хозяином представляют собой многоуровневую систему трансмиссивных и трофических связей, обеспечивающих лабильный характер сценариев болезней, приводящих к гибели дерева. Трансмиссия короедами фитопатогенных грибов и стволовых нематод нередко выступает как ключевой фактор ослабления и гибели древесных растений в лесных и парковых насаждениях. Тем не менее характер взаимодействия различных организмов в этом четырехкомпонентном комплексе видоспецифичен и роль трансмиссивных патогенов в ослаблении и гибели дерева хозяева далеко не всегда ясна. Для проверки этого тезиса, по нашему мнению, необходимо обеспечить сочетание полевых и экспериментальных исследований роли каждого агента инфекции – короедов, фитопатогенных грибов, и нематод в ослаблении дерева при разной последовательности заселения членами патогенной ассоциации. Полевые исследования должны регистрировать сезонные изменения численности состава патогенов в дереве и переносчике для составления модели-диаграммы инфекции. Экспериментальные исследования должны проверить сценарии взаимодействия патогенов в подсистемах переносчик – гриб, переносчик – нематода, нематода – гриб, а также опыты по инокуляции грибов и нематод в растение, минуя переносчика и посредством переносчика. Сопоставление этих данных даст возможность построить надежную региональную прогностическую модель сценария инфекции как базы для разработки практических мер контроля заболеваний древесных растений. В 2023 и 2024 гг. нами начата серия исследований по изучению трансмиссии короедами грибов и нематод на разных стадиях жизненного цикла наиболее распространенных в таежных лесах Северо-Запада России короеда-типографа (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) на ели (*Picea* A. Dietr.) и большого соснового лубоеда (*Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758)) на сосне (*Pinus* L.). Полученные результаты показывают высокую лабильность связей фитопатогенов и короедов и неоднозначность роли короедов в трансмиссии фитопатогенных грибов.

Ключевые слова: короеды, фитопатогенные грибы, стволовые нематоды, ассоциации, древесные растения, пути заражения.

DOI: 10.15372/SJFS20250101

ВВЕДЕНИЕ

Лесные экосистемы Северо-Запада России – основа стабильности природной среды этого региона. Здесь сосредоточены наибольшие в Европе площади лесов, экономическое и экологическое значение которых трудно переоценить. Изменение климата, увеличение антропогенной нагрузки, интенсивная хозяйственная деятельность и увеличение товарных потоков круглых лесоматериалов из латентных очагов инфекции снижают резистентность древесных растений и способствуют формированию вторичных очагов вредителей и болезней в лесных экосистемах, городских и пригородных насаждениях. Это приводит к учащению вспышек массового размножения некоторых аборигенных вредителей в лесных экосистемах северных регионов, продвижению их ареалов к северу (Dukes et al., 2009; Bergerot et al., 2010; Linnakoski et al., 2019; Селиховкин и др., 2023б), появлению инвазивных вредителей и патогенов, очаги размножения и распространения которых становятся фатальными для лесных и городских насаждений. Экономические потери исчисляются суммами в десятки и сотни миллионов долларов, а в некоторых случаях до сотен миллиардов долларов (Haubrock et al., 2021; Kirichenko et al., 2021; Liu et al., 2023; Ye et al., 2023; Селиховкин и др., 2023а; Selikhovkin et al., 2023).

Нередко, если не в большинстве случаев, в процессе развития вспышек размножения и эпифитотий одновременно участвуют представители сразу нескольких царств живого, в частности насекомые, нематоды, грибы и растение-хозяин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В целом ряде работ сообщается о тесных трофических и трансмиссионных связях между фитопатогенными грибами и короедами, сформировавшихся в эволюционно длительной ретроспективе (Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Zhao et al., 2019) и имеющих признаки коэволюции. На это указывает, с одной стороны, наличие у многих видов короедов микангиев – специальных углублений, или карманов, в которых содержится и транспортируется микобиота (Bueno et al., 2010; Mayers et al., 2022), а с другой – синтез бициклических кетонов офиостомоидными грибами, переносимыми, например, короедом-типографом (*Ips typographus*

(Linnaeus, 1758)). В частности, такие вещества синтезируют *Grosmannia penicillata* (Grosmann) Goid., *Endoconidiophora polonica* (Siemaszko) Z. W. De Beer, T. A. Duong & M. J. Wingf. и *Leptographium europhioides* (E. F. Wright & Cain) M. Procter & Z. W. De Beer. Они представляют собой феромоны и другие семиохимические вещества (Zhao et al., 2019; Jirošová et al., 2022). Взаимосвязи между короедами и грибами представляют собой сложные, многоуровневые взаимодействия, в которых участвуют и другие животные, например клещи и нематоды (Klepzig et al., 2001; Ryss et al., 2015, 2019). Формируются симбиотические взаимоотношения разного типа, в основе которых лежат трофические и трансмиссивные связи. Мицелий трансмиссивных грибов и древесина, частично ими разрушенная, обеспечивают более полноценное питание личинок флеомицетофагов. К этой группе можно отнести весьма агрессивных короедов – малого соснового лубоеда (*Tomicus minor* (Hartig, 1834)) и вершинного короеда (*Ips acuminatus* (Gyllenhal, 1827)), которые питаются как лубом, так и мицелием грибов, развивающихся в маточных и личиночных ходах (Kirisits, 2007; Bleiker, Six, 2007; Hammerbacher et al., 2013; Lieutier et al., 2015; Kandasamy et al., 2019). При этом и насекомые, и грибы, и нематоды могут становиться активными участниками патогенеза растения-хозяина в этом четырехкомпонентном комплексе (Basset et al., 1992; Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Hofstetter et al., 2015; Ryss et al., 2015, 2019; Menkis et al., 2016; Fernández-Fernández et al., 2019; Mayers et al., 2022; Gomez et al., 2023). В ряде публикаций приводится утверждение, что именно трансмиссия короедами фитопатогенных грибов обеспечивает возникновение эпифитотий и вспышек массового размножения стволовых вредителей, прежде всего короедов (Basset et al., 1992; Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Hofstetter et al., 2015; Menkis, et al., 2016; Wadke et al., 2016; Mayers et al., 2022; Gomez et al., 2023).

В отношении нематод известно, что их взаимодействие с короедами и грибами нередко становится ключевым фактором ослабления и гибели древесных растений в лесных и парковых насаждениях (Grucmanova, Holusa, 2013; Kanzaki et al., 2018; Полянина и др., 2019; Polyanina et al., 2019; Рысс и др., 2024). Экономический ущерб может достигать огромных значений (Ruehle, 1972; Ferraz, Brown, 2002; Кулинич и др., 2003). Наибольшее хозяйственное значение имеют стволовые нематоды из рода

Bursaphelenchus – мико-фитофаги – паразиты грибов и растений, возбудители энтомохорных мико-нематодозов. Эти нематоды питаются клетками обкладки смоляных каналов и луба, а также грибами, как внесенными насекомыми, так и попавшими в ткани дерева другими путями через ворота инфекции. Короеды переносят трансмиссивную стадию нематод (дауер личинки) под надкрыльями и в трахеях. При прокладке маточных ходов жуками, личинки чаще всего попадают во флоэму и линяют, давая начало пропативным поколениям нематод, которые питаются клетками растения-хозяина и грибами (Futai, 2021). Питаясь тканями луба и камбием, нематоды ухудшают состояние деревьев и снижают их резистентность по отношению к насекомым и фитопатогенным грибам (Полянина и др., 2019; Polyanina et al., 2019).

Трансмиссия короедами фитопатогенных нематод и грибов, последующее ослабление и гибель древесных растений подтверждаются уже ставшими классическими примерами. Так, перенос спор гриба-аскомицета *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier, вызывающего голландскую болезнь язвов (*Ulmus* L.), вязовыми заболонниками струйчатым (*Scolytus multistriatus* (Marshall, 1802)), ильмовым большим (*S. scolytus* (Fabricius, 1775)), заболонником-пигмеем (*S. pygmaeus* (Fabricius, 1787)) привел к массовой гибели язвов в Европе и, в частности, на территории Санкт-Петербурга и окрестностей. В Санкт-Петербурге язвы погибли почти полностью (Калько, 2008; Et-Touil et al., 2011; Jüriso et al., 2021; Селиховкин, 2023). При этом в патогенезе участвует и нематода *Bursaphelenchus ulmophilus* (Ryss et al., 2015, 2021; Ryss, Polyanina, 2017, 2022).

Широко известным примером взаимодействия насекомых, нематод и грибов стали трансмиссивные и трофические связи жуков-усачей (*Monochamus* spp.), сосновой стволовой нематоды (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer 1934) Nickle 1981) и фитопатогенных грибов *Ceratocystis* spp. (*Ophiostoma piceae* (Münch) Syd. & P. Syd., *O. minus* (Hedg.) Syd. & P. Syd.), а также распространение и развитие вилта сосны (*Pinus* L.) (Hao et al., 2022; Ye et al., 2023; Togashi et al., 2024). Инвазивный и высокоагрессивный аскомицет *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz et Hosoya вызывает инфекционный некроз ветвей (суховершинность) всех европейских видов ясеня (*Fraxinus* L.) на территории Евразии. В развитии суховершинности принимает участие нематода *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoidoidea), а ее пере-

нощиком выступает ясеневый лубоед (*Hylesinus crenatus* (Fabricius, 1787)) (Gu et al., 2017; Ryss, Polyanina, 2018; Ryss et al., 2019; Marcais et al., 2022; Звягинцев и др., 2023).

Пристальное внимание привлекает изучение ассоциаций короедов и патогенных организмов хвойных деревьев, имеющих большое хозяйственное значение в бореальных лесах. Короеду-типографу, короеду-стенографу, сосновым лубоедам (*Tomicus* spp.) и инвазионному уссурийскому полиграфу (*Polygraphus proximus* Blandford, 1894) и их взаимодействию с грибами и нематодами посвящено немало публикаций (Pain et al., 1997; Masuya et al., 1998; Kirisits, 2007; Lieutier et al., 2009, 2015; Bueno et al., 2010; Linnakoski et al., 2012; Krokene, 2015; Kandasamy et al., 2019; Леднев и др., 2019; Романенко и др., 2021; Romanenko et al., 2021; Баранчиков и др., 2024; Рысс и др., 2024). Тем не менее некоторые утверждения о роли ассоциированных с насекомыми патогенов выглядят весьма спорными. D. L. Six и M. J. Wingfield (2011) в обширном обзоре литературы, посвященном критике классической парадигмы, постулирующей роль ассоциированных с короедами фитопатогенных грибов как решающий фактор, приводящий к гибели дерева, показали сомнительную правомерность такой точки зрения. В частности, обсуждается отсутствие соответствия между ростом гриба в дереве-хозяине и успешности атаки короедов, несоответствие распространенности короедов и переносимых ими вирулентных грибов, возможность успешных атак короедов без участия вирулентных грибов и ряд других спорных моментов (Six, Wingfield, 2011).

Цель данной статьи – обсудить неясные моменты во взаимодействии насекомых, грибов, нематод и их растений-хозяев и обозначить возможные пути исследования.

МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Неоднозначность роли патогенов при трансмиссии короедами в ослаблении и гибели деревьев-хозяев. Наличие тесных связей короедов, грибов и нематод в ходе патогенеза растения-хозяина очевидно. Однако при анализе циклов развития короедов, грибов и нематоды возникает ряд вопросов. Всегда ли переносимые короедами грибы и нематоды ослабляют дерево, способствуя заселению дерева короедами?

Взаимодействия короедов, грибов и стволовых нематод весьма лабильны. Грибы и немато-

ды могут выступать как оппортунисты или как настоящие патогены, вместе или независимо активно участвовать в ослаблении дерева-хозяина или завершать атаку насекомых (Селиховкин, Рысс, 2024; Рысс и др., 2024; Селиховкин и др., 2025).

Переносчиками фитопатогенных грибов могут быть отнюдь не только короеды (Иващенко и др., 2021; Баранов и др., 2021). Анализ видового состава микромицетов на 28 видах насекомых (отряды Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera) показал, что все насекомые несли на себе грибы этой дендрофильной группы, а жуки-филлофаги *Anaspis thoracica* (Linnaeus, 1758) (Scraphiidae), *Cimberis attelaboides* (Fabricius, 1787) (Cimberididae), *Phrathora laticollis* (Suffrian, 1851) (Chrysomelidae) больше всего, в некоторых случаях – до 20 видов. При этом *Cimberis attelaboides* питается генеративными органами сосен (Ren et al., 2017) и, по-видимому, оказался на дубе (*Quercus* L.) случайно. Значительное количество микромицетов было и на гусеницах златогузки (*Euproctis chrysorrhoea* Linnaeus, 1758 (Erebidae)) – типичного вредителя листьев дуба (Баранов и др., 2021). Споры возбудителя язвенного рака сосны анаморфного аскомицета *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell наряду с короедами распространяют сосновые слоники (*Pissodes* spp.), сосновый семенной клоп (*Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910) (Hemiptera: Coreidae) и другие виды (Селиховкин и др., 2018; Selikhovkin et al., 2018; Fernández-Fernández et al., 2019). Фитопатогенный гриб *Diplodia pinea* (Desm.) J. Kickx f. распространяет сосновый семенной клоп (Mjøs et al., 2010).

Нет подтверждения, что именно переносимые насекомыми грибы становятся важным фактором ослабления и гибели растения-хозяина (Six, Wingfield, 2011). В частности, утверждение о том, что именно заболонники – единственный или основной фактор заражения язвов аскомицетом *Ophiostoma novo-ulmi*, нельзя считать верным. Усыхание язвов в Москве и Московской области, вызванное распространением голландской болезни и размножением заболонников, продолжается. При этом сейчас данный процесс происходит без участия заболонников (Колганихина, Синькевич, 2021). Заболонник струйчатый и з. ильмовый большой поселяются исключительно в усыхающих деревьях, и споры грибов, которые несут на себе жуки, не имеют существенного значения как фактор дальнейшего ослабления и гибели деревьев (Колганихина

и др., 2022). Однако показано, что заболонник Ярошевского (*Scolytus jaroschewskii* Schevyrew, 1893) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) заселяет здоровые растения лоха (*Elaeagnus* L.) и при этом несет на себе 94 вида грибов, преимущественно аскомицетов (Петров и др., 2022; Petrov et al., 2022).

Наибольшие сомнения вызывает следующее обстоятельство. Заселение деревьев заболонниками (*Scolytus* spp.), ясеневыми лубоедами (*Hylesinus* spp.) и особенно короедами хвойных – короедом-типографом, короедом-стенографом (*Ips sexdentatus* (Börner, 1776)), сосновыми лубоедами (*Tomicus* spp.), уссурийским полиграфом, т. е. формирование маточных и начало развития личиночных ходов, занимает несколько дней. Это весьма короткий период, продолжающийся обычно не более 2 нед. По-видимому, именно в это время жуки вносят в луб и поверхностные слои заболони споры грибов, находящихся на поверхности тела и в микангиях, а также нематод, находящихся под элитрами и в трахеях. Очевидно, что развитие грибов не сможет оказать существенного воздействия на состояние дерева, так как образование некрозов в процессе развития офиостомоидных грибов происходит довольно медленно. Размножение и распространение нематод также займет довольно продолжительный период, существенно больший, чем время, которое понадобится для развития личинок и перекрытия сосудов или ситовидных трубок флоэмы.

Существует две альтернативных возможности внесения патогенов короедами в дерево-хозяина до начала активного заселения короедами:

- в процессе дополнительного или возобновительного питания короедов после или до диапаузы, перед формированием сестринского поколения, а также дополнительное питание молодых жуков;

- в местах вселения жуков при неудачных попытках поселения.

Дополнительное питание. С. С. Ижевским с соавт. (2005) отмечено, что язвовые заболонники проходят дополнительное питание в кроне, повреждая молодые побеги, и в этот момент вносят в наносимые ими раны споры грибов. Распространению голландской болезни посвящено множество публикаций. Известно, что имаго язвовых заболонников (*Scolytus* spp.) несут на себе конидии и споры грибов *O. novo-ulmi*, вызывающих голландскую болезнь. При этом в патогенезе участвуют и нематоды. На заболоннике струйчатом и з. ильмовом большом всегда есть дауеры 2 видов нематод – *Bursaphelenchus*

ulmophilus Ryss, Polyanina, Popovichev & Subbotin 2015 (Nematoda: Aphelenchoididae) и *Rhabditoilaimus ulmi* (Goodey, 1930) Susoy and Herrmann, 2012 (Nematoda: Diplogastridae), сопутствующих развитию вилта (Basset et al., 1992; Et-Touil et al., 2011; Ploetz et al., 2013; Ryss et al., 2015, 2021; Santini, Faccoli, 2015; Bark beetles..., 2015; Menkis et al., 2016; Ryss, Polyanina, 2017; Davydenko, 2021; Ryss, Polyanina, 2022; и др.). Однако экспериментального подтверждения тезиса о внесении возбудителя голландской болезни и нематод именно в процессе дополнительного питания, т. е. лабораторного исследования на предмет наличия возбудителей голландской болезни в местах дополнительного питания заболонников и на самих, проходивших дополнительное питание заболонниках, нам не удалось обнаружить.

Большой сосновый лубоед (*Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758)) и малый (*T. minor* (Hartig, 1834)), также как и вязовые заболонники (*Scolytus* spp.), проходят дополнительное питание в кронах сосен, прокладывая ходы внутри молодых побегов (Римский-Корсаков и др., 1949; Bark beetles..., 2015). Хорошо известно, что жуки сосновых лубоедов переносят большой спектр грибов и в том числе высоковирулентных *Leptographium wingfieldii* M. Morelet и *Ophiostoma minus* (Зарудная, Селиховкин, 1988; Solheim et al., 2001; Lieutier et al., 2004; Ижевский и др., 2005; Jankowiak, 2006; Bark beetles..., 2015), а также нематод (Рысс, Селиховкин, 2024), которых находят в семейных ходах короедов. Однако нам не удалось обнаружить публикаций, в которых бы рассматривалось заражение деревьев сосновыми лубоедами во время дополнительного питания.

Наиболее хозяйственно значимые из трибы Iprini короед-типограф, короед-стенограф, вершинный короед проходят дополнительное питание под корой, чаще всего в лубе, ранее заселенных ими деревьев или в коре ослабленных и ветровальных деревьев (Римский-Корсаков и др., 1949; Маслов, 2010; Bark beetles..., 2015). В этом случае вряд ли имеет смысл говорить о роли энтомохорной трансмиссии грибов в ослаблении дерева-хозяина. Однако во время массовых размножений короеда-типографа в древостое может сохраниться некоторое число здоровых и незаселенных деревьев. Вылетевшие жуки атакуют такие деревья для прохождения дополнительного питания. Мы это явление наблюдали во время вспышки размножения короеда-типографа в Ленинградской области в

2021–2023 гг. (Селиховкин и др., 2023в). Ствол дерева полностью отработан исключительно ходами короедов, проходящих дополнительное питание, но признаков интенсивного развития грибов в ходах не наблюдалось даже в старых ходах (рис. 1).

Попытки поселения. Этот путь внесения патогенов, способных ослабить дерево-хозяина и подготовить успешную атаку, в некоторых случаях, по-видимому, возможен. Гриб гроссмании Аошимы (*Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka) – преобладающий и весьма агрессивный спутник уссурийского полиграфа (Пашенова и др., 2017; Pashenova et al., 2017; Баранчиков и др., 2024). Гроссмания развивалась не только в семейных ходах уссурийского полиграфа, но в местах попыток поселения, на деревьях, «проявивших активный защитный ответ».

Это позволяет предполагать, что развитие гриба может выступить дополнительным фактором ослабления дерева, несмотря на то, что первоначальные некрозы флоэмы были совсем небольшими – до 9 мм (Баранчиков и др., 2024).

Большой сосновый лубоед – еще один вид, для которого характерно появление многочисленных попыток поселения, ослабляющих дерево (рис. 2).

Такие деревья встречались нам постоянно на разных объектах в Карелии, Ленинградской области, Тверской области и в других районах исследования. Однако в неразвившихся маточных ходах (заселение происходит в мае) даже к середине июля не наблюдалось развитие грибов. Следует отметить, что лабораторный анализ микобиоты из этих ходов нами не проводился и, возможно, что в местах попыток поселения офиостомоидные грибы присутствуют.

Кроме рассмотренных путей взаимодействия короедов и патогенов для обеспечения успешности атаки короедов существует и еще одна возможность, а именно синтез аттрактантов офиостомоидными грибами, переносимыми короедами (Zhao et al., 2019; Jirošová et al., 2022). Присутствие аттрактивного эффекта гроссмании Аошимы по отношению к уссурийскому полиграфу подтверждено в эксперименте (Пашенова и др., 2013).

Если привлекательность дерева-хозяина при этом резко увеличивается, то за счет массовости атака короедов будет более успешной. Не исключено, что именно этот аспект может оказаться решающим, например при взаимодействии гроссмании Аошимы и уссурийского полиграфа.



Рис. 1. Ходы дополнительного питания короеда-типографа на елях в очаге массового размножения (Рощинское лесничество, Ленинградская область, июль 2023 г.).



Рис. 2. Попытки поселения большого соснового лубоеда на соснах: неразвившийся и засмолённый маточный ход (а) и смоляные воронки (б) (Рощинское лесничество, Ленинградская область, июль 2023 г.).

В итоге можно отметить, что роль офиостомидных грибов и стволовых нематод, переносимых короедами как агентами превентивного ослабления дерева-хозяина, не исследована и не очевидна.

В отношении нематод ситуация изучена в еще меньшей степени. Показано, что нематоды присутствуют как в ходах, так и самих жуках, в частности в вязовых заболонниках, большом ясеневом лубоеде, короеде-типографе, большом

сосновом лубоеде и др. (Ryss et al., 2005, 2015, 2019; Полянина и др., 2019; Polyanina et al., 2019; Рысс и др., 2024). Патогенность некоторых трансмиссивных видов нематод и грибов исследована в фитотестах (Пашенова, Лихута, 2012; Пашенова и др., 2012, 2017; Астраханцева и др., 2014; Ryss et al., 2018; Pashenova et al., 2018; Полянина, 2023; Баранчиков и др., 2024). Однако остаётся неизвестным, вносят ли короеды нематод в процессе дополнительного питания? Могут ли нематоды, попавшие в засмоленные маточные ходы (попытки поселения), развиваться? Если в этих случаях процесс патогенеза возникает, то насколько быстро распространяются нематоды и оказывают ли они значимое влияние на состояние дерева-хозяина?

Для ответа на эти вопросы необходимо сочетание полевых и лабораторных исследований роли каждого агента инфекции – короедов, фитопатогенных грибов и нематод – в ослаблении дерева при разной последовательности заселения членами патогенной ассоциации.

Пути исследования проблемы и некоторые результаты. В процессе полевых исследований необходимо выяснить сопряженность циклов развития насекомых-дендрофагов (в данном случае – короедов), переносимых ими фитопатогенных грибов и нематод. Для этого необходимо регистрировать сезонные изменения в динамике численности состава патогенов в дереве и переносчике с целью составления модели-диаграммы патологического процесса. Экспериментальные исследования должны проверить сценарии взаимодействия патогенов в подсистемах переносчик – гриб, переносчик – нематода, нематода – гриб, а также опыты по инокуляции грибов и нематод в растение, минуя переносчика и посредством переносчика. Сопоставление этих данных даст возможность построить надежную региональную прогностическую модель сценария патогенеза как базы для разработки практических мер контроля заболеваний древесных растений.

Все известные нам работы по трансмиссии короедами грибов и нематод построены на исследовании того, что переносят жуки во время лета (отлов жуков феромонными ловушками – наиболее частый метод сбора, в этом случае на теле жуков находятся десятки случайных видов микромицетов). В некоторых случаях изучается микобиота жуков, извлеченных из семейных маточных ходов, и состав микромицетов самих ходов (Pain et al., 1997; Klepzig, Six, 2004; Harrington, 2005; Kirisits, 2007; Lieutier et al., 2009; Krokene, 2015; Леднев и др., 2019; Баран-

чиков и др., 2024). В любом случае изучаются основная фаза развития – заселение родительского поколения (феромонные ловушки или сбор из-под коры и со ствола) и развитие молодого поколения (сбор из-под коры).

В 2023 г. нами начата серия исследований по изучению трансмиссии короедами грибов и нематод на разных стадиях жизненного цикла 2 видов, наиболее распространенных в таежных лесах Северо-Запада России – короеде-типографе (ель – *Picea A. Dietr.*) и большом сосновом лубоеде (сосна) – значимых вредителях сосны, формирующих очаги массового размножения. Хорошо известно, что оба вида ассоциированы с офиостомовыми грибами – возбудителями синевы древесины (Masuya, 1998; Lieutier et al., 2015). Эти трансмиссивные грибы, по мнению некоторых авторов, участвуют в ослаблении дерева-хозяина и способствуют успеху размножения короедов (Kirisits, 2007).

Сосновые лубоеды проходят дополнительное питание в кроне внутри молодых побегов (Римский-Корсаков и др., 1949; Bark beetles..., 2015), что позволяет предположить возможность заражения сосен грибами и нематодами во время дополнительного питания.

Для анализа взаимодействия большого соснового лубоеда с грибами и нематодами в 2023 и 2024 гг. мы собрали жуков из ключевых частей цикла развития: родительское поколение из-под коры во время заселения; куколки, личинки и молодые жуки из семейных ходов и молодые жуки из побегов во время дополнительного питания в конце вегетационного сезона. В начале вегетационного сезона собрать жуков из обломанных и упавших побегов сосны (дополнительное питание после выхода из диапаузы) не удалось, так как жуки быстро покидали побеги. Сборы проводились стерильным пинцетом в стерилизованные пробирки, чтобы избежать случайного попадания посторонних видов грибов.

В 2023 г. получен довольно неожиданный результат. В жуках родительского поколения большого соснового лубоеда, собранных из ходов, было выделено 3 вида офиостомоидных грибов, но в жуках и личинках молодого поколения, находящихся в ходах, офиостомовые грибы не обнаружены. В молодых жуках, проходивших дополнительное питание в побегах перед уходом в диапаузу, выявлен только один вид – *Ophiostoma* sp. Выделенные виды находятся в коллекции культур на кафедре защиты леса, древесиноведения и охотоведения Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета (Мартирова, Антонь, 2024). Полу-

ченный результат вызывает сомнения в том, что заражение кроны сосны трансмиссивными офиостомовыми грибами во время дополнительного питания имеет существенное значение. В исследовании 2023 г. использован небольшой объем материала (от 3 до 10 экз. в каждом из трех вариантов), а в 2024 г. собрано значительное число особей большого соснового лубоеда (от 10 до 20 экз. в варианте, семь вариантов), что позволяет рассчитывать на получение репрезентативных данных.

В 2024 г. начато исследование видового состава трансмиссивных нематод на разных стадиях жизненных циклов большого соснового лубоеда и короеда-типографа. Меридиональная транссекта сбора жуков, личинок, куколок и ходов короеда-типографа включала шесть точек от юга Ленинградской области до Северной Карелии (59.422580, 30.7006843; 60.178700, 29.787560; 60.222224, 29.792512; 62.927110, 33.789700; 64.838322, 32.047428; 64.992533, 33.888100). Фауна даур-личинок была одинаковой для всей транссекты. Следует отметить, что заражены были в основном жуки родительского поколения, отловленные феромонными ловушками, а в жуках молодого поколения личинок почти не было (Рысс и др., 2024).

В 2025–2026 гг. планируется продолжение исследований в этом направлении. После анализа результатов 2023–2024 гг. план исследований будет уточнен. По-видимому, добавится еще одно направление – анализ микобиоты в местах попыток поселения большого соснового лубоеда и короеда-типографа как один из возможных путей попадания трансмиссивных патогенов в дерево до успешного заселения короедов.

Авторы выражают благодарность Ю. Н. Баранчикову и Н. В. Пашеновой за полезные советы и конструктивное обсуждение материала в процессе редактирования статьи.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 24-16-00092 «Взаимосвязи насекомых-вредителей и патогенных организмов и ответные реакции древесных растений Северо-Запада Европейской части России: мониторинг и методы контроля плотности популяций вредителей и патогенов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астраханцева Н. В., Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka – ассоциантом уссу-

рийского полиграфа // Изв. СПбЛТА. 2014. № 207. С. 142–153.

Баранов О. Ю., Иващенко Л. О., Пантелеев С. В., Колганихина Г. Б. Сравнительная оценка структуры микобиомов фитофагов дуба черешчатого на основе данных фрагментного анализа локуса ITS1 // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. тр. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2021. Вып. 81. С. 126–134.

Баранчиков Ю. Н., Пономарев В. И., Пашенова Н. В., Ефременко А. А., Голиков Д. Ю., Клобуков Г. И., Крауцкий Б. В., Кириченко Н. И. Первые находки инвазийного тандема короед – фитопатогенный гриб в Среднеуральском мегаполисе // Сиб. лесн. журн. 2024. № 1. С. 107–115.

Иващенко Л. О., Пантелеев С. В., Баранов О. Ю., Колганихина Г. Б., Романенко М. О., Ярмолович В. А. Молекулярно-генетическая идентификация доминирующих видов в микобиомах насекомых-фитофагов лиственных пород // Лесное хозяйство: Материалы 85-й научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов (с междунар. участ.), Минск, 1–13 февр. 2021 г. Минск: БГТУ, 2021. С. 125–127.

Ижевский С. С., Никитский Н. Б., Волков О. Г., Долгин М. М. Иллюстрированный справочник жуков-ксилофагов – вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула: Гриф и К, 2005. 220 с.

Зарудная Г. И., Селиховкин А. В. Синева и лубоеды – взаимосвязанные факторы ослабления сосняков, подверженных воздействию загрязнения. Л.: ЛЛТА им. С. М. Кирова, 1988. 6 с. (деп. в ВИНТИ 25.10.88. № 7658-B88).

Звягинцев В. Б., Демидко Д. А., Пантелеев С. В., Пашенова Н. В., Серая Л. Г., Ярук А. В., Баранчиков Ю. Н. Распространение инвазивного возбудителя некроза ветвей ясеня аскомицета *Hymenoscyphus fraxineus* в Европейской части России // Изв. СПбЛТА. 2023. Вып. 244. С. 88–115.

Калько Г. В. Голландская болезнь вязов в Санкт-Петербурге // Микол. и фитопатол. 2008. Т. 42. № 6. С. 564–571.

Колганихина Г. Б., Пантелеев С. В., Петров А. В. Разнообразие микобиомов и трансмиссивная роль ильмовых заболонников в экосистемах Теллермановского леса // Научные основы устойчивого управления лесами. Материалы конференции с международным участием, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН. М., 2022. С. 58–60.

Колганихина Г. Б., Синькевич В. В. К изучению проблемы усыхания вязов в Москве и Подмосковье // Тр. СПбНИИЛХ. 2021. № 3. С. 67–85.

Кулинич О. А., Тюльдюков П. В., Козырева Н. И. Фитопаразитические нематоды, имеющие карантинное значение для России и других стран мира // Защита растений. 2003. С. 24–28.

Леднев М. В., Левченко И. А., Казарцев Г. Р. Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips typographus*), в Ленинградской области // Микол. и фитопатол. 2019. Т. 53. № 2. С. 80–89.

Маслов А. Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов. М.: ВНИИЛМ, 2010. 138 с.

Мартирова М. Б., Антонь В. В. Ассоциации офиостомовых грибов с лубоедами *Tomicus piniperda* и *T. minor* на территории Ленинградской области // Научное

- творчество молодежи – лесному комплексу России: Материалы XX Всероссийской (нац.) научно-технической конференции студентов и аспирантов. Екатеринбург: УГЛТУ, 2024. С. 228–231.
- Пашенова Н. В., Лихута Я. И. Взаимоотношения грибов, распространяемых вредителями пихты сибирской, при лабораторном культивировании // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Материалы Всероссийской конференции с международным участием, Красноярск, 25–27 сент., 2012 г. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2012. С. 75–81.
- Пашенова Н. В., Петько В. М., Керчев И. А., Бабичев Н. С. Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Изв. СПбЛТА. 2012. № 200. С. 114–120.
- Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Атрактивность фитопатогенного гриба *Grosmannia aoshimae* для жуков его инвазийного переносчика – уссурийского полиграфа // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. IX Международный научный конгресс: Международная научная конференция «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью»: сб. мат-лов. В 4 т. Новосибирск: СГТА, 2013. Т. 4. С. 102–106.
- Пашенова Н. В., Кононов А. В., Устьянцев К. В., Блинов А. Г., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Рос. журн. биол. инваз. 2017. № 4. С. 80–95.
- Петров А. В., Колганыхина Г. Б., Пантелеев С. В., Виноградова С. В. Особенности развития и разнообразие микробиомов заболонника *Scolytus jaroschewskii* Schevyrew, 1893 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) на лохе *Elaeagnus angustifolia* L. в Дагестане // Энтомол. обзор. 2022. Т. 101. № 4. С. 691–704.
- Полянина К. С. Ксилобионтные нематоды лиственных древесных растений: фауна, жизненные циклы и паразито-хозяйственные отношения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 1.5.17. СПб: Зоол. ин-т РАН, 2023. 25 с.
- Полянина К. С., Мандельштам М. Ю., Рысс А. Ю. Краткий обзор ассоциаций ксилобионтных нематод с жуками-короедами (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Энтомол. обзор. 2019. Т. 98. № 3. С. 481–499.
- Римский-Корсаков М. Н., Гусев В. И., Полубояринов И. И., Шиперович В. Я., Яценковский А. В. Лесная энтомология. 3-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. 597 с.
- Романенко М. О., Уэву Дж. А., Иващенко Л. О. Микобиота короедов рода *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Iprini) и ее хозяйственное значение // Энтомол. обзор. 2021. Т. 100. № 4. С. 797–813.
- Рысс А. Ю., Мандельштам М. Ю., Полянина К. С., Селиховкин А. В. Энтомохорные нематоды как потенциальные агенты биоконтроля короедов хвойных лесов: мониторинг трансмиссивных личинок нематод, переносимых *Ips typographus* на Северо-Западе Европейской части России // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XIII чтения памяти О. А. Катаева: Материалы Всероссийской конференции, Санкт-Петербург, 28.10–01.11.2024 г. / под ред. А. В. Селиховкина, Ю. Н. Баранчикова, В. И. Пономарёва. СПб.: СПбГЛТУ, 2024. С. 98–99.
- Рысс А. Ю., Селиховкин А. В. Первая находка *Bursaphelenchus hofmanni* в России // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. XIII чтения памяти О. А. Катаева: Материалы Всероссийской конференции, Санкт-Петербург, 28.10–01.11.2024 г. / под ред. А. В. Селиховкина, Ю. Н. Баранчикова, В. И. Пономарёва. СПб.: СПбГЛТУ, 2024. С. 100–101.
- Селиховкин А. В. Вредители и патогены древесных растений в насаждениях Санкт-Петербурга: динамика и прогноз // Изв. СПбЛТА. 2023. № 243. С. 162–176.
- Селиховкин А. В., Марковская С., Васайтис Р., Мартынов А. Н., Мусолин Д. Л. Фитопатогенный гриб *Fusarium circinatum* и возможности его распространения насекомыми в России // Рос. журн. биол. инваз. 2018. Т. 11. № 2. С. 53–63.
- Селиховкин А. В., Нехаева М. Ю., Мельничук И. А. Экономические и социальные последствия инвазий вредителей и патогенов древесных растений в Санкт-Петербурге // Рос. журн. биол. инваз. 2023а. № 2. С. 163–171.
- Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Мандельштам М. Ю., Алексеев А. С. Роль стволовых вредителей в изменении состояния хвойных лесов на Северо-Западе Европейской части России // Лесоведение. 2023б. № 3. С. 304–321.
- Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Осечкина Т. А., Мамеев Н. А., Мартирова М. Б. Динамика состояния популяции короеда-типографа в Ленинградской области в очаге массового размножения // Изв. СПбЛТА. 2023в. № 244. С. 184–199.
- Селиховкин А. В., Рысс А. Ю. Ассоциации дендрофильных насекомых, нематод и грибов древесных растений: постановка задачи // Лесные экосистемы бореальной зоны: биосферная роль, биоразнообразие, экологические риски: Материалы международной конференции, Красноярск, 16–20 сент. 2024 г. / Отв. ред. А. В. Пименов. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2024. С. 346–348.
- Селиховкин А. В., Шабунин Д. А., Антонь В. В., Мартирова М. Б., Мандельштам М. Ю. Ассоциации дендрофильных насекомых и грибов – фатальный фактор городских и пригородных насаждений? // Изучение и сохранение природной и антропогенной микобиоты: Материалы международной конференции, Красноярск Свердлов. обл., 25–31.08.2024 г. Екатеринбург: Ин-т экол. раст. и животн. УрО РАН, 2025.
- Basset Y., Favaro A., Springate N. D., Battisti A. Observations on the relative effectiveness of *Scolytus multistriatus* (Marsham) and *Scolytus pygmaeus* (Fabricius) (Coleoptera: Scolytidae) as vectors of the Dutch elm disease // Mitteilungen der Schweizerischen Entomol. Gesellschaft. 1992. V. 65. P. 61–67 (in German with English abstract).
- Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam: Elsevier, 2015. P. 177–207.
- Bergerot B., Julliard R., Baguette M. Metacommunity dynamics: decline of functional relationship along a habitat fragmentation gradient // PLoS One. 2010. V. 5. Iss. 6. Article number 11294. 6 p.
- Bleiker K. P., Six D. L. Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: Potential implications of multiple

- associates on host population dynamics // Environ. Entomol. 2007. V. 36. Iss. 6. P. 1384–1396.
- Bueno A., Diez J. J., Mercedes M. F. Ophiostomatoid fungi transported by *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) in *Pinus pinaster* in NW Spain // Silva Fenn. 2010. V. 44. N. 3. P. 387–397.
- Davydenko K. Occurrence and pathogenicity of tree pathogenic fungi vectored by bark beetles. Doctoral Thesis No. 2021: 25. Uppsala: Fac. For. Sci., 2021. 70 p.
- Dukes J. S., Pontius J., Orwig D., Garnas J. R., Rodgers V. L., Brazee N., Cooke B., Theoharides K. A., Stange E. E., Harrington R., Ehrenfeld J., Gurevitch J., Manuel L., Stinson K., Wick R., Ayres M. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict? // Can. J. For. Res. 2009. V. 39. N. 2. P. 231–248.
- Et-Touil A., Rioux D., Mathieu F., Bernier L. External symptoms and histopathological changes following inoculation of elms putatively resistant to Dutch elm disease with genetically close strains of *Ophiostoma* // Can. J. Bot. 2011. V. 83. N. 6. P. 656–667.
- Ferraz L. C. C. B., Brown D. J. F. An introduction to nematodes: Plant nematology. Sofia: Pensoft Publ., 2002. 221 p.
- Fernández-Fernández M., Naves P., Witzell J., Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Paraschiv M., Chira D., Martínez-Alvarez P., Martín-García J., Muñoz-Adalia E. J., Altunisik A., Massimino Cocuzza G. E., Di Silvestro S., Cristina Zamora C., Diez J. J. Pine pitch canker and insects: relationships and implications for disease spread in Europe // Forests. 2019. V. 10. Iss. 8. Article number 627. 23 p.
- Futai K. Pine wilt disease and the decline of pine forests. A global issue. Walker, Newcastle, UK: Cambridge Scholars Publ., 2021. 201 p.
- Gomez D. F., Riggins J. J., Cognato A. I. Bark beetles // Forest Entomology and Pathology. V. 1: Entomol / J. D. Allison, T. D. Paine, B. Slippers, M. J. Wingfield (Eds.). Springer Nature Switzerland AG, 2023. P. 299–337.
- Gu J., Tomalak M., He J., Fang Y. *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Tylenchina: Aphelenchoididae), a nematode associated with the Greater ash bark beetle, *Hylesinus crenatus* Fabricius, in dying ash, *Fraxinus excelsior* L., in Europe // Nematology. 2017. V. 19. Iss. 4. P. 413–426.
- Grucmanova S., Holusa J. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe // Acta Zool. Bulgar. 2013. V. 65. N. 4. P. 547–556.
- Hammerbacher A., Schmidt A., Wadke N., Wright L. P., Schneider B., Bohlmann J., Brand W. A., Fenning T. M., Gershenzon J., Paetz C. A. Common fungal associate of the spruce bark beetle metabolizes the stilbene defenses of Norway spruce // Plant Physiol. 2013. V. 162. Iss. 3. P. 1324–1336.
- Haubrock P. J., Turbelin A. J., Cuthbert R. N., Novoa A., Taylor N. G., Angulo E., Ballesteros-Mejia L., Bodey T. W., Capinha C., Diagne C., Essl F., Golivets M., Kirichenko N., Kourantidou M., Leroy B., Renault D., Verbruggen L., Courchamp F. Economic costs of invasive alien species across Europe // NeoBiota. 2021. V. 67. P. 153–190.
- Hao X., Liu X., Chen J., Wang B., Li Y., Ye Y., Ma W., Ma L. Effects on community composition and function *Pinus massoniana* infected by *Bursaphelenchus xylophilus* // BMC Microbiol. 2022. V. 22. Iss. 1. Article number 157. 10 p.
- Harrington T. C. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners // Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution / F. E. Vega and M. Blackwell (Eds.). N. Y.: Oxford Univ. Press, 2005. P. 257–291.
- Hofstetter R. W., Dinkins-Bookwalter J., Davis T. S., Klepzig D. Symbiotic association of bark beetles // Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 2015. P. 209–238.
- Jankowiak R. Fungi associated with *Tomicus piniperda* in Poland and assessment of their virulence using Scots pine seedlings // Ann. For. Sci. 2006. V. 63. N. 7. P. 801–808.
- Jirošová A., Modlinger R., Hradecký J., Ramakrishnan R., Beránková K., Kandasamy D. Ophiostomatoid fungi synergize attraction of the Eurasian spruce bark beetle, *Ips typographus* to its aggregation pheromone in field traps // Front. Microbiol. 2022. V. 13. Article number 980251.
- Jürisoo L., Selikhovkin A. V., Padari A., Shevchenko S. V., Shcherbakova L. N., Popovichev B. G., Drenkhan R. The extensive damages of elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in north-western Russia // Urban Forestry & Urban Greening. 2021. V. 63 (9128). Article number 127214.
- Kandasamy D., Gershenzon J., Andersson M. N., Hammerbacher A. Volatile organic compounds influence the interaction of the Eurasian spruce bark beetle (*Ips typographus*) with its fungal symbionts // The ISME J. 2019. V. 13. Iss. 7. P. 1788–1800.
- Kanzaki N., Ekino T., Ide T., Masuya H., Degawa Y. Three new species of parasitaphelenchids, *Parasitaphelenchus frontalis* n. sp., *P. costati* n. sp. and *Bursaphelenchus hirsutae* n. sp. (Nematoda: Aphelenchoididae), isolated from bark beetles from Japan // Nematology. 2018. V. 20. N. 10. P. 957–1005.
- Kirichenko N., Haubrock P. J., Cuthbert R. N., Akulov E., Karimova E., Shneyder Y., Liu C., Angulo E., Diagne C., Courchamp F. Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia // NeoBiota. 2021. V. 67. P. 103–130.
- Kirisits T. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi // Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis / F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J. C. Grégoire, and H. F. Evans (Eds.). Dordrecht: Springer, 2007. P. 181–236.
- Klepzig K. D., Moserl J. C., Lombardero F. J., Hofstetter R. W., Ayres M. P. Symbiosis and competition: complex interactions among beetles, fungi and mites // Symbiosis. 2001. V. 30. Iss. 2. P. 83–96.
- Klepzig K. D., Six D. L. Bark beetle-fungal symbiosis: context dependency in complex associations // Symbiosis. 2004. V. 37. Iss. 1. P. 189–205.
- Krokene P. Conifer defense and resistance to bark beetles In: Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam: Elsevier, 2015. P. 177–207.
- Lieutier F., Yart A., Ye H., Sauvard D., Gallois V. Variations in growth and virulence of *Leptographium wingfieldii* Morelet, a fungus associated with the bark beetle *Tomicus piniperda* L. // Ann. For. Sci. 2004. V. 61. N. 1. P. 45–53.
- Lieutier F., Yart A., Salle A. Stimulation of defenses by ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers // Ann. For. Sci. 2009. V. 66. Iss. 8. P. 801–822.

- Lieutier F., Långström B., Faccoli M. The Genus *Tomicus* // Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega and R. W. Hofstetter (Eds.). Amsterdam: Elsevier, 2015. P. 371–426.
- Linnakoski R., Wilhelm de Beer Z., Niemelä P., Wingfield M. J. Associations of conifer-infesting bark beetles and fungi in Fennoscandia // Insects. 2012. V. 3. Iss. 1. P. 200–227.
- Linnakoski R., Kasanen R., Dounavi A., Forbes K. M. Editorial: Forest health under climate change: effects on tree resilience, and pest and pathogen dynamics // Front. Plant Sci. 2019. V. 10. Article number 1157.
- Liu F., Su H., Ding T., Huang J., Liu T., Ding N., Fang G. Refined assessment of economic loss from pine wilt disease at the subcompartment scale // Forests. 2023. V. 14. Iss. 1. Article number 139. 15 p.
- Marçais B., Kosawang C., Laubray S., Kjaer E., Kirisits T. Ash dieback. Chapter 13 // Forest microbiology. V. 2: Forest tree health / F. O. Asiegbu, A. Kovalchuk (Eds.). Elsevier, 2022. P. 215–237.
- Masuya H., Kaneko S., Yamaoka Y. Blue stain fungi associated with *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae) on Japanese red pine // J. For. Res. 1998. V. 3. Iss. 4. P. 213–219.
- Mayers C. G., Harrington T. C., Biedermann P. H. W. Mycangia define the diverse ambrosia beetle-fungus symbioses // The convergent evolution of agriculture in humans and insects / T. R. Schultz, R. Gawne, P. N. Peregrine (Eds.). Cambridge, MA: The MIT Press, 2022. P. 105–141.
- Menkis A., Ostbrant I. L., Davydenko K., Bakys R., Balalajkins M., Vasaitis R. *Scolytus multistriatus* associated with Dutch elm disease on the island of Gotland: phenology and communities of vectored fungi // Mycol. Progress. 2016. V. 15. Iss. 6. Article number 55. 8 p.
- Mjos A. T., Nielsen T. R., Ødegaard F. The western conifer seed bug (*Leptoglossus occidentalis* Heidemann, 1910) (Hemiptera, Coreidae) found in SW Norway // Norw. J. Entomol. 2010. V. 57. P. 20–22.
- Pain T. D., Raffa K. F., Harrington T. C. Interaction among Scolytid bark beetles, their associate fungi, and life host conifers // Ann. Rev. Entomol. 1997. V. 42. P. 179–206.
- Pashenova N. V., Kononov A. V., Ustyantsev K. V., Blinov A. G., Pertsovaya A. A., Baranchikov Yu. N. Ophiostomatoid fungi associated with the four-eyed fir bark beetle on the territory of Russia // (Rus. J. Biol. Invas.). 2018. V. 9. P. 63–74 (Original Rus. Text © N. V. Pashenova, A. V. Kononov, K. V. Ustyantsev, A. G. Blinov, A. A. Pertsovaya, Yu. N. Baranchikov, 2017, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2017. N. 4. P. 80–95).
- Petrov A. V., Kolganikhina G. B., Pantelev S. V., Vinogradova S. V. Developmental features and microbiome diversity in the bark beetle *Scolytus jaroschewskii* Schevyrew, 1893 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) feeding on the Russian olive *Elaeagnus angustifolia* in Dagestan // Entomol. Rev. 2022. V. 102. Iss. 7. P. 916–927 (Original Rus. Text © A. V. Petrov, G. B. Kolganikhina, S. V. Pantelev, S. V. Vinogradova, 2022, publ. in Entomol. obozr. 2022. V. 102. N. 4. P. 691–704).
- Ploetz R. C., Hulcr J., Wingfield M. J., De Beer Z. W. Destructive tree diseases associated with ambrosia and bark beetles: Black swan events in tree pathology? // Plant Disease. 2013. V. 97. Iss. 7. P. 856–872.
- Polyanina K. S., Mandelshtam M. Yu., Ryss A. Yu. Brief review of the associations of xylobiont nematodes with bark beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) // Entomol. Rev. 2019. V. 99. N. 5. P. 598–614 (Original Rus. Text © K. S. Polyanina, M. Yu. Mandelshtam, A. Yu. Ryss, 2019, publ. in Entomol. obozr. 2019. V. 98. N. 3. P. 481–499).
- Ren L., Zarazaga M. A., Zhenzhen Song Z., Zhang R. *Cimberis attelaboides* (Fabricius) (Coleoptera: Curculionoidea), the first record of Nemomychidae from China // The Coleopterists Bull. 2017. V. 71. Iss. 3. P. 589–594.
- Romanenko M. O., Ugwu J. A., Ivashchenko L. O. (Mycobiota of bark beetles of the genus *Ips* De Geer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) and its economic impact) // Entomol. Rev. 2021. V. 101. N. 8. P. 1113–1125 (Original Rus. Text © M. O. Romanenko, J. A. Ugwu, L. O. Ivashchenko, 2021, publ. in Entomol. obozr. 2021. V. 98. N. 3. P. 481–499).
- Ruehle J. L. Nematodes of forest trees In: Economic nematology / J. M. Webster (Ed.). N. Y., USA: Acad. Press, 1972. P. 312–334.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S. Diagnostics of the stages of post-embryonic development in *Bursaphelenchus ulmophilus* (Nematoda: Aphelenchoididae) // Parasitologiya. 2017. V. 51. N. 6. P. 466–480.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S. Characterization of Juvenile Stages of *Bursaphelenchus crenati* Ruhm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoididae) // J. Nematol. 2018. V. 50. Iss. 4. P. 459–472.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S. Life cycle and population dynamics of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Rhabditidae: Diplogastridae) in vitro // Rus. J. Nematol. 2022. V. 30. Iss. 1. P. 21–30.
- Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species // Nematology. 2005. V. 7. Iss. 3. P. 393–458.
- Ryss A., Polyanina K. S., Popovichev B. G., Subbotin S. A. Description of *Bursaphelenchus ulmophilus* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of *Ulmus glabra* Huds. in the Russian Northwest // Nematology. 2015. V. 17. Iss. 6. P. 685–703.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S., Popovichev B. G., Krivets S. A., Kerchev I. A. Plant host range specificity of *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, 1979 tested in the laboratory experiments // Parazitologiya. 2018. V. 52. N. 1. P. 32–40.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S., Petrov A. V., Sazonov A. A., Mandelshtam M. Y., Subbotin S. A. Report of *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Parasitaphelenchinae) from Belarus and Russia with a diagnostic key and phylogeny of the Sexdentati group // Forest Pathol. 2019. V. 49. Iss. 4. Article number e12534.
- Ryss A. Y., Polyanina K. S., Álvarez-Ortega S., Subbotin S. A. Morphology, development stages and phylogeny of the *Rhabditolaimus ulmi* (Nematoda: Diplogastridae), a phoront of the bark beetle *Scolytus multistriatus* from the elm *Ulmus glabra* Huds. in Northwest Russia // J. Nematology. 2021. V. 53. Article number 025.
- Santini A., Faccoli M. Dutch elm disease and elm bark beetles: a century of association // iFor-Biogeosci. & Forestry. 2015. V. 8. Iss. 2. P. 126–134.
- Selikhovkin A. V., Markovskaya S., Vasaitis R., Martynov A. N., Musolin D. L. Phytopathogenic fungus *Fusarium circinatum* and potential for its transmission in Russia by insects // Rus. J. Biol. Invas. 2018. V. 9. N. 3. P. 245–252.

- (Original Rus. Text © A. V. Selikhovkin, S. Markowskaya, R. Vasaytis, A. N. Martynov, D. L. Musolin, 2018, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2018. V. 11. N. 2. P. 53–63).
- Selikhovkin A. V., Nekhaeva M. Yu., Melnichuk I. A. Economic and social consequences of invasions of tree pests and pathogens in St. Petersburg // Rus. J. Biol. Invaz. 2023. V. 14. N. 2. P. 398–404 (Original Rus. Text © A. V. Selikhovkin, M. Yu. Nekhaeva, I. A. Melnichuk, 2023, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2023. N. 2. P. 163–171).
- Six D. L., Wingfield M. J. The role of phytopathogenicity in bark beetle–fungus symbioses: A challenge to the classic paradigm // Annu. Rev. Entomol. 2011. V. 56. Iss. 1. P. 255–272.
- Solheim H., Krokene P., Langstrom B. Effects of growth and virulence of associated blue-stain fungi on host colonization behaviour of the pine shoot beetles *Tomicus minor* and *T. piniperda* // Plant Pathol. 2001. V. 50. Iss. 1. P. 111–116.
- Togashi K., Kasuga H., Kasuga S., Matsunaga K., Jikumaru S. Pathogenicity and boarding ability of hybrid-derived populations between *Bursaphelenchus xylophilus* and *B. mucronatus* (Nematoda: Aphelenchoididae) // Nematology. 2024. V. 26. Iss. 1. P. 1–13.
- Wadke N., Kandasamy D., Vogel H., Lah L., Wingfield B., Paetz C., Wright L., Gershenzon J., Hammerbacher A. The bark-beetle-associated fungus, *Endoconidiophora polonica*, utilizes the phenolic defense compounds of its host as a carbon source // Plant Physiol. 2016. V. 171. Iss. 2. P. 914–931.
- Zhao T., Ganji S., Schiebe C., Bohman B., Weinstein P., Krokene P., Borg-Karlson A.-K., Unelius C. R. Convergent evolution of semiochemicals across kingdoms: bark beetles and their fungal symbionts // The ISME J. 2019. V. 13. Iss. 6. P. 1535–1545.
- Ye J. R., Wu X. Q., Sun H. Pine wilt disease // Forest Microbiology. Pittsburgh, PA, USA: Acad. Press, 2023. P. 169–181.

RELATIONSHIP OF DENDROBIONTIC INSECTS, FUNGI AND NEMATODES AND THEIR ROLE IN THE WEAKENING AND DEATH OF HOST PLANTS

A. V. Selikhovkin¹, A. Yu. Ryss², D. A. Shabunin^{1,3}, V. V. Anton'¹,
M. B. Martirova¹, M. Yu. Mandelshtam¹

¹ Saint Petersburg State Forest Engineering University
Institutsky pereulok, 5, Saint Petersburg, 194021 Russian Federation

² Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Universitetskaya Naberezhnaya, 1, Saint Petersburg, 199034 Russian Federation

³ Saint Petersburg Research Institute of Forestry
Institutsky Prospekt, 21, Saint Petersburg, 194021 Russian Federation

E-mail: a.selikhovkin@mail.ru, Alexander.Ryss@zin.ru, ds1512@mail.ru, vika.may17@mail.ru, masha2340350@yandex.ru, amitus@mail.ru

The interactions in the association of bark beetles, fungi, nematodes with the host tree is a multi-level system of transmission and trophic links that ensure the labile nature of disease scenarios leading to tree death. Transmission of phytopathogenic fungi and stem nematodes by bark beetles often acts as a key factor in the weakening and death of woody plants in forest and park plantations. Nevertheless, the nature of the interaction of various organisms in this four-component complex is species-specific and the role of transmission pathogens in the weakening and death of the host tree is far from always clear. To test this thesis, in our opinion, it is necessary to ensure a combination of field and experimental studies of the role of each infection agent – bark beetles, phytopathogenic fungi, and nematodes in weakening the tree with different sequences of colonization by members of the pathogenic association. Field studies should record seasonal changes in the dynamics of the number of pathogens in the tree and the vector in order to compile a model-diagram of infection. Experimental studies should test the scenarios of pathogen interaction in the vector-fungus, vector-nematode, nematode-fungus subsystems, as well as experiments on inoculation of fungi and nematodes into a plant, bypassing the vector and through the vector. Comparison of these data will make it possible to build a reliable regional predictive model of the infection scenario as a basis for developing practical measures to control diseases of woody plants. In 2023 and 2024, we began a series of studies to study the transmission of fungi and nematodes by bark beetles at different stages of the life cycle of two species of bark beetles, the most common in the taiga forests of the northwest of the European part of Russia – the European spruce bark beetle (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) (spruce (*Picea* A. Dietr.)) and the Common pine shoot beetle (*Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758)) (pine (*Pinus* L.)). The results obtained show the high lability of the relationships between phytopathogens and bark beetles and the ambiguity of the role of bark beetles in the transmission of phytopathogenic fungi.

Keywords: bark beetles, phytopathogenic fungi, stem nematodes, associations, woody plants, infection routes.

How to cite: Selikhovkin A. V., Ryss A. Yu., Shabunin D. A., Anton' V. V., Martirova M. B., Mandelshtam M. Yu. Relationship of dendrobiontic insects, fungi and nematodes and their role in the weakening and death of host plants // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 3–15 (in Russian with English abstract and references).

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 581.48+582.475.2

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ С РАЗЛИЧНОЙ ОКРАСКОЙ ШИШЕК

А. С. Аверьянов, Т. С. Седельникова

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

E-mail: alexey.averyanov.92@mail.ru, tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 18.12.2024 г.

Представлены результаты трехлетнего изучения изменчивости морфологических признаков вегетативных органов (числа хвоинок в пучке и длины хвои) у внутривидовых форм лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), дифференцированных по окраске молодых женских шишек на красношишечную (f. *rubriflora* Szaf.), зеленошишечную (f. *viridiflora* Szaf.) и розовошишечную (f. *rosea* Szaf.) в ценопопуляции лиственницы сибирской искусственного происхождения, созданной в экологически благополучной урбанизированной части г. Красноярска – микрорайоне Академгородок. Установлено, что изменчивость признаков хвои у внутривидовых форм лиственницы сибирской имеет погодичную и формовую специфику. Число хвоинок в пучке и длина хвои варьируют по годам от среднего до повышенного уровня: красношишечная форма деревьев отличается их наименьшими значениями, зеленошишечная – наибольшей длиной хвои, розовошишечная – наибольшим числом хвои в пучке. Выявленные морфологические особенности хвои можно рассматривать в качестве диагностических признаков внутривидовых форм лиственницы сибирской с разной окраской женских шишек, формирующих популяционную структуру вида в различных условиях произрастания.

Ключевые слова: *Larix sibirica* Ledeb., изменчивость, морфологические признаки хвои.

DOI: 10.15372/SJFS20250102

ВВЕДЕНИЕ

Лиственница (*Larix* Mill.) является основной, наиболее распространенной в России лесобразующей породой. Адаптируясь к различным условиям произрастания и обладая способностью к гибридизации, она отличается формовым разнообразием по признакам генеративных и вегетативных органов деревьев. Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), как и другие виды лиственниц, характеризуется значительной формовой изменчивостью (Биоразнообразие..., 2010). Внутривидовая специфика изменчивости морфологических признаков ее генеративной сферы проявляется в наличии форм деревьев с различной окраской кроющих

чешуй молодых женских шишек – красношишечной (f. *rubriflora* Szaf.), переходной по цвету, или розовошишечной (f. *rosea* Szaf.) и зеленошишечной (f. *viridiflora* Szaf.). Окраска молодых шишек является наследственно детерминированным признаком, а выделенные внутривидовые формы имеют таксономическое значение для рода лиственница. В некоторых работах предпринимались попытки рассмотреть вопрос об особенностях форм с различной окраской шишек по качеству и скорости роста деревьев (Альбенский, 1959; Бирюков, 1964; Ирошников, 1970), строению шишек и выходу семян (Лагов, 1959; Карпель, 1971; Круклис, Милютин, 1977; Ковылина и др., 2008), однако полученные выводы оказались противоречивыми.

К числу морфологических признаков вегетативной сферы, применяемых при исследовании биоразнообразия лиственницы, относятся длина хвои и число хвоинок в пучке (Круклис, Милютин, 1977). Хотя количественные и морфометрические параметры хвои характеризуются изменчивостью, обусловленной эколого-географическими факторами, возрастом насаждений и положением дерева в древостое, у разных видов лиственницы они различаются (Абаимов, Коропачинский, 1984; Барченков, Милютин, 2007; Макаров и др., 2010; Ковылина и др., 2015; Лавренов, Брынцев, 2019). Несмотря на имеющиеся лесоводственно-селекционные данные об изменчивости признаков генеративных и вегетативных органов лиственницы сибирской, исследований по установлению их взаимосвязи у внутривидовых форм деревьев не проводилось. Однако такие сведения чрезвычайно важны для выявления особенностей полиморфизма и адаптации популяций данного вида, а также для уточнения диагностических признаков, используемых в его систематике. Исследование биологических особенностей форм лиственницы сибирской может быть направлено на расширение использования биоразнообразия этого ценного в лесохозяйственном отношении вида для создания высокопродуктивных насаждений. В настоящем сообщении приводятся результаты анализа изменчивости морфологических пара-

метров хвои (числа хвоинок в пучке и длины хвои) у внутривидовых форм лиственницы сибирской, имеющих различную окраску молодых женских шишек.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования была выбрана искусственная ценопопуляция лиственницы сибирской, созданная в экологически благополучной урбанизированной части г. Красноярска – микрорайоне Академгородок (55°59' с. ш., 92°45' в. д.). Данное насаждение созданы из семенного материала местного происхождения и территориально приурочено к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. Состав древостоя – 10Л, диаметр деревьев – 35–44 см, высота – 10–13 м, возраст – около 50 лет.

Для определения внутривидовой изменчивости длины хвои и числа хвоинок в пучке в сентябре 2020, 2021 и 2022 гг. были отобраны образцы с трех внутривидовых форм деревьев, подразделенных по окраске кроющих чешуй молодых женских шишек на красно-, зелено- и розовошишечную (рис. 1).

Образцы хвои отбирали в конце вегетационного периода (во второй декаде сентября) произвольно с нижней части южной стороны кроны

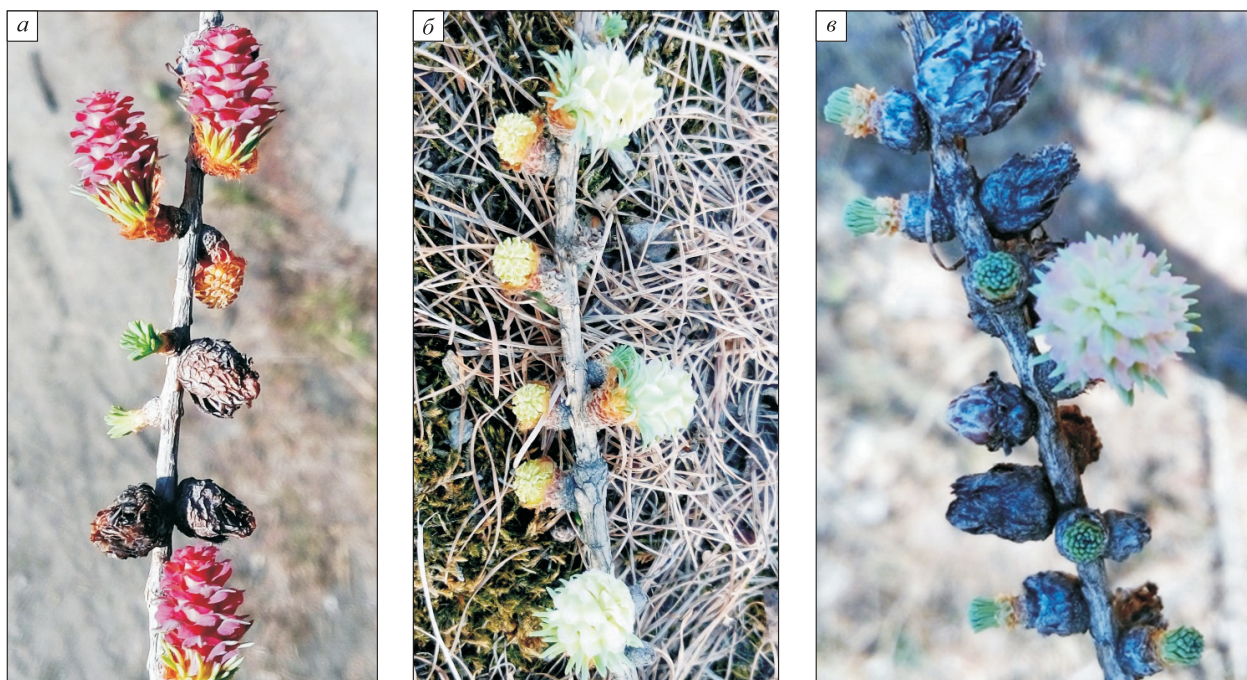


Рис. 1. Внутривидовые формы лиственницы сибирской, дифференцируемые по окраске молодых женских шишек: красношишечная (а), зеленошишечная (б) и розовошишечная (в).



Рис. 2. Изменчивость признаков хвои лиственницы сибирской.

а – побег второго года; *б* – число хвоинок в пучке, шт.; *в* – длина хвои, мм.

с побегов второго года (с 6 деревьев красношишечной формы, с 4 зеленошишечной и с 4 розовошишечной, по 30 пучков с каждого дерева). Проведен подсчет числа хвоинок в пучке и измерена их длина (рис. 2).

Статистическая обработка проводилась с использованием современных электронных таблиц Microsoft Office Excel (2016). Полученные данные обрабатывались методами вариационной статистики с вычислением коэффициента вариации признака (Рокицкий, 1973). Уровень изменчивости признака определялся по шкале С. А. Мамаева (1972). Для оценки достоверности различий размера и числа хвои в пучке применялся *t*-критерий Стьюдента (t_{st}) на 5%-м уровне точности по каждой из сравниваемых пар значений (t_{ϕ}) (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено, что уровень изменчивости морфологических признаков хвои исследованных форм лиственницы сибирской характеризуется погодичной динамикой. Число хвоинок в пучке в течение трехлетнего периода в целом соответствовало повышенному уровню, с некоторым уменьшением в сторону среднего уровня в 2020 и 2022 гг. у красношишечной формы. В каждом из 3 лет наблюдений у красношишечной формы коэффициент вариации числа хвоинок в пучке был ниже, чем у других форм.

Изменчивость длины хвои у всех форм соответствовала среднему уровню с увеличением в сторону повышенного в разные годы (табл. 1).

Погодичная изменчивость абсолютных значений признаков хвои и достоверности их различий между формами отражена в табл. 1 и 2.

В соответствии с полученными данными, в 2020 г. число хвоинок в пучке было статистически значимо выше у розовошишечной формы по сравнению с другими формами, в 2021 г. у всех форм отмечалось его общее уменьшение, а в 2022 г. – увеличение. Однако «рейтинговое» соотношение форм по этому показателю сохранялось: минимальное значение в разные годы всегда наблюдалось у красношишечной формы.

Зелено- и розовошишечная формы по данному признаку значимо не различались (табл. 1, 2). Наибольшая длина хвои в 2020 г. наблюдалась у зеленошишечной формы по сравнению с другими формами, которые значимо не различались по данному признаку (табл. 1, 2).

В 2021 г. зафиксировано значительное уменьшение длины хвои у красношишечной формы, другие формы между собой значимо не различались. В 2022 г. наблюдались наиболее выровненные ее значения среди всех форм, при этом максимальной она была у зеленошишечной формы, а значимых различий между другими формами не выявлено. Очевидно, что наибольшая длина хвои в течение всех 3 лет была свойственна зеленошишечной форме, другие формы по данному признаку значимо не различались (табл. 1, 2).

Таблица 1. Изменчивость признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек

Форма	n, шт.	Число хвоинок в пучке, шт.			Длина хвои, мм		
		Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %	Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %
2020 г.							
Зеленошишечная	180	13–47	29.7 ± 0.5	23.2	17–47	32.0 ± 0.5	19.2
Красношишечная	120	17–57	29.4 ± 0.5	20.1	20–48	29.6 ± 0.5	19.8
Розовошишечная	120	17–65	33.6 ± 0.7	23.6	15–42	29.2 ± 0.5	20.1
2021 г.							
Зеленошишечная	180	15–47	29.3 ± 0.5	25.2	16–50	31.2 ± 0.4	18.5
Красношишечная	120	15–47	26.5 ± 0.6	23.4	13–41	26.7 ± 0.6	23.1
Розовошишечная	120	13–54	29.0 ± 0.7	26.4	15–54	31.3 ± 0.6	22.4
2022 г.							
Зеленошишечная	180	17–60	32.1 ± 0.5	22.4	17–45	29.7 ± 0.4	20.0
Красношишечная	120	18–48	29.9 ± 0.5	18.9	13–42	27.8 ± 0.5	19.6
Розовошишечная	120	18–48	32.1 ± 0.6	20.8	16–45	28.2 ± 0.5	21.1

Таблица 2. Достоверность различий признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек

Формы	Число хвоинок в пучке, шт.	Длина хвои, мм
2020 г.		
Зеленошишечная – красношишечная	0.4*	3.4
Зеленошишечная – розовошишечная	4.5	4.0
Красношишечная – розовошишечная	6.6	0.7*
2021 г.		
Зеленошишечная – красношишечная	3.5	6.5
Зеленошишечная – розовошишечная	0.3*	0.04*
Красношишечная – розовошишечная	4.0	7.6
2022 г.		
Зеленошишечная – красношишечная	2.8	2.9
Зеленошишечная – розовошишечная	0.1*	2.2
Красношишечная – розовошишечная	4.0	0.8*

* Значения, достоверность различий которых меньше табличного значения t_{st} на 5%-м уровне точности ($t_{\phi} < 1.97$).

При подсчете средних показателей вариабельности признаков хвои за 3 года наблюдений выявлено, что у всех форм изменчивость числа хвоинок в пучке соответствует повышенному уровню: наименьшим оно было у красноши-

шечной формы при близких значениях у других форм. Уровень изменчивости длины хвои соответствует высокому уровню у красношишечной и розовошишечной форм и среднему – у зеленошишечной (табл. 3).

Таблица 3. Средняя изменчивость признаков вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек за 3 года (выборка по каждому из признаков – 30 шт.)

Форма	n, шт.	Число хвоинок в пучке, шт.			Длина хвои, мм		
		Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %	Lim	$X_{cp} \pm m_x$	Cv, %
Зеленошишечная	540	13–60	30.4 ± 0.3	23.8	16–50	31.0 ± 0.3	19.4
Красношишечная	360	15–57	28.6 ± 0.3	21.3	13–48	28.0 ± 0.3	21.2
Розовошишечная	360	13–65	31.6 ± 0.4	24.3	15–54	29.6 ± 0.3	21.7

Таблица 4. Достоверность различий средних показателей вегетативных органов у внутривидовых форм лиственницы сибирской, дифференцируемых по окраске молодых женских шишек, за 2020–2022 гг.

Формы	Число хвоинок в пучке, шт.	Длина хвои, мм
Зеленошишечная – красношишечная	3.9	7.3
Зеленошишечная – розовошишечная	2.4	3.4
Красношишечная – розовошишечная	8.2	4.8

Данные по изменчивости средних абсолютных значений числа хвоинок в пучке и длины хвои показали, что внутривидовые формы достаточно четко различаются между собой по этим признакам (табл. 3, 4).

Установлено, что наименьшими значениями числа хвои в пучке и длины хвои характеризовалась красношишечная форма, наибольшей длиной хвои – зеленошишечная, а наибольшим количеством хвои в пучке – розовошишечная. Различия, выявленные по числу хвои в пучке и длине хвои между всеми формами, достоверны (табл. 4).

Результаты проведенного исследования позволяют заключить, что изменчивость числа хвои в пучке и длины хвои у исследованных деревьев лиственницы сибирской имеет выраженные погодичную и генотипическую (формовую) составляющие. Ранее было показано, что данные формы характеризуются и другими признаками, отличающими их друг от друга. Так, наибольшие показатели размера шишек и числа семенных чешуй выявлены у деревьев красношишечной формы, промежуточные показатели – у деревьев розовошишечной формы, наименьшие – у деревьев зеленошишечной формы (Аверьянов и др., 2024). У красно- и розовошишечной форм пыльцевые зерна более крупные и образуется меньшее количество нарушенной пыльцы, чем у зеленошишечной формы (Седельников и др., 2021).

Возможно, что формовая дифференциация лиственницы сибирской по признаку окраски молодых шишек является адаптивным признаком, связанным с условиями произрастания деревьев. Известно, что в ее популяциях преобладают красношишечная форма деревьев и переходные по окраске вариации. Частота встречаемости красношишечной формы возрастает у восточных границ распространения вида в Восточной Сибири, в зоне контакта с лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), при ухудшении условий произрастания. Абсолютное преобладание зеленошишечных особей

наблюдается у лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis), спорного в отношении обособленности от лиственницы сибирской вида, в западной части ареала на территории Северо-Востока России, Урала и прилегающих районов Западной Сибири (Круклис, Милютин, 1977; Биоразнообразие..., 2010). По всей вероятности, красношишечная форма, отличаясь максимальными среди других форм размерами генеративных структур, ответственных за размножение, формирует более мелкую хвою и меньшее ее количество, «экономя» ресурсы растений в более холодных климатических условиях, где она преимущественно произрастает. Можно предположить, что красно- и зеленошишечная формы лиственницы сибирской несут в себе конкретные формовые признаки, определяющие популяционную структуру и отвечающие за сохранение вида в различных эколого-географических и погодных условиях, а розовошишечная форма является промежуточной (трангрессивной) внутривидовой единицей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при исследовании морфологических признаков хвои внутривидовых форм лиственницы сибирской можно заключить следующее. Изменчивость числа хвоинок в пучке и длины хвои у всех внутривидовых форм варьируется в разные годы от среднего до повышенного уровня, а абсолютных значений морфологических признаков хвои имеет погодичную и формовую специфику. Установлены достоверные различия между формами деревьев по рассматриваемым признакам: красношишечная форма характеризуется наименьшими значениями числа хвоинок в пучке и длины хвои, зеленошишечная – наибольшей длиной хвои, а розовошишечная – наибольшим числом хвоинок в пучке. Выявленные морфологические особенности хвои можно рассматривать в качестве диагностических признаков внутривидовых форм лиственницы сибирской с разной окраской жен-

ских шишек, формирующих популяционную структуру вида в различных условиях произрастания.

Исследования проведены в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН № FWES-2024-0028 «Биоразнообразие лесов Сибири: эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 121 с.
- Аверьянов А. С., Барченков А. П., Пименов А. В., Седельникова Т. С. Изменчивость морфологических признаков шишек *Larix sibirica* Ledeb. на юге Сибири // Сиб. лесн. журн. 2024. № 1. С. 13–20.
- Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1959. 305 с.
- Барченков А. П., Милютин Л. И., Исаев А. П. Изменчивость семян сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2007. № 2. С. 65–69.
- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / Отв. ред. С. П. Ефремов, Л. И. Милютин. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2010. 159 с.
- Бирюков В. И. К вопросам о биологических формах лиственницы сибирской и их лесосеменном значении // Лиственница. 1964. С. 71–74 (Тр. СибТИ; Сб. 39).
- Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений // Вопр. лесоведения. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1970. Т. I. С. 283–302.
- Карпель Б. А. Плодоношение и качество семян лиственницы даурской в Юго-Западной Якутии // Исследование растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. Якутск: Якуткнигоиздат, 1971. С. 52–68.
- Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Познахирко П. Ш. Семеношение лиственницы сибирской в защитных насаждениях Хакасии // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 4. С. 115–119.
- Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Кеня Е. С. Изучение роста искусственных насаждений лиственницы сибирской в условиях Красноярской лесостепи // Актуал. пробл. лесн. комплекса. 2015. № 43. С. 91–94.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
- Лавренов М. А., Брынцев В. А. Изменчивость морфологических признаков лиственницы даурской в условиях интродукции в Европейской части России // Лесн. вестн. 2019. Т. 23. № 2. С. 127–132.
- Лагов И. А. О качестве семян биологических форм лиственницы сибирской // Лесн. хоз-во. 1959. № 2. С. 135–143.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Макаров В. П., Малых О. Ф., Захаров А. А., Желибо Т. В. Полиморфизм лиственницы в бассейне р. Хилок (Восточное Забайкалье) // Вестн. КрасГАУ. 2010. № 7. С. 71–77.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Изд. 3-е, испр. Минск: Вышейш. школа, 1973. 320 с.
- Седельникова Т. С., Аверьянов А. С., Пименов А. В. Особенности пыльцы внутривидовых форм лиственницы сибирской в контрастных экотопах Южной Сибири // Лесоведение. 2021. № 3. С. 265–277.
- Microsoft Office Excel, 2016. <https://microsoft-excel-2016.softonic.ru/>

MORPHOMETRIC FEATURES OF NEEDLES OF INTRASPECIFIC FORMS OF SIBERIAN LARCH WITH DIFFERENT CONE COLORS

A. S. Aver'yanov, T. S. Sedel'nikova

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: alexey.averyanov.92@mail.ru, tss@ksc.krasn.ru

The article presents the results of a study of the variability of morphological features of vegetative organs (the number of needles in a bunch and the length of the needles) in intraspecific forms of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.), differentiated by the color of young female cones into red-coned (*f. rubriflora* Szaf.), green-coned (*f. viridiflora* Szaf.) and pink-coned (*f. rosea* Szaf.). The study was conducted over three years (2020–2022) in a cenopopulation of Siberian larch of artificial origin, created in an ecologically safe urbanized part of Krasnoyarsk – microdistrict of Akademgorodok. It was found that the variability of needle features in intraspecific forms of Siberian larch has an annual and form specificity. The variability of the number of needles in a bunch and the length of the needles in the red-coned, green-coned and pink-coned forms varies from average to high levels over the years. According to the average data for a three-year period, the red-coned form of trees is distinguished by the lowest values of the number of needles in a bunch and the length of the needles, the green-coned form is distinguished by the greatest length of the needles, and the pink-coned form is distinguished by the greatest number of needles in a bunch. The revealed morphological features of the needles can be considered as diagnostic features of intraspecific forms of Siberian larch with different colors of female cones, forming the population structure of the species in different growing conditions.

Keywords: *Larix sibirica* Ledeb., variability, morphological features of needles.

How to cite: Aver'yanov A. S., Sedel'nikova T. S. Morphometric features of needles of intraspecific forms of Siberian larch with different cone colors // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 16–22 (in Russian with English abstract and references).

УДК 575.113+582.475.4

РАЗРАБОТКА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ С ДЛИННЫМИ МОТИВАМИ НА ОСНОВЕ ПОЛНОГЕНОМНОГО *de novo* СЕКВЕНИРОВАНИЯ

Н. В. Орешкова^{1, 2, 3}, Е. И. Бондар^{1, 3}, В. В. Шаров^{1, 3}, К. В. Крутовский^{3, 4, 5, 6}

¹ Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

³ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

⁴ Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
119991, Москва, ул. Губкина, 3

⁵ Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г. Ф. Морозова
394087, Воронеж, ул. Тимирязева, 8

⁶ Гёттингенский университет им. Георга-Августа
Германия, 37077, Гёттинген

E-mail: oreshkova@ksc.krasn.ru, bone-post@yandex.ru, vsharov@sfu-kras.ru,
konstantin.krutovsky@forst.uni-goettingen.de

Поступила в редакцию 03.12.2024 г.

Благодаря современным методам полногеномного секвенирования стала возможной разработка большого числа ДНК-маркеров, как селективно-нейтральных, так и функциональных. Наиболее информативными, воспроизводимыми, относительно недорогими и высокополиморфными являются микросателлитные локусы, или SSRs (Simple Sequence Repeats). Полногеномное секвенирование значительно облегчает их поиск и разработку. Статья посвящена разработке новых микросателлитных маркеров для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Из полученной черновой геномной сборки сосны обыкновенной были отобраны несколько тысяч контигов, содержащих микросателлитные локусы с нуклеотидными мотивами. Поиск был специально сфокусирован на локусах с длиной мотива более двух нуклеотидов как наиболее надежных для генотипирования даже в простом гель-электрофорезе. Всего протестировано 39 пар праймеров, из них отобраны 6 локусов с три-, тетра- и пентануклеотидными повторами, показавших высокий уровень полиморфизма, надежное генотипирование. Они были дополнительно протестированы в двух популяциях из Северо-Енисейского и Курагинского районов Красноярского края и сравнены с другими популяциями и наборами маркеров по опубликованным данным. Разработанные маркеры могут быть использованы в различных популяционно-генетических исследованиях и для идентификации происхождения древесины и растительного материала.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., генетическое разнообразие, полногеномное секвенирование, гетерозиготность, хвойные, популяционно-генетический анализ, микросателлитные маркеры, SSRs.

DOI: 10.15372/SJFS20250103

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение генетического разнообразия основных лесообразующих пород, в том числе сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), широко распространенного древесного вида бореаль-

ных лесов, является острой проблемой современности. В результате стрессового воздействия природных и антропогенных факторов среды, фрагментации ареала и нарушения естественно-исторической структуры популяций снижаются генетическое разнообразие и устойчивость

популяций. Для успешного решения проблемы сохранения их генетического разнообразия необходимы постоянный мониторинг и изучение популяционно-генетической структуры основных лесобразующих видов (Fussi et al., 2016; Bajc et al., 2020). Одним из наиболее информативных способов получения данных о генетической изменчивости являются ДНК-маркеры, позволяющие определить внутривидовое аллельное и генное разнообразие, дифференциацию на различных иерархических уровнях, а также степень инбридинга (Porth, El-Kassaby, 2014). К наиболее полиморфным ДНК-маркерам относятся микросателлиты, или SSRs (Simple Sequence Repeats). Данные генетические маркеры обладают рядом преимуществ: высоким уровнем полиморфизма, относительно равномерным распределением в геноме и широкой представленностью, наличием большого числа аллелей, кодоманантностью (Merritt et al., 2015; Nowakowska, 2016; Portela et al., 2024).

Разработка микросателлитных маркеров для различных хвойных пород с использованием транскриптомных и полногеномных данных активно осуществляется. Так, получены SSR-маркеры для тиса остроконечного (*Taxus cuspidata* Siebold & Zucc. ex Endl.) (Ueno et al., 2015), т. западно-гималайского (*T. contorta* Griff.) (Majeed et al., 2019), секвойи вечнозеленой (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) (Breidenbach et al., 2019), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) (Орешкова и др., 2017, 2019; Oreshkova et al., 2017, 2019), сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) (Белоконь и др., 2016; Belokon' et al., 2016), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и п. белой (*A. alba* Mill.) (Oreshkova et al., 2023).

Сосна обыкновенная относится к основным лесобразующим породам Евразии. Известно, что ее древесина обладает хорошими физико-механическими свойствами, также она используется как источник живицы, из сосновых опилок делают гидролизный спирт и т. д. Значительное негативное влияние на рост, развитие и жизнеспособность популяций этого вида оказывают антропогенные факторы (загрязнения, урбанизация, фрагментация ареала, сплошные вырубki и т. д.), что при достижении определенного предела может привести к их гибели (Richardson, 1998; Farjon, 2005; Tóth et al., 2017). Экологический стресс в условиях техногенеза значительно влияет на репродуктивные способности сосны обыкновенной, в частности приводит к образованию пыльцы низкого ка-

чества и снижению семенной продуктивности (Носкова, Третьякова, 2006). В связи с высоким экономическим значением сосны обыкновенной и ее подверженностью негативным техногенным влияниям необходимы регулярные мониторинговые наблюдения популяций данной хвойной породы. Одним из эффективных способов определения влияния промышленных выбросов представляется исследование генетического разнообразия и популяционно-генетической структуры вида. Как было отмечено выше, высокополиморфные микросателлитные локусы могут использоваться для мониторинга генетической изменчивости хвойных. Однако имеется объективная необходимость в разработке новых удобных, надежных и простых в анализе генетических маркеров, применимых к исследованиям популяционно-генетической структуры вида даже в просто оборудованных лабораториях. Большинство существующих микросателлитных маркеров для сосны обыкновенной – это локусы с динуклеотидными мотивами, генотипирование с помощью которых путем проведения простого агарозного или полиакриламидного гель-электрофореза крайне затруднительно и требуется капиллярный электрофорез с использованием относительно дорогостоящего оборудования для фрагментного анализа. Целью данного исследования стала разработка простых для анализа новых микросателлитных маркеров с три-, тетра и пентануклеотидными мотивами для сосны обыкновенной на основе данных полногеномного *de novo* секвенирования в дополнение к используемым (Sebastiani et al., 2012; Fang et al., 2014; Żukowska et al., 2023).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Популяции. Биологическим материалом для отработки методов послужили образцы хвои сосны обыкновенной, предоставленные сотрудниками Центра защиты леса Красноярского края и собранные из двух популяций: южной (выборка Кизирская) и северной (выборка Северо-Енисейская), расположенных соответственно в Северо-Енисейском и Курагинском районах Красноярского края. Названия популяций и выборок даны по названию местных лесничеств, в которых они отобраны (табл. 1).

Поиск микросателлитных маркеров. Для поиска *in silico* микросателлитных локусов и дизайна праймеров использовался геном сосны обыкновенной, асSEMBлированный *de novo*

Таблица 1. Местоположение и географические координаты двух изученных популяций сосны обыкновенной в Красноярском крае

Популяции (лесничество)	Район	Квартал	Выдел	Географические координаты, с. ш. / в. д.
Северо-Енисейская	Северо-Енисейский	73	33	59°22' / 93°39'
Кизирская	Курагинский	297	24	54°16' / 93°42'

Таблица 2. Условия отбора микросателлитных локусов сосны обыкновенной

Мотив	Минимальное пороговое число повторов мотива
3-нуклеотидный	22
4-нуклеотидный	13
5-нуклеотидный	10

с помощью ПО CLC Assembly Cell в лаборатории лесной геномики Сибирского федерального университета. Суммарная длина сборки равна 8.957 млрд нуклеотидных оснований (н. о.), число скаффолдов – 21.44 млн, $N_{50} = 510$ н. о. Поиск *in silico* микросателлитных локусов выполнялся программой MISA (Beier et al., 2017), дизайн праймеров – программой Primer 3 (Rozen, Skaletsky, 1999; Untergasser et al., 2012). Микросателлитные локусы были отфильтрованы по условиям, показанным в табл. 2.

Микросателлитные локусы отбирались по расположению не ближе, чем 20 нуклеотидов от начала и конца контига, для того, чтобы имелась возможность подобрать ПЦР-праймеры. Расположение сайтов отжига для ПЦР праймеров выбрано так, чтобы размер амплифицированных фрагментов, включающих микросателлитный локус, был в диапазоне 140–280 н. о. В итоге для дальнейшего тестирования выбрано 39 пар праймеров.

Тестирование и отбор полиморфных микросателлитных локусов. Образцы тотальной ДНК выделены модифицированным методом с применением цетилтриметиламмонийбромидом (СТАВ) из образцов хвои, собранной с индивидуальных деревьев и высушенной с помощью силикагеля (Doyle J. J., Doyle J. L., 1990). Для ПЦР использовали готовые реагенты GenePak PCR Core производства ООО «Лаборатория Изоген» (Москва, Россия). Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 6%-м полиакриламидном геле с использованием трис EDTA-боратного электродного буфера в камерах для вертикального электрофореза. После окончания электрофореза гели окрашивали в растворе бромистого этидия с последующей

визуализацией в ультрафиолетовом свете. В качестве маркера стандартных длин использовали ДНК плазмиды pBR322 кишечной палочки (*Escherichia coli* (Migula)), обработанную рестриктазой Hpa II. Размер фрагментов определяли путем сопоставления с размером стандартных маркеров в программе Photo-Capt (Vilber Lourmat, Marnes-la Vallée, France).

Праймеры тестировали путем подбора и оптимизации параметров программы ПЦР. После оптимизации условий амплификации каждая пара праймеров тестировалась на четырех образцах, принадлежащих к одной из выборок сосны обыкновенной с целью отбора наиболее успешных праймеров и локусов для дальнейших исследований на большей популяционной выборке. Амплификацию ядерных микросателлитных локусов сосны обыкновенной проводили в режиме ПЦР с *touchdown* – последовательным снижением температуры в циклах, что должно уменьшать вероятность неспецифической амплификации (Korbie, Mattick, 2008) (табл. 3).

По результатам тестирования отобраны шесть полиморфных, надежно генотипируемых локусов, демонстрирующих хорошо интерпретируемые электрофореграммы. Отобранные SSR-маркеры в дальнейшем использовались для исследования полиморфизма выборок из двух популяций – Северо-Енисейской и Кизирской. Для них рассчитаны основные параметры оценки уровня генетического разнообразия, популяционной структуры и степени генетической подразделенности популяций.

Параметры генетического разнообразия.

Для оценки уровня генетического разнообразия рассчитаны следующие параметры: число аллелей на локус (N_A), наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности, эффективное число аллелей (N_e) и индексы фиксации (F_{IS} , F_{IT} и F_{ST}) с помощью программы GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006). Степень дифференциации и индексы фиксации вычислены с использованием AMOVA (*analysis of molecular variance*) – подхода в программе GenAlEx 6.5. В дополнение к обычному индексу дифференциации F_{ST} рас-

Таблица 3. Программа ПЦР-амплификации образцов ДНК сосны обыкновенной

Этап амплификации	Температура, °C	Время	Число циклов
Первичная денатурация	94	1 мин	1
Денатурация	94	30 с	9
Отжиг праймеров	60 с понижением на 1 °C каждый цикл (до 50)	30 с	
Элонгация	72	1 мин	
Денатурация	94	30 с	24
Отжиг праймеров	50	30 с	
Элонгация	72	30 с	
Финальная элонгация	72	10 мин	1
Охлаждение	4	–	–

считан стандартизированный индекс (Meirmans, 2006), более точно оценивающий дифференциацию (Meirmans, Hedrick, 2011). Проверка на наличие *null* аллелей и соответствующая корректировка параметров осуществлены с помощью программы Micro-Checker (Van Oosterhout et al., 2004, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поиск, тестирование и отбор полиморфных микросателлитных локусов. Первичный тест показал, что из 39 первоначально отобранных пар праймеров для 16 отсутствовала амплификация, у 7 наблюдалась нестабильная амплификация, 9 давали мономорфный продукт, одна пара – сложный спектр, возможно вызванный амплификацией более чем одного локуса, и только 6 пар праймеров демонстрировали стабильные и надежно генотипируемые спектры (табл. 4).

Для примера фотографии гелей после электрофореза продуктов ПЦР четырех локусов показаны на рисунке.

Генетическая изменчивость двух популяций сосны обыкновенной по шести новым ядерным микросателлитным локусам. С помощью отобранных 6 локусов (табл. 4) изучена генетическая изменчивость двух выборок сосны обыкновенной из Северо-Енисейской и Кизинской популяций, различающихся по составу и частотам встречаемости выявленных микросателлитных аллелей, достоверных для четырех локусов по значению теста χ^2 на гетерогенность (табл. 5).

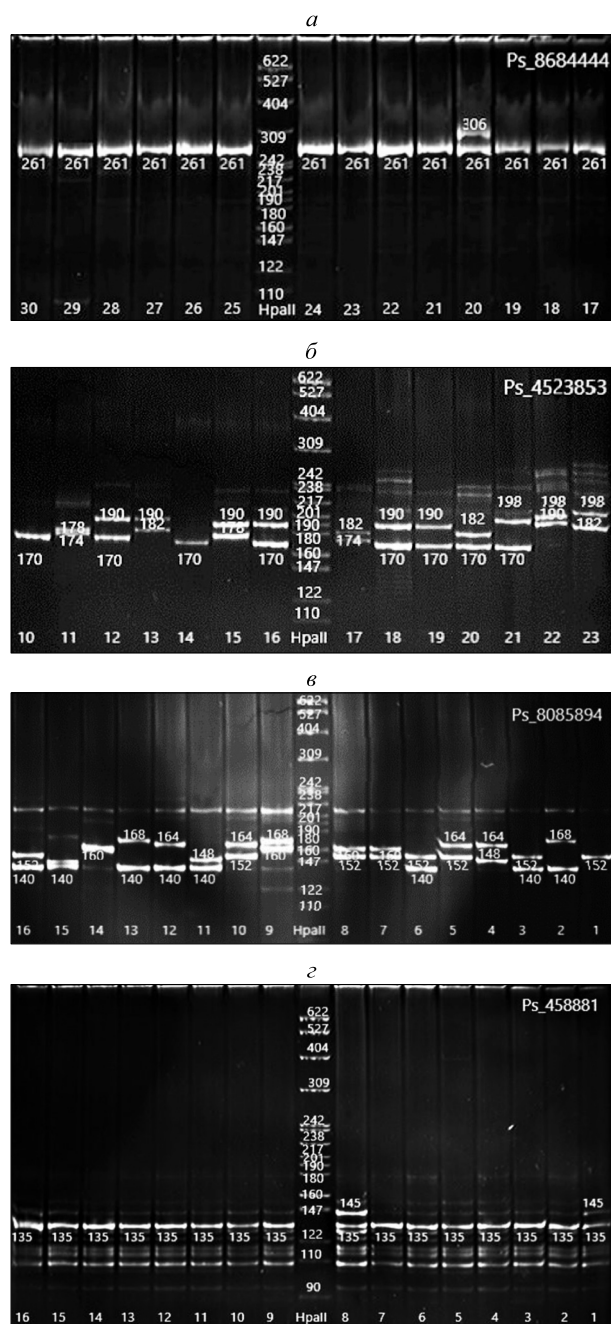
Всего выявлено 34 аллельных варианта (табл. 5). В выборке Северо-Енисейская было обнаружено 29 аллелей (из них 4 редких, частота встречаемости которых менее 5 %), а в выборке Кизинская – 30 (из них 10 – редкие).

В локусе *Ps_3015784* в обеих выборках выявлены скрытые *null*-аллели. В локусе

Таблица 4. Отобранные микросателлитные локусы сосны обыкновенной

Локус	Мотив*	Нуклеотидные последовательности первого (F) и второго (R) праймеров в паре	Число аллелей	Длина амплифицированных фрагментов, н. о.
<i>Ps_8684444</i>	(ATG)22	F: TGAAGATGTCATGTTGCACTTTCT R: TAACGTCGCCATCGACAACA	3	261–306
<i>Ps_13653311</i>	(ACAT)17	F: ACCAGGAACCTCTTCATGTCA R: GGTCAACACGGATCACGATT	3	184–208
<i>Ps_4523853</i>	(TATG)17	F: CGCATGTAAAGGTTATGGCCTC R: TGGTAGATTGTAGTGCATTGCC	9	170–206
<i>Ps_8085894</i>	(TATG)15	F: ACCAACTCCTAGGTATCTGGTAA R: TCCAGCACCGTCAACACAAT	6	140–168
<i>Ps_3015784</i>	(CATA)15	F: AGCATAGAACCAACAAAGCAACT R: TGTTGGAGGGGCTAGTCGAT	10	244–308
<i>Ps_458881</i>	(AAAGG)11	F: AGGAGAAATCACCAAGACGAGA R: GCTGAAGCTACTTCATCCTTGC	3	115–145

* Число повторов (после скобок) для каждого локуса соответствует числу повторов каждого мотива в исходном контиге, содержащем этот локус.



Фотография гелей после электрофореза продуктов ПЦР ядерных микросателлитных локусов со-
сны обыкновенной: *Ps_8684444(a)*, *Ps_4523853 (б)*,
Ps_8085894 (в), *Ps_458881 (г)*.

Трехзначные цифры на фото обозначают длину амплифицируемых ДНК-фрагментов, соответствующих аллелям данных локусов. Нижний ряд одно- и двухзначных цифр обозначает номера образцов индивидуальных деревьев. Нра II – маркер стандартных длин фрагментов с цифрами, обозначающими их размер.

Ps_4523853 они обнаружены только в выборке Северо-Енисейская. Частоты скрытых *null*-аллелей рассчитаны с помощью программы Micro-Checker (Van Oosterhout et al., 2004, 2006), исходя из предположения о том, что популяции

находятся в равновесном состоянии согласно правилу Харди-Вайнберга (Van Oosterhout et al., 2004, 2006).

В исследованных выборках сосны эти локусы имели самый высокий уровень аллельного разнообразия – по 10 и 9 аллелей соответственно (табл. 5).

Для выявления уровня генетического разнообразия в каждой из двух выборок сосны обыкновенной рассчитаны основные показатели генетической изменчивости на основании аллельных частот 6 локусов (табл. 6).

Расчет основных параметров генетической изменчивости показал, что включенные в исследование выборки сосны обыкновенной схожи по уровню генетического разнообразия.

Наиболее высокое значение среднего числа аллелей на локус выявлено в выборке Кизирская из более южного района ($N_a = 5.0 \pm 1.2$), а эффективного числа аллелей на локус – в выборке Северо-Енисейская ($N_e = 3.1 \pm 0.9$). Самые высокие значения наблюдаемой и ожидаемой в гетерозиготности отмечены в выборке Северо-Енисейская ($H_o = 0.472 \pm 0.132$; $H_e = 0.504 \pm 0.134$).

Различия по средним значениям данных генетических показателей для этих выборок не достоверны согласно рассчитанному t -критерию Стьюдента.

В выборке сосны обыкновенной Северо-Енисейская выявлен небольшой дефицит гетерозиготных генотипов ($F_{IS} = 0.077 \pm 0.045$). Выборка Кизирская находится близко к равновесному состоянию ($F_{IS} = -0.018 \pm 0.053$).

Согласно t -критерию Стьюдента, различие между выборками по индексу фиксации является достоверными с уровнем значимости $p < 0.001$.

С помощью F -статистик на основе анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) оценена степень генетической подразделенности двух исследованных природных популяций сосны обыкновенной (табл. 7).

Для каждого из 6 полиморфных локусов рассчитаны индексы фиксации внутри популяции (F_{IS}), внутри общей (тотальной) выборки (F_{IT}) и между популяциями (F_{ST}). Обычный индекс дифференциации очевидно почти вдвое и более занижен по сравнению со стандартизированным индексом F'_{ST} .

Анализ популяционной структуры сосны обыкновенной (табл. 7) показал, что в изучаемых выборках наблюдается небольшой, но достоверный 7 %-й дефицит гетерозиготных генотипов ($F_{IS} = 0.072$, $p < 0.023$). Полокусные значения

Таблица 5. Частота аллелей в исследованных выборках двух популяций сосны обыкновенной и значение теста χ^2 на гетерогенность и его достоверность (p)

Локус	Аллель	Популяция		χ^2	p
		Северо-Енисейская	Кизирская		
<i>Ps_8684444</i>	261	0.950	0.935	0.191	0.979
	279	–	0.022		
	306	0.050	0.043		
<i>Ps_1365311</i>	184	0.083	0.087	1.727	0.631
	196	0.900	0.826		
	208	0.017	0.087		
<i>Ps_4523853</i>	170	0.150	0.392	87.916	3.11×10^{-6}
	174	–	0.043		
	178	0.083	0.043		
	182	0.217	0.196		
	186	0.017	–		
	190	0.233	0.239		
	198	0.150	0.087		
	206	0.033	–		
	<i>null</i>	0.117	–		
<i>Ps_8085894</i>	140	0.184	0.087	32.084	0.006
	148	0.083	0.087		
	152	0.450	0.652		
	160	0.083	0.109		
	164	0.133	0.043		
	168	0.067	0.022		
<i>Ps_3015784</i>	244	0.117	0.217	121.573	5.7×10^{-9}
	248	–	0.043		
	256	0.283	0.109		
	264	0.217	0.152		
	268	–	0.022		
	276	0.183	0.109		
	284	0.050	0.239		
	296	0.033	0.022		
	308	–	0.022		
	<i>null</i>	0.117	0.065		
<i>Ps_458881</i>	115	0.050	–	22.948	4.14×10^{-5}
	135	0.767	0.913		
	145	0.183	0.087		
Число аллелей	34	29 (4)*	30 (10)*		

* В скобках показано число редких аллелей с частотой встречаемости менее 5 %.

показывают, что наиболее значимый дефицит гетерозигот наблюдается в локусах *Ps_3015784* и *Ps_458881*. Уровень генетической дифференцированности между популяциями (F_{ST}) относительно небольшой, но достоверный, варьирует от -0.015 (*Ps_8684444*) до 0.036 (*Ps_458881*), составляя в среднем 0.026 ($p < 0.001$). Это свидетельствует о том, что только 2.6 % выявленной генетической изменчивости изученных выборок сосны объясняется различием между популяци-

ями. Внутри популяций сосредоточено 97.4 % всего генетического разнообразия. Наибольший вклад в дифференциацию изученных популяций вносят локусы *Ps_4523853*, *Ps_3015784* и *Ps_458881* (табл. 7).

Анализ данных по генетическому полиморфизму выборок из популяций сосны обыкновенной показал относительно высокий уровень генетического разнообразия, но несколько меньший при сопоставлении с аналогичными пока-

Таблица 6. Генетическая изменчивость выборок из популяций сосны обыкновенной по шести микросателлитным локусам

Популяция	Локус	N_a	N_e	H_o	H_e	F_{IS}
Северо-Енисейская	<i>Ps_8684444</i>	2	1.1	0.100	0.095	-0.053
	<i>Ps_1365311</i>	3	1.2	0.133	0.183	0.271
	<i>Ps_4523853*</i>	8	5.9	0.800	0.832	0.038***
	<i>Ps_8085894</i>	6	3.7	0.667	0.728	0.084*
	<i>Ps_3015784*</i>	7	5.2	0.800	0.808	0.010
	<i>Ps_458881</i>	3	1.6	0.333	0.376	0.114**
В среднем...		4.8 ± 1.0	3.1 ± 0.9	0.472 ± 0.132	0.504 ± 0.134	0.077 ± 0.045
Кизирская	<i>Ps_8684444</i>	3	1.1	0.130	0.124	-0.053
	<i>Ps_1365311</i>	3	1.4	0.348	0.302	-0.150
	<i>Ps_4523853</i>	6	3.9	0.739	0.740	0.001
	<i>Ps_8085894</i>	6	2.2	0.565	0.545	-0.036
	<i>Ps_3015784*</i>	10	6.3	0.652	0.841	0.225***
	<i>Ps_458881</i>	2	1.2	0.174	0.159	-0.095
В среднем...		5.0 ± 1.2	2.7 ± 0.8	0.435 ± 0.104	0.452 ± 0.124	-0.018 ± 0.053
В среднем для обеих популяций...		4.9 ± 0.8	2.9 ± 0.6	0.454 ± 0.080	0.478 ± 0.087	0.030 ± 0.036

Примечание. N_a – число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей на локус; H_o – наблюдаемая гетерозиготность; H_e – ожидаемая гетерозиготность; F_{IS} – индекс фиксации; $\pm$ – стандартная ошибка. *Предполагается наличие *null*-аллелей.

Таблица 7. Показатели F -статистик для сосны обыкновенной

Локус	n	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F'_{ST}
<i>Ps_8684444</i>	3	-0.034	-0.050	-0.015	-0.017
<i>Ps_1365311</i>	3	0.055	0.056	0.001	0.002
<i>Ps_4523853</i>	9	0.042	0.070	0.029*	0.149
<i>Ps_8085894</i>	6	0.059	0.083	0.025	0.072
<i>Ps_3015784</i>	10	0.124*	0.152**	0.032*	0.203
<i>Ps_458881</i>	3	0.082	0.114	0.036	0.050
В среднем	5.7	0.072*	0.096**	0.026***	0.051

Примечание. N – число аллелей; F_{IS} – индивидуальный коэффициент инбридинга особи внутри популяции; F_{IT} – общий коэффициент инбридинга особи относительно тотальной выборки обеих популяций; F_{ST} – коэффициент межпопуляционной дифференциации (степень генетической дифференциации между популяциями); F'_{ST} – стандартизированный индекс. * $p < 0.05$. ** $p < 0.01$. *** $p < 0.001$.

зателями, полученными другими авторами для сосны обыкновенной в основном на основе микросателлитных маркеров с динуклеотидными мотивами (Ильинов, Раевский, 2015, 2016; Шуваев и др., 2020, 2022; Żukowska et al., 2023).

Так, при исследовании полиморфизма в популяциях сосны обыкновенной в средней подзоне тайги Карелии и в Южно-Карельском лесосеменном районе количество аллелей на локус варьировало от 7.50 до 10.25, ожидаемая гетерозиготность (H_o) – от 0.51 до 0.68 на локус, а наблюдаемая (H_e) – от 0.28 до 0.50. Анализ подразделенности карельских популяций на основе F -статистик Райта (Wright, 1965) выявил дефицит гетерозигот как на популяционном уровне ($F_{IS} = 0.25$), так относительно вида в целом ($F_{IT} = 0.32$) (Ильинов, Раевский, 2015), что от-

личает эти популяции сосны обыкновенной от исследованных нами популяций Курагинского и Северо-Енисейского районов Красноярского края, находящихся ближе к равновесному состоянию. При исследовании авторами малонарушенных естественных сосняков северной и средней подзон тайги Карелии в Карельском и Южно-Карельском лесосеменных районах получены сравнительно близкие уровни аллельного разнообразия в популяциях и дефицита гетерозиготных генотипов как относительно популяции, так и вида в целом ($F_{IS} = 0.055$; $F_{IT} = 0.114$) (Ильинов, Раевский, 2016).

Популяции сосны обыкновенной с Карпатских гор и Паннонского бассейна характеризуются чуть более высокими по сравнению с исследованными нами популяциями пока-

зателями уровня ожидаемой гетерозиготности H_e , которые варьируют от 0.511 до 0.615 (Liewlaksaneeyanawin et al., 2004).

В работах Д. Н. Шуваева с соавт. (2020, 2022) также отмечается немного повышенный уровень гетерозиготности у сосны обыкновенной из Красноярского края ($H_o = 0.519–0.610$; $H_e = 0.550–0.612$). Однако уровень подразделенности популяций в исследуемой части ареала оказался такой же относительно низкий ($F_{ST} = 0.026$), что свидетельствует о низкой степени генетической дифференциации между популяциями.

Повышенные значения основных показателей генетической изменчивости, полученные другими авторами, в первую очередь связаны с разными наборами микросателлитных локусов, используемых в исследованиях. Для анализа популяционно-генетической изменчивости сосны обыкновенной авторами использовались микросателлитные локусы, разработанные как для нее, так и для других видов этого рода – с. ладанной (*P. taeda* L.), с. приморской (*P. pinaster* Aiton) и в основном с динуклеотидными мотивами как значительно более полиморфными, чем локусы с более длинными мотивами (Ильинов, Раевский, 2015, 2016; Liewlaksaneeyanawin et al., 2004; Шуваев и др., 2020, 2022; Zukowska et al., 2023). В своей работе мы специально использовали локусы с длинными мотивами, разработанные именно для вида сосны обыкновенной и пригодные для анализа на простом геле электрофорезе.

Выявленный дефицит гетерозиготных генотипов в выборке Северо-Енисейская ($F_{IS} = 0.077 \pm \pm 0.045$) вряд ли можно объяснить только инбридингом и самоопылением, поскольку половина локусов не имела существенного дефицита гетерозигот. Хотя в определённой степени близкородственное скрещивание может быть вызвано в Северо-Енисейском районе наличием локальных вырубок, инициированных местным населением, и пожарами как природного, так и антропогенного характера с последующим восстановлением популяций сосны обыкновенной из ограниченного числа сохранившихся деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из 39 протестированных пар праймеров, разработанных для амплификации микросателлитных локусов и основанных на контигах черновой сборки сосны обыкновенной, содержащих tandemные простые последовательности нукле-

отидных повторов, для амплификации были отобраны 6 наиболее перспективных пар средне- и высокополиморфных микросателлитных локусов с три- (*Ps_8684444*), тетра- (*Ps_13653311*, *Ps_4523853*, *Ps_8085894*, *Ps_3015784*) и пентануклеотидными (*Ps_458881*) мотивами. Полученные уровни изменчивости были достаточно высокими, но несколько меньшими по сравнению с показателями, полученными для сходных сибирских популяций сосны обыкновенной на основе микросателлитных локусов с моно- и динуклеотидными мотивами. Это было ожидаемо, но данный недостаток компенсируется более надежным генотипированием и возможностью использования более простого геле-электрофореза с недорогим оборудованием, что важно для быстрого тест-анализа в полевых условиях. Эти локусы могут быть использованы в дальнейшем в качестве генетических маркеров для индивидуальной генетической идентификации и в популяционно-генетических исследованиях сосны обыкновенной. Нуклеотидные последовательности контигов, использованных для проектирования праймеров, могут быть предоставлены авторами по запросу.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ КНЦ СО РАН по теме «Генетические, популяционные и метагеномные исследования лесных биоценозов. Таксономический и филогенетический анализ растительных сообществ лесных экосистем» № FWES 2025 0015.

Авторы выражают благодарность магистранту кафедры геномики и биоинформатики ИФБиТ СФУ Яну Викторовну Стенину за участие в лабораторных исследованиях и помощь в обработке полученных данных, а также признательность сотрудникам Центра защиты леса Красноярского края Алексею Александровичу Ибе и Елене Алексеевне Шилкиной за предоставленный биологический материал (хвоя) двух выборок сосны обыкновенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоконов, М. М., Политов Д. В., Мудрик Е. А., Полякова Т. А., Шатохина А. В., Белоконов Ю. С., Орешикова Н. В., Путинцева Ю. А., Шаров В. В., Кузьмин Д. А., Крутовский К. В. Разработка микросателлитных маркеров сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по результатам полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1418–1427.
- Ильинов А. А., Раевский Б. В. Сравнительная оценка генетического разнообразия естественных популяций и клоновых плантаций сосны обыкновенной и ели

- финской в Карелии // Экол. генет. 2015. Т. 13. № 4. С. 55–67.
- Ильинов А. А., Раевский Б. В. Состояние генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 45–54.
- Носкова Н. Е., Третьякова И. Н. Влияние стресса на репродуктивные способности сосны обыкновенной // Хвойные бореал. зоны. 2006. Т. 23. № 3. С. 54–63.
- Орешкова Н. В., Бондар Е. И., Путинцева Ю. А., Шаров В. В., Кузьмин Д. А., Крутовский К. В. Разработка ядерных микросателлитных маркеров с длинными (трех-, четырех-, пяти- и шестинуклеотидными) мотивами для трех видов лиственницы на основе полногеномного *de novo* секвенирования лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) // Генетика. 2019. Т. 55. № 4. С. 418–425.
- Орешкова Н. В., Путинцева Ю. А., Шаров В. В., Кузьмин Д. А., Крутовский К. В. Разработка микросателлитных маркеров лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на основе полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2017. Т. 53. № 11. С. 1278–1284.
- Шуваев Д. Н., Ибе А. А., Щерба Ю. Е., Сухих Т. В., Шулкина Е. А., Усова Е. А., Лисотова Е. В., Ренях М. В., Ступакова О. М. Разработка панели ядерных микросателлитных локусов для оценки легальности происхождения древесины сосны обыкновенной в Красноярском крае // Хвойные бореал. зоны. 2020. Т. 38. № 5–6. С. 297–304.
- Шуваев Д. Н., Ибе А. А., Щерба Ю. Е., Сухих Т. В., Шулкина Е. А., Шеллер М. А., Усова Е. А., Лисотова Е. В., Ренях М. В., Ступакова О. М. Молекулярно-генетическая характеристика популяций сосны обыкновенной в Красноярском крае по панели 15 ядерных микросателлитных локусов // Лесоведение. 2022. № 5. С. 530–539.
- Bajc M., Aravanopoulos F. A., Westergren M., Fussi B., Kavaliuskas D., Alizoti P., Kiourtsis F., Kraigher H. (Eds.) Manual for forest genetic monitoring. 1st ed. Ljubljana: Silva Slovenica Publ. Centre, 2020. 326 p.
- Beier S., Thiel T., Münch T., Scholz U., Mascher M. MISA-web: a web server for microsatellite prediction // Bioinformatics. 2017. V. 33. N. 16. P. 2583–2585.
- Belokon' M. M., Politov D. V., Mudrik E. A., Polyakova T. A., Shatokhina A. V., Belokon' Yu. S., Oreshkova N. V., Putintseva Yu. A., Sharov V. V., Kuz'min D. A., Krutovsky K. V. Development of microsatellite genetic markers in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) based on the *de novo* whole genome sequencing // Rus. J. Genet. 2016. V. 52. Iss. 12. P. 1263–1271 (Original Rus. Text © M. M. Belokon', D. V. Politov, E. A. Mudrik, T. A. Polyakova, A. V. Shatokhina, Yu. S. Belokon', N. V. Oreshkova, Yu. A. Putintseva, V. V. Sharov, D. A. Kuz'min, K. V. Krutovsky, 2016, publ. in Genetika. 2016. V. 52. N. 12. P. 1418–1427.).
- Breidenbach N., Gailing O., Krutovsky K. V. Development of novel polymorphic nuclear and chloroplast microsatellite markers in coast redwood (*Sequoia sempervirens*) // Plant Genet. Res.: Characterization and Utilization. 2019. V. 17. N. 3. P. 293–297.
- Doyle J. J., Doyle J. L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // Focus. 1990. V. 12. N. 1. P. 13–15.
- Fang P., Niu Sh., Yuan H., Li Zh., Zhang Y., Yuan L., Li W. Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (Pinaceae) // Appl. Plant Sci. 2014. V. 2. Iss. 1. Article number 1300057.
- Farjon A. Pines: drawings and descriptions of the genus *Pinus*. 2nd ed. Leiden, Boston: Brill, 2005. 235 p.
- Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F., Baier R., Kavaliuskas D., Finzgar D., Alizoti P., Bozic G., Avramidou E., Konnert M., Kraigher H. Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions // Environ. Monitor. Assess. 2016. V. 188. Article number 493. 12 p.
- Korbie D. J., Mattick J. S. Touchdown PCR for increased specificity and sensitivity in PCR amplification // Nat. Protocols. 2008. V. 3. N. 9. P. 1452–1456.
- Liewlaksaneeyanawin C., Ritland C. E., El-Kassaby Y. A., Ritland K. Single-copy, species-transferable microsatellite markers developed from loblolly pine ESTs // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 109. N. 2. P. 361–369.
- Majeed A., Singh A., Choudhary Sh., Bhardwaj P. Transcriptome characterization and development of functional polymorphic SSR marker resource for Himalayan endangered species, *Taxus contorta* (Griff) // Industr. Crops Products. 2019. V. 140. Article number 111600.
- Meirmans P. G. Using the AMOVA framework to estimate a standardized genetic differentiation measure // Evolution. 2006. V. 60. N. 11. P. 2399–2402.
- Meirmans P. G., Hedrick P. W. Assessing population structure: FST and related measures // Molecul. Ecol. Res. 2011. V. 11. N. 1. P. 5–18.
- Merritt B. J., Culley T. M., Avanesyan A., Stokes R., Brzyski J. An empirical review: characteristics of plant microsatellite markers that confer higher levels of genetic variation // Appl. Plant Sci. 2015. V. 3. N. 8. Article number 1500025.
- Nowakowska J. Microsatellite markers in analysis of forest tree populations // Microsatellite markers / I. Y. Abdurakhmonov (Ed.). Open Sci. INTECH, 2016. P. 95–116.
- Oreshkova N. V., Bondar E. I., Putintseva Yu. A., Sharov V. V., Kuzmin D. A., Krutovsky K. V. Development of nuclear microsatellite markers with long (tri-, tetra-, penta- and hexanucleotide) motifs for three larch species based on the *de novo* whole genome sequencing of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) // Rus. J. Genet. 2019. V. 55. N. 4. P. 444–450 (Original Rus. Text © N. V. Oreshkova, E. I. Bondar, Yu. A. Putintseva, V. V. Sharov, D. A. Kuzmin, K. V. Krutovsky, 2019, publ. in Genetika. 2019. V. 55. N. 4. P. 418–425).
- Oreshkova N. V., Bondar E. I., Sharov V. V., Dhungana S. P., Gailing O., Krutovsky K. V. Population genetic variation of microsatellite markers developed for Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) and European silver fir (*Abies alba* Mill.) using whole genome sequencing data // Plant Genet. Res.: Characterization and Utilization. 2023. V. 21. N. 2. P. 149–158.
- Oreshkova N. V., Putintseva Yu. A., Sharov V. V., Kuzmin D. A., Krutovsky K. V. Development of microsatellite genetic markers in Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) based on the *de novo* whole genome sequencing // Rus. J. Genet. 2017. V. 53. N. 11. P. 1194–1199 (Original Rus. Text © N. V. Oreshkova, Yu. A. Putintseva, V. V. Sharov, D. A. Kuzmin, K. V. Krutovsky, 2017, publ. in Genetika. 2017. V. 53. N. 11. P. 1278–1284).

- Peakall R. O. D., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecul. Ecol. Not.* 2006. V. 6. N. 1. P. 288–295.
- Portela R. M., Medalha L. M. D. S., Quadros J. F. D. S., De Lara J. H., Feitosa Q. A., Costa J. G., Paludeto J. G. Z., Gomes C. A. F. C. Microsatellite markers in the sustainable management of forest genetic resources // *IOSR J. Business and Manag.* 2024. V. 26. Iss. 2. Ser. 7. P. 37–45.
- Porth I., El-Kassaby Y. A. Assessment of the genetic diversity in forest tree populations using molecular markers // *Diversity*. 2014. V. 6. N. 2. P. 283.
- Richardson D. M. (Ed.). *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1998. 527 p.
- Rozen S., Skaletsky H. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers // *Bioinformatics methods and protocols. Methods in molecular biology* / S. Misener, S. Krawetz (Eds.). Totowa: Humana Press, 1999. V. 132 P. 365–386.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S. T., Gonzalez-Martinez S. C., Vendramin G. G. Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L. // *Conserv. Genet. Res.* 2012. V. 4. N. 2. P. 231–234.
- Tóth E. G., Vendramin G. G., Bagnoli F., Cseke K., Höhn M. High genetic diversity and distinct origin of recently fragmented Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations along the Carpathians and the Pannonian Basin // *Tree Genet. Genom.* 2017. V. 13. Article number 47.
- Ueno S., Wen Y., Tsumura Y. Development of EST-SSR markers for *Taxus cuspidata* from publicly available transcriptome sequences // *Biochem. Syst. Ecol.* 2015. V. 63. P. 20–26.
- Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B. C., Remm M., Rozen S. G. Primer3 – new capabilities and interfaces // *Nucleic Acids Res.* 2012. V. 40. Article number 115.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W. F., Wills D. P. M., Shipley P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Molecul. Ecol. Not.* 2004. V. 4. N. 3. P. 535–538.
- Van Oosterhout C., Weetman D., Hutchinson W. F. Estimation and adjustment of microsatellite null alleles in nonequilibrium populations // *Molecul. Ecol. Not.* 2006. V. 6. N. 1. P. 255–256.
- Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // *Evolution*. 1965. V. 19. N. 3. P. 395–420.
- Żukowska W. B., Wójcikiewicz B., Lewandowski A., Łászló R., Wachowiak W. Genetic variation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Eurasia: impact of postglacial recolonization and human-mediated gene transfer // *Ann. For. Sci.* 2023. V. 80. Iss. 1. Article number 42.

DEVELOPMENT OF MICROSATELLITE MARKERS WITH LONG MOTIFS FOR SCOTS PINE BASED ON WHOLE-GENOME *de novo* SEQUENCING

N. V. Oreshkova^{1, 2, 3}, E. I. Bondar^{1, 3}, V. V. Sharov^{1, 3}, K. V. Krutovsky^{3, 4, 5, 6}

¹ Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² 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

³ Siberian Federal University Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

⁴ N.I. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences Gubkin str., 3, Moscow, 119991 Russian Federation

⁵ G.F. Morozov Voronezh State Forest Engineering University Timiryazev str., 8, Voronezh, 394087 Russian Federation

⁶ Georg-August University of Göttingen Gottingen, 37077 Germany

E-mail: oreshkova@ksc.krasn.ru, bone-post@yandex.ru, vsharov@sfu-kras.ru, konstantin.krutovsky@forst.uni-goettingen.de

Modern methods of whole-genome sequencing have made it possible to develop a large number of DNA markers, both selectively neutral and functional. Microsatellite loci are the most informative, reproducible, relatively inexpensive and highly polymorphic among other genetic markers. Whole-genome sequencing significantly simplifies their search and development. The article is devoted to the development of new microsatellite markers for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Several thousand contigs containing microsatellite loci with tri-, tetra- and pentanucleotide motifs were selected in the draft genome assembly of Scots pine obtained by the authors. The search was specifically focused on loci with a repetitive motif length longer than two nucleotides, as the most reliable for genotyping even in a simple gel electrophoresis. A total of 39 primer pairs were tested. Of these, six loci with tri-, tetra- and pentanucleotide repeats were ultimately selected, which showed a high level of polymorphism, reliable genotyping, and were additionally tested in two populations from the Severo-Yeniseisky and Kuraginsky districts in Krasnoyarsk Region (East Siberia, Russia) and compared with other populations and marker sets according to published data. The developed markers can be used in the future in various population genetic studies and for identifying the origin of wood and plant material.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., genetic diversity, whole genome sequencing, heterozygosity, conifers, population genetic analysis, microsatellite markers, SSRs.

How to cite: Oreshkova N. V., Bondar E. I., Sharov V. V., Krutovsky K. V. Development of microsatellite markers with long motifs for Scots pine based on whole-genome *de novo* sequencing // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 23–33 (in Russian with English abstract and references).

УДК 581.51+57.087.1

РЕГЛАМЕНТАЦИЯ И АВТОМАТИЗАЦИЯ ПЕРЕКРЕСТНОЙ ДАТИРОВКИ ДРЕВЕСНО-КОЛЬЦЕВЫХ ХРОНОЛОГИЙ ПРИ ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

В. А. Осколков, Р. С. Мориц, В. И. Воронин, Н. Н. Мичурин

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132*

E-mail: vosk@sifibr.irk.ru, mordendro@gmail.com, bioin@sifibr.irk.ru, NikitaDranik@Hotmail.com

Поступила в редакцию 03.09.2024 г.

Рассматривается подход к регламентации и автоматизации перекрестной датировки ширины годичных колец – неотъемлемого этапа при получении древесно-кольцевых хронологий. Он применяется повсеместно и может проводиться с использованием программных инструментов, но по-прежнему не регламентирован полностью и зависит от субъективных факторов. Классический подход перекрестной датировки основан на выборе одной или нескольких индивидуальных древесно-кольцевых хронологий (ИДКХ) в качестве референсных и поочередной датировке остальных хронологий относительно выбранных и имеет ряд ограничений. Представленный нами подход фактически повторяет его, но с той лишь разницей, что основной уклон сделан в сторону автоматизации процесса. При этом все ИДКХ могут выступать в роли референсных и датироваться между собой, объединяясь в отдельные выборки по уровню корреляции. Таким образом, по завершении процесса мы будем иметь множество выборок хорошо датированных ИДКХ, при том, что сами выборки, скорее всего, будут плохо коррелировать друг с другом. В исходной выборке останутся не коррелирующие между собой ИДКХ. Метод автоматизации перекрестной датировки был применен при создании обобщенных древесно-кольцевых хронологий *Muy 1510-2015AD*; *Muy 1 107BC-2015AD* и *Muy 2 3919-2053BC* (Муйско-Куандинская котловина, Бурятия) и позволил значительно повысить статистические показатели и качество обобщенных древесно-кольцевых хронологий.

Ключевые слова: *древесно-кольцевые хронологии, перекрестная датировка, регламентация, автоматизация, верификация.*

DOI: 10.15372/SJFS20250104

ВВЕДЕНИЕ

Перекрестная датировка – неотъемлемый этап при получении древесно-кольцевых хронологий, осуществляемый с поддержкой широкого спектра программных средств, упрощающих сам процесс перекрестной датировки (Rinn, 2003; Bunn, 2010), и позволяющих контролировать качество конечного результата (Grissino-Mayer, 2001). Зачастую перекрестная датировка затруднена слабым сигналом в индивидуальных древесно-кольцевых хронологиях (ИДКХ), пороками древесины, выпадением колец, наличием ложных колец, плохой сохранностью образцов (Li, 2022; Helama, 2023; Carroll, Sillett, 2023). Проблема слабого сигнала в настоящее время

частично решается применением альтернативных каналов информации, таких как посерийное фотодокументирование в высоком разрешении годичных колец с последующей перекрестной датировкой (Кузнецова и др., 2014) и изучение интенсивности синего спектра в этих изображениях (Rydval et al., 2014). Данный подход позволяет получить достаточно выраженный сигнал в тех случаях, когда ширина годичного кольца не отражает в должной мере сигнала условий среды. Однако он тоже имеет ряд ограничений.

Измерение ширины годичного кольца возможно даже в случае чрезвычайно сложных образцов (с плохой сохранностью либо с высоким содержанием пороков древесины) и позволяет в ручном режиме принимать решение о страте-

гии измерения и идентификации свидетельств внешнего воздействия (морозобойные кольца, пожарные подсушины и т. д.). Таким образом, использование ширины годичного кольца по-прежнему актуально, но перекрестная датировка материала может сопровождаться определенными сложностями.

Процесс перекрестной датировки ширины годичных колец хотя и применяется повсеместно и может проводиться с использованием программных инструментов, по-прежнему не регламентирован полностью и зависит от субъективных факторов (Levy et al., 2021). В то же время этот методический прием достаточно универсален и применим не только в анализе древесно-кольцевых хронологий, но и при изучении иных природных регистрирующих структур (Riechelmann et al., 2019; Römer et al., 2023; и др.). Это свидетельствует о том, что развитие методологического и инструментального арсенала исследователей в данной области продолжает сохранять актуальность (Румянцев и др., 2010; Maxwell et al., 2011).

Настоящая работа посвящена созданию универсального алгоритма перекрестной датировки древесно-кольцевых серий с целью регламентации и автоматизации (посредством реализации алгоритма в качестве компьютерной программы) данного процесса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ширину годичных колец измеряли под бинокулярным микроскопом MSP-2 (LOMO) при увеличении $\times 40$ на полуавтоматической компьютерной установке LINTAB с шагом в 10 мкм. Затем строили индивидуальные древесно-кольцевые хронологии. Посредством сочетания кросс-корреляционного анализа (Holmes, 1998) и графической перекрестной датировки (Douglass, 1919) определяли относительную (плавающую) или абсолютную (календарную) дату индивидуальных древесно-кольцевых хронологий. Кросс-корреляционный анализ реализовали в специализированном пакете программ для дендрохронологических исследований DPL-1994 (Holmes, 1998), графическую перекрестную датировку – в программном пакете TSAP-win (Rinn, 2003) с визуальным сопоставлением кривых изменчивости абсолютных значений радиального прироста. Возрастной тренд оценивали для каждого индивидуального дерева, возрастную кривую аппроксимировали негативной экспонентой, отно-

сительно которой рассчитывали индексы прироста. Затем ряды индексов усредняли для совокупности деревьев одного сайта (для живых деревьев) или временного периода (для полуископаемой древесины) и в итоге получалась стандартная обобщенная хронология (Methods..., 1990). Удаление возрастного тренда и построение хронологии проводили в пакете dplR для среды R (R Core Team, 2000–2024; Bunn, 2008). Контроль качества датировки выполняли в программе Cofecha (Holmes, 1998). Для параллельных вычислений использовали пакеты doParallel и foreach для среды R (Weston, Calaway, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Классический подход перекрестной датировки основан на выборе одной или нескольких индивидуальных древесно-кольцевых хронологий (ИДКХ) в качестве референсных и поочередной датировке остальных серий относительно выбранных (Rinn, 2003). Датированные ИДКХ объединяются в промежуточные обобщенные древесно-кольцевые хронологии (ОДКХ) и уже выступают в качестве референсных хронологий. Так продолжается до тех пор, пока все ИДКХ не будут перекрестно датированы. Далее следует проверка качества датировки с применением таких параметров, как средняя корреляция между сериями (RBAR), EPS, синхронность между всеми возможными сериями (GLK), межсериальная корреляция каждой ИДКХ с ОДКХ. Если отдельные ИДКХ не отражают общий сигнал в достаточной мере, они могут быть удалены.

Такой подход имеет ряд ограничений. Во-первых, сложно определиться с референсными хронологиями. Критерии, по которым они выбираются, бывают субъективными и весьма расплывчатыми. В них могут содержаться ошибки (ложное кольцо, выпавшее кольцо – особенно в полуископаемой древесине), что усложняет процесс датировки, вызывая ряд проблем и неопределенностей. Во-вторых, если по тем или иным причинам выборка содержит разные подгруппы (разные древесные породы, образцы из различных местообитаний), классический процесс перекрестной датировки может быть усложнен, а подвыборки могут быть выявлены уже на этапе кластеризации перекрестно-датированного материала. В-третьих, перекрестная датировка больших разнородных выборок – это субъективный «творческий» процесс, который несколько усложняет повторяемость и верифи-

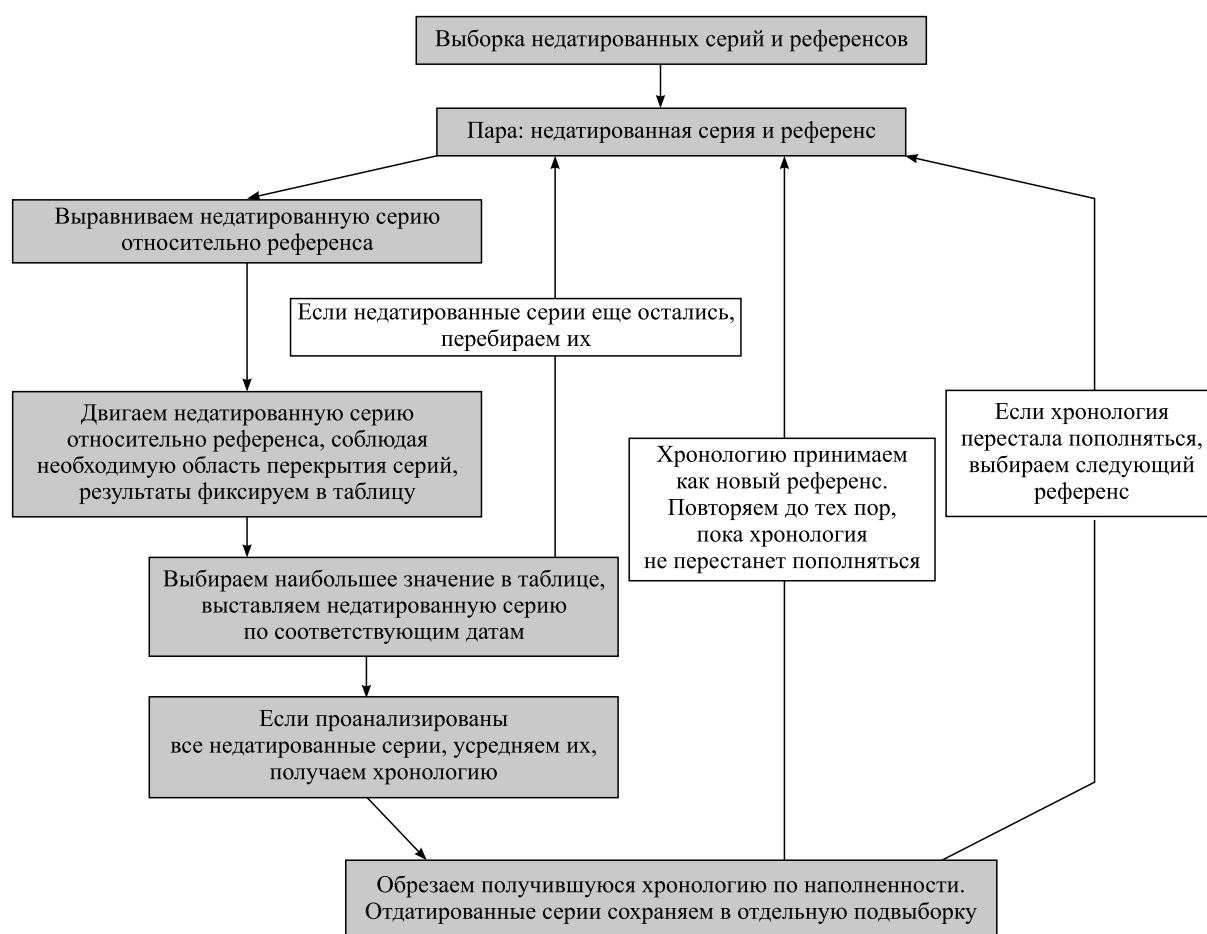


Рис. 1. Перекрестная датировка с имеющимися референсами, абсолютно или относительно (радиоуглерод) датированными и недатированными сериями (ИДКХ с неустановленной датировкой (Rinn, 2003)).

цируемость конечной работы, а также затрудняет планирование до начала работы.

Наш подход фактически повторяет классическую методику перекрестной датировки, но с той лишь разницей, что основной уклон сделан в сторону автоматизации процесса. Большая часть проблем классического метода, даже с учетом применения специального программного обеспечения, подразумевает множество повторяющихся операций. При наличии абсолютно или относительно датированных референсов пригоден следующий подход (рис. 1).

Каждая ИДКХ перекрестно датируется со всеми референсами и относится к соответствующей группе. Датированными считаются только те ИДКХ, которые имеют лучшие результаты датировки и соответствуют минимальным критериям, заданным пользователем заранее. Совокупность плавающих ОДКХ, полученных из групп относительно датированных ИДКХ, перекрестно датируются между собой. Не вошедшие в анализ ИДКХ требуют дополнительного перекрестного датирования.

На первом этапе создается первичная хронология. Для этого каждая ИДКХ в выборке становится референсом, относительно которого датируются все остальные хронологии (рис. 2).

В дальнейшем наиболее наполненная первичная выборка удаляется из общей выборки и усредняется в ОДКХ. Относительно ее датируются остальные ИДКХ, и те, которые соответствуют критериям надежной датировки, также вносятся в первичную выборку и удаляются из основной выборки. Процесс повторяется до тех пор, пока относительно первичной хронологии не перестанут датироваться ИДКХ из основной выборки. Как только это происходит, все оставшиеся ИДКХ вновь принимаются как референсы, и процесс повторяется в более широком масштабе, но датированные хронологии записываются уже в отдельную выборку. Таким образом, по завершении процесса мы имеем ряд выборок надежно перекрестно датированных ИДКХ, при том, что сами выборки могут плохо коррелировать друг с другом. В исходной выборке останутся не коррелирующие между собой ИДКХ.

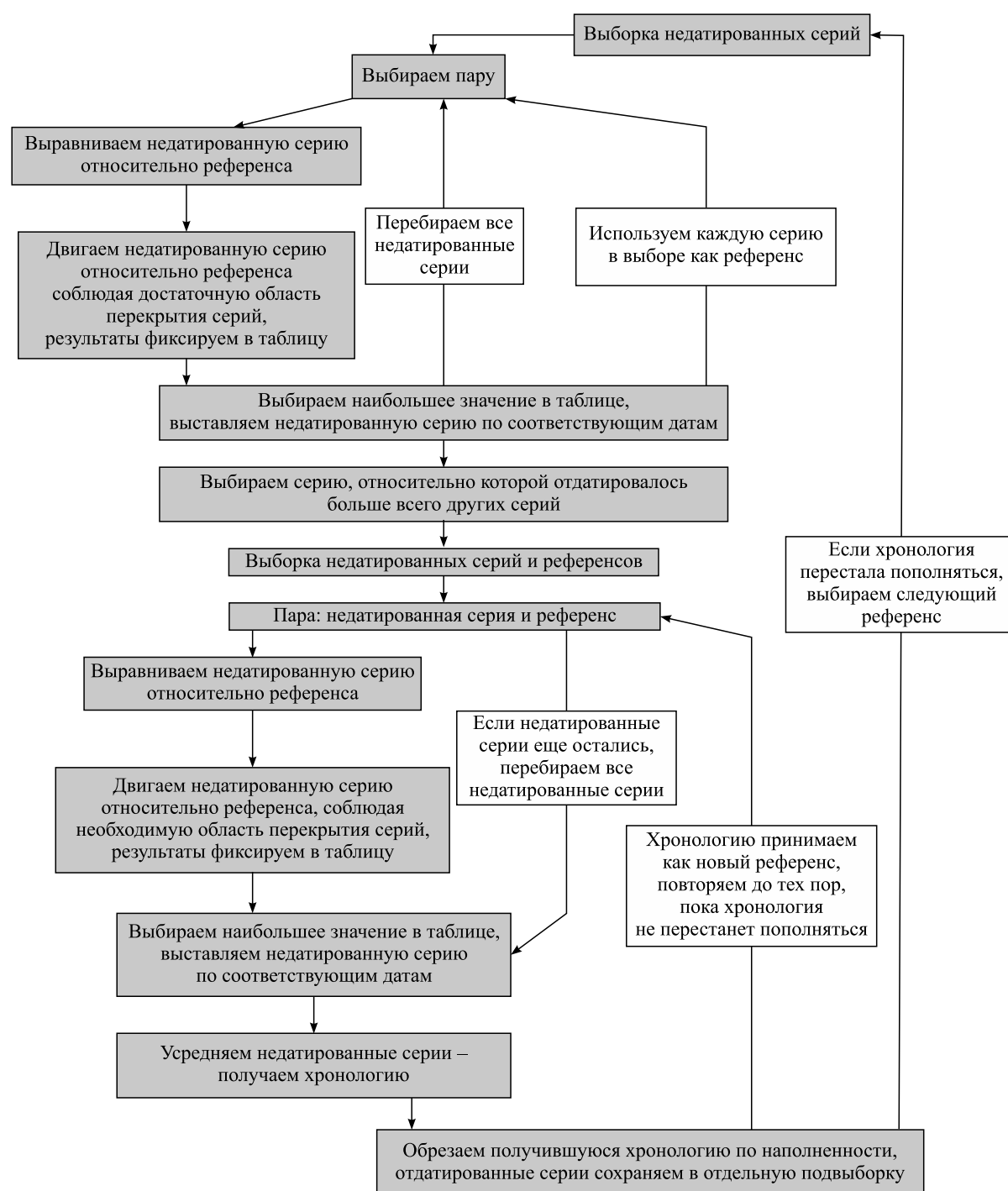


Рис. 2. Перекрестная датировка без референсов.

Данный подход тестировался с использованием комбинации ИДКХ из различных местобитаний и относящихся к различным породам, в результате чего они были четко разделены на отдельные подвыборки.

Сам процесс можно разделить на два чередующихся этапа: выбор референса и рост подвыборки. Первый этап достаточно просто реализуется с применением параллельных вычислений, что существенно ускоряет его реализацию,

однако второй этап подразумевает последовательное использование результатов предыдущей итерации с последующей. Выполнение вычислений занимает здесь достаточно много времени, при этом длительность процесса слабо прогнозируема.

Анализ корреляционных связей внутри готовых выборок может выявить отдельные ИДКХ, которые ослабляют общий сигнал. Такие хронологии следует поочередно удалять, повторяя

анализ связей внутри выборки. Наиболее простым решением является оценка корреляции каждой ИДКХ с ОДКХ, удаление наименее коррелирующей ИДКХ, перестройка ОДКХ и повторение процесса.

Таким образом, нам удалось автоматизировать процесс перекрестной датировки сложных выборок, особенно ИДКХ с заведомо неизвестными датами, так называемых «плавающих хронологий». Верификация метода «автоматизации перекрестной датировки» была проведена при создании ОДКХ Muу 1510-2015AD; Muу 1 107BC-2015AD и Muу 2 3919-2053BC.

В Муйско-Куандинской котловине в Бурятии имеется обилие хорошо сохранившейся полуйскопаемой древесины голоценового возраста, как на дневной поверхности, так и в аллювиальных береговых песчаных отложениях, высота которых в ряде мест достигает 30 м и более. Нами получены образцы древесины живых деревьев в пределах Муйско-Куандинской котловины с островов, образованных древесными завалами и песчаными наносами, а также погребенной (полуйскопаемой) древесины, обнажившейся в результате размыва песчаных берегов Муи. Часть образцов, имеющая большой биологический возраст и глубокое залегание в береговых обнажениях, отдана для радиоизотопного датирования, которое проводилось в Геологическом институте РАН (Москва), Eidgenossische Technische Hochschule (Zurich, Switzerland), Beta

analytic inc. (Miami, Florida, USA) и Институте мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск). Были получены 32 радиоизотопные даты. При этом оказалось, что пять образцов относится к современному периоду, а остальные с учетом дублей распределились во временном диапазоне от 100–400 AD до 43000 BP. Из-за сложности и неоднозначности в возрастных характеристиках некоторых образцов и физической невозможностью датировать большинство из них с помощью радиоизотопного метода возникла необходимость помимо классической перекрестной датировки ИДКХ образцов применить разработанную нами и приведенную выше методику автоматической перекрестной датировки. В частности, для хронологии Muу сравнительный анализ показал, что при этом были значительно повышены статистические параметры и качество хронологий, при том, что количество использованных образцов практически осталось неизменным (79 при автоматической датировке, 78 при классической). Это позволило нам верифицировать «автоматический метод перекрестной датировки» (рис. 3, табл. 1).

С использованием метода автоматизации перекрестной датировки нами также были созданы многовековая непрерывная ОДКХ по лиственнице для Муйско-Куандинской котловины, охватывающая более 1500 лет периода позднего голоцена, и ряд плавающих хронологий, характеризующий рост лиственницы на протяжении

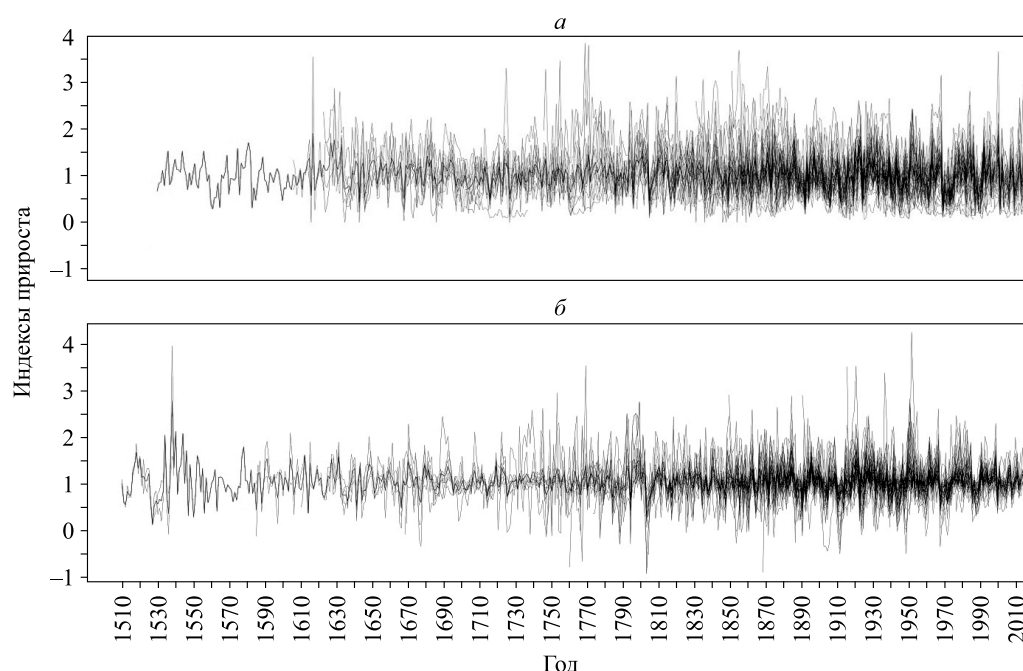


Рис. 3. Индивидуальные ДКХ лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.).

Перекрестная датировка: а – классическая (ручная), б – автоматизированная.

Таблица 1. Сравнение статистических показателей двух хронологий Мую, сделанных классическим методом перекрестной датировки (Мую mas 1) и автоматизированным способом (Мую mas 2)

Хронология	Год		Протяженность, лет	n	RBAR	EPS	SNR	GLK	Межсерийная корреляция	
	первый	последний							min	max
Мую mas 1	1528	2015	488	78	0.242	0.941	24.878	0.61	0.26	0.60
Мую mas 2	1510	2015	506	79	0.297	0.971	33.346	0.63	0.33	0.69

Таблица 2. Статистические показатели хронологий Мую 1 и Мую 2, полученных автоматизированным способом

Хронология	Год		Протяженность, лет	n	RBAR	EPS	SNR	GLK	Межсерийная корреляция	
	первый	последний							min	max
Мую 1	–107	2015	2123	185	0.24	0.97	24.878	0.56	0.26	0.67
Мую 2	3919BC	2053BC	1866	79	0.297	0.971	33.346	0.54	0.33	0.69

всего периода голоцена и позднего плейстоцена (Воронин и др., 2017).

В ходе дальнейшей работы новый материал позволил построить две непрерывные двухтысячелетние древесно-кольцевые хронологии (Мую 1 107BC-2015AD и Мую 2 3919-2053BC), по которым можно восстановить и проанализи-

ровать изменчивость климата значительной части голоцена в Северном Забайкалье (табл. 2).

На рис. 4 показаны ИДКХ лиственницы, вошедшие в абсолютно датированную обобщенную древесно-кольцевую хронологию Мую 1, а на рис. 5 – стандартизированные ОДКХ, вошедшие в хронологию Мую 2.

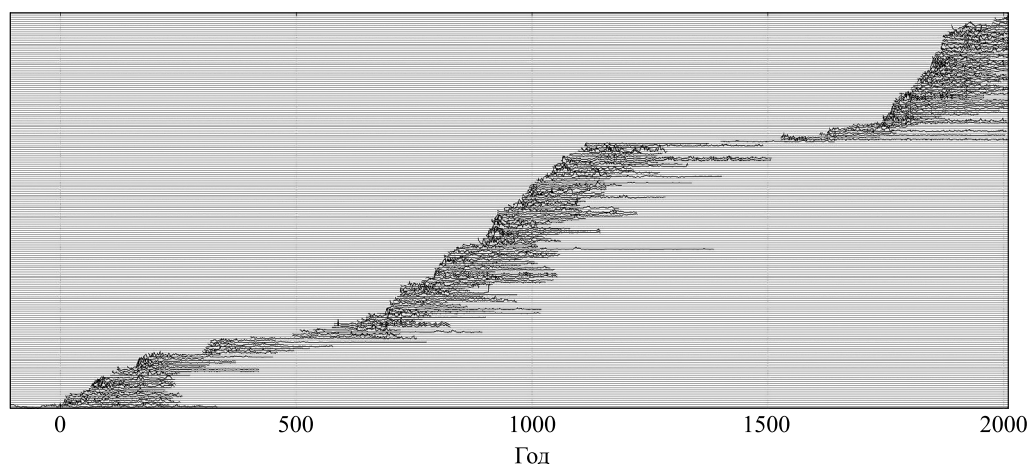


Рис. 4. ИДКХ лиственницы, положенные в основу ОДКХ Мую 1.

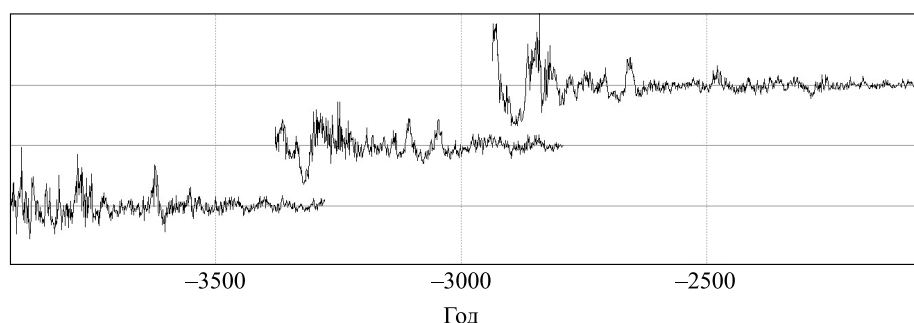


Рис. 5. Стандартизированные ОДКХ временного периода 3919 ÷ 2053 BC, вошедшие в хронологию Мую 2.

У остальных плавающих обобщенных хронологий, основанных на использовании ИДКХ с полученными ранее радиоизотопными датировками и не вошедших в ОДКХ Муу 1 и Муу 2, методом автоматизации перекрестной датировки также удалось значительно повысить уровень их статистических показателей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, нами был регламентирован и автоматизирован процесс перекрестной датировки древесно-кольцевых хронологий, что позволило минимизировать субъективный подход и сократить временные затраты при дендрохронологических исследованиях. Методом автоматизации перекрестной датировки также удалось значительно повысить статистические показатели и качество обобщенных древесно-кольцевых хронологий.

Разработанный нами алгоритм реализован в программной среде R, однако его простота позволяет реализовать его в любых подходящих программных средствах. В перспективе данный алгоритм будет реализован в виде отдельного пакета для среды R и доступен широкому кругу исследователей.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН № 122041100058-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронин В. И., Осколков В. А., Буянтуев В. А., Мориц Р. С., Швецов С. Г. Многовековая цикличность динамики природных условий, зафиксированная в сверхдлинной древесно-кольцевой хронологии «Муя» // Евразия в кайнозое. Стратиграфия, палеоэкология, культуры. 2017. № 6. С. 72–78.

Кузнецова Е., Николаев Д., Григорьев А. Разработка методов выделения годичных колец на фотографиях поперечных спилов деревьев и построения перекрестных датировок по серии изображений // Информационные технологии и системы: 38 конференц.-школа ИППИ РАН, 1–5 сент. 2014, Нижний Новгород, Россия. Нижний Новгород, 2014. С. 218–228.

Румянцев Д. Е., Соломина О. Н., Липаткин В. А., Мацковский В. В., Кухта А. Е., Николаев Д. К. Возможности перекрестного датирования хронологий сосны обыкновенной и ели европейской в центральной части Восточно-Европейской равнины // Лесн. вестн. 2010. № 3. С. 67–75.

Bunn A. G. A dendrochronology program library in R (dplR) // Dendrochronologia. 2008. V. 26. N. 2. P. 115–124.

Bunn A. G. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library // Dendrochronologia. 2010. V. 28. N. 4. P. 251–258.

Douglass A. E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington DC: Carnegie Inst., 1919. 127 p.

Carroll A. L., Sillett S. C. Overcoming crossdating challenges to generate ring-width chronologies for *Sequoia sempervirens* across its native range // Dendrochronologia. 2023. V. 78. Article number 126063. 16 p.

Grissino-Mayer H. D. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA // Tree Ring Res. 2001. V. 57. N. 2. P. 205–221.

Helama S. Distinguishing type I and II errors in statistical tree-ring dating // Quatern. Geochron. 2023. V. 78. Article number 101470. 10 p.

Holmes R. L. Dendrochronology program library – user manual. Lab. tree-ring res., Univ. Arizona, Tucson, Arizona, USA, 1998. 130 p.

Levy E., Piasetzky E., Fantalkin A. Archaeological cross dating: a formalized scheme // Archaeol. Anthropol. Sci. 2021. V. 13. Iss. 1. Article number 184. 30 p.

Li D. If a tree grows no ring and no one is around: how scientists deal with missing tree rings // Climatic Change. 2022. V. 174. N. 1. P. 1–19.

Maxwell R. S., Wixom J. A., Hessl A. E. A comparison of two techniques for measuring and crossdating tree rings // Dendrochronologia. 2011. V. 29. N. 4. P. 237–243.

Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences / E. R. Cook, L. A. Kairiukstis (Eds.). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.

R Core Team. R language definition. Vienna, Austria. 2000–2024. <https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/R-lang.html>.

Riechelmann D. F. C., Fohlmeister J., Kluge T., Jochum K. P., Richter D. K., Deininger M. Evaluating the potential of tree-ring methodology for cross-dating of three annually laminated stalagmites from Zoolithencave (SE Germany) // Quatern. Geochron. 2019. N. 52. P. 37–50.

Rinn F. TSAP-Win. Time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. User reference. Heidelberg, Germany, 2003. 110 p.

Römer P., Reinig F., Konter O., Friedrich R., Urban O., Čáslavský J., Pernicová N., Trnka M., Büntgen U., Esper J. Multi-proxy crossdating extends the longest high-elevation tree-ring chronology from the Mediterranean // Dendrochronologia. 2023. V. 79. Article number 126085. 9 p.

Rydval M., Larsson L. Å., McGlynn L., Gunnarson B. E., Loader N. J., Young G. H., Wilson R. Blue intensity for dendroclimatology: should we have the blues? Experiments from Scotland // Dendrochronologia. 2014. V. 32. N. 3. P. 191–204.

Weston S., Calaway R. Getting started with doParallel and foreach. The comprehensive R Archive Network, 2022. <https://cran.r-project.org/web/packages/doParallel/vignettes/gettingstarted Parallel.pdf>

REGULATION AND AUTOMATION OF CROSS DATING OF TREE-RING CHRONOLOGIES IN DENDROCHRONOLOGICAL STUDIES

V. A. Oskolkov, R. S. Moritz, V. I. Voronin, N. N. Michurin

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Lermontov str., 132, Irkutsk, 664033 Russian Federation*

E-mail: vosk@sifibr.irk.ru, mordendro@gmail.com, bioin@sifibr.irk.ru, NikitaDranik@Hotmail.com

The article discusses an approach to regulating and automating cross-dating, which is an integral stage in obtaining tree-ring chronologies. The process of cross-dating the width of annual rings, although it is widely used and can be produced using software tools, is still not fully regulated and depends on subjective factors. The classical approach to cross-dating is based on the selection of one or more individual tree-ring chronologies (ITRC) as reference, and sequential dating of the remaining series relative to the selected ones. This approach has a number of restrictions. Our approach actually repeats the classical cross-dating technique, but with the only difference that the main bias is towards automating the process. In this case, all ITRCs can act as references and be dated among themselves, combining into separate selections based on the correlation level. Thus, upon completion of the process, we will have many selections of well-dated ITRCs, despite the fact that the selections themselves will most likely correlate poorly with each other. The initial selection will contain ITRCs that do not correlate with each other. Analysis of correlation links within the finished selections can reveal individual ITRCs that spoil the overall signal. Such chronologies should be removed one by one, repeating the analysis of links within the selection. The simplest solution is to evaluate the correlation of each ITRC with the generalized tree-ring chronologies (GTRC) and remove the least correlating ITRC, reconstruct the GTRC and repeat the process. Verification of the “automated cross-dating” method was carried out when creating the GTRCs Muy 1510-2015AD; Muy1 107BC-2015AD and Muy2 3919-2053BC (Muya-Kuandinskaya Basin, Buryatia). The automated cross-dating method also made it possible to significantly improve the statistical marks and quality of the generalized tree-ring chronologies.

Keywords: *tree-ring chronology, cross-dating, regulation, automation, verification.*

How to cite: Oskolkov V. A., Moritz R. S., Voronin V. I., Michurin N. N. Regulation and automation of cross dating of tree-ring chronologies in dendrochronological studies // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 34–41 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*2

КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ВОПРОСЫ СОХРАНЕНИЯ ЗАЩИТНЫХ ЛЕСОВ

В. И. Желдак*Всероссийский НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства
141200, Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 15*

E-mail: lesvig@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.10.2024 г.

Рассмотрены актуальные вопросы сохранения защитных лесов, поддержания их в состоянии постоянного эффективного выполнения целевых функций с учетом региональной специфики природных и социально-эколого-экономических условий. На основе использования исторически выработанного системного приоритетно-целевого метода лесоводства установлены причины возникновения и периодического обострения данной проблемы, представлены применявшиеся варианты ее решения, их обоснованность и эффективность, дана оценка существующей системы лесоводства для защитных лесов, ее применения в нормативных правовых документах и на практике, выделены основные принципы совершенствования системного лесоводственного обеспечения содержания, сохранения защитных лесов при оптимизации сбалансированного эколого-ресурсного лесопользования, определены направления реализации общих приоритетно-целевых лесоводственных систем содержания, сохранения защитных лесов на региональном уровне в зависимости от разнообразия природных свойств лесов, разделения их по целевому назначению, доступности для выполнения лесоводственных мероприятий, а также социально-эколого-экономических условий. Сформирована принципиальная схема решения федерально-региональных вопросов содержания, сохранения защитных лесов и многоцелевого эколого-ресурсного пользования ими по лесоводственным районам в границах определенных территориальных образований. Разработанные методические положения могут использоваться при постановке и осуществлении исследований для создания научно-обоснованной нормативной базы регламентирования и дифференцированного применения систем лесоводственных мероприятий в защитных лесах территорий, выделяемых согласно таксонам их лесоводственного районирования – лесоводственных областей, округов и районов в пределах Европейско-Уральской части страны, Сибири и Дальнего Востока, а также субъектов Российской Федерации.

Ключевые слова: *защитные леса, приоритетно-целевые системы лесоводства, лесоводственные районы, содержание, сохранение лесов, целевое назначение лесов.*

DOI: 10.15372/SJFS20250105

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на более чем 100-летнюю историю выделения защитных лесов (в современном понимании) в стране, представляющих участки и комплексы уникальных природных экосистем, выполняющих важные экологические функции, проблема обращения с ними, обеспечения динамичного сохранения в устойчивом состоянии эффективного функционирования остается не решенной. Это связано не только с ее сложностью, изменением природных и социальных условий, но и, вероятно, с естественно действу-

ющим принципом – сохранить, не допуская воздействия на выделенные (особо охраняемые) природные объекты нарушающих их факторов, в том числе мероприятий лесного хозяйства – лесопользования, особенно рубок лесных насаждений, непосредственно или в той или иной мере направленных на заготовку древесины или связанных с ней, поэтому в них запрещалось проведение всех или отдельных мероприятий, в первую очередь рубок главного пользования (вырубки спелых, перестойных древостоев для заготовки древесины). Это позволило сохранить на определенное время, в том числе на многие

десятилетия экологически ценные насаждения (долговечных пород), но в условиях, где естественная смена старых, утрачивающих жизнеспособность древостоев не обеспечивалась, происходила их деградация, потеря устойчивости, функциональной роли.

Разработанная для защитных лесов специальная обновительная система лесоводственных мероприятий, направленная на их сохранение, включающая рубки ухода, обновления насаждений, воспринимается, вероятно, как вариант прежней, тем более что и реализуется нередко на практике подобно ей.

Специально разработанные для этих лесов рубки ухода (обновления, реконструкции и др.), тем более с заготовкой древесины, продолжают ограничиваться или запрещаться для применения в защитных лесах отдельных категорий и всех особо защитных участков. Исходя из тех же благих намерений, запрещается заготовка древесины в орехово-промысловых зонах, а кедр корейский (сосна корейская) (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) включен в Перечень видов (пород) деревьев и кустарников, заготовка древесины которых не допускается.

Цель настоящей работы – выделить с учетом меняющихся приоритетов отношения к лесам в обществе, периодически обостряющейся на протяжении более чем столетия проблемы сохранения защитных лесов на глобальном, региональном и локальном уровнях, общие принципы эффективного лесоводственного обеспечения их содержания (охраны, защиты, воспроизводства) в стране и направления региональной реализации по лесным (лесоводственным) районам. Для ее достижения на основе использования исторически выработанного системного приоритетно-целевого метода лесоводства рассмотрены причины возникновения проблемы сохранения защитных лесов, ее расширения, периодического обострения, а также варианты решения и их результативность; дана оценка принципиальных положений существующей системы лесоводства для защитных лесов и ее применения на практике в лесном хозяйстве; по мере накопления результатов исследований и опыта ведения лесного хозяйства в защитных лесах выделены совершенствуемые основные принципы системного лесоводственного обеспечения их содержания и сохранения при оптимизации пользования экосистемными (экологическими) функциями и ресурсами; определены направления реализации общих приоритетно-целевых лесоводственных систем содержания защитных лесов

на региональном уровне с учетом разнообразия природных свойств лесов, их целевого назначения, социально-эколого-экономических условий территорий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Решение задач базируется на использовании системного приоритетно-целевого метода лесоводства, включающего исторически преемственное рассмотрение, оценку возникающих вопросов ведения лесного хозяйства и лесопользования с учетом всего многообразия действующих факторов, природных, социально-эколого-экономических условий на разработку и применение лесоводственных мероприятий и их систем с установлением их приоритетности при выборе оптимальных вариантов, в том числе перспективных в связи с проявляющимися тенденциями изменения климата и его последствиями. В качестве материалов исследований использовались данные литературных источников, положения лесного законодательства и нормативных правовых документов, регламентирующих осуществление лесоводственных мероприятий в защитных лесах, а также разработки лесоводства для содержания защитных лесов и пользования ими.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

История возникновения проблемы сохранения защитных лесов, ее расширения, периодического обострения, а также варианты решения и их результативность. Проблема сохранения и содержания (охраны, защиты, воспроизводства) защитных лесов возникла с их появлением независимо от ее осознания – признания в обществе и на государственном уровне. Не считая выделения так называемых заповедных лесных рощ для охоты и лесов вдоль сплавных рек, строго охраняемых во времена Петра I (корабельных рощ), источника ценной древесины для кораблестроения, началом появления защитных лесов в нашей стране в близком к современному пониманию можно считать выделение первых заповедников со второй половины – конце XIX в. (на Северном Кавказе, Камчатке) и в начале XX в., создание Постановлением Правительства 1916 г. Бургузинского заповедника (Тихонов, 2007). В последующие десятилетия по мере образования других заповедников, выделе-

ния иных особо ценных лесных территорий, задача сохранения их сводилась в основном к охране, в первую очередь, вероятно, от пожаров, исключению вырубki древостоев для заготовки древесины, а также повреждений, связанных с подсочкой и иными видами (законного и незаконного) пользования лесом. Число таких объектов, их суммарная площадь в общей площади лесов были незначительны, что существенно не влияло на объем заготовки древесины, других лесных ресурсов даже в более или менее крупных районах, где были расположены такие леса. Включенные в состав этих охраняемых объектов наиболее ценные устойчивые насаждения в течение нескольких и даже многих десятилетий вполне могли существовать без проведения активных лесоводственных мероприятий.

Определенным этапным изменением отношения к накапливавшимся лесам особой охраны, особенно в южных малолесных районах страны, можно считать выделение в начале 30-х годов XX в. собственно защитных лесов лесокультурной зоны (1931 г.), а затем в 1936 г. – и лесов водоохранной зоны, сохранение которых, в том числе путем ограничения проведения рубок, закреплялось на государственном уровне (Тихонов, 2007). К этому периоду относится и определенная реакция известных ученых-лесоводов на проблему ведения лесного хозяйства в защитных лесах и возможные направления ее решения. В частности, М. Е. Ткаченко с соавт. (1939, с. 614) отмечали, что «В водоохранно-защитных лесах в запретной зоне, где главные рубки вообще запрещены, рубки ухода продолжают непрерывно и должны способствовать постепенному обновлению и улучшению фитоценоза».

М. М. Орлов в работе «Леса водоохранные, защитные и лесопарки. Устройство и ведение хозяйства», написанной в 30-е годы, но опубликованной только в 1983 г. (Орлов, 1983) изложил свой оригинальный подход к решению задачи смены старых поколений леса в защитных лесах, базирующийся, хотя и на существовавшей системе видов рубок (главного пользования) – выборочных, постепенных, но использовавшихся в особом комплексе вариантов с учетом специфики целевого назначения этих лесов.

Важнейшее основополагающее значение для формирования современной системы защитных лесов в стране имело Постановление Правительства СССР 1943 г., согласно которому леса были разделены по народно-хозяйственному значению на три группы с выделением лесов

I группы, выполняющих преимущественно водоохранные, защитные и другие экологические функции с разрешением проведения в них только рубок ухода, санитарных рубок, а в перестойных лесах – добровольно-выборочных (Тихонов, 2007). Ограничения проведения в этих лесах (фактически защитных) в целях их сохранения рубок главного пользования, тем более сплошных крупными лесосеками, предотвратило вырубку этих лесов в кризисный период восстановления народного хозяйства.

Однако проведением только традиционных рубок ухода и санитарных рубок в принципе невозможно было решить проблему поддержания насаждений защитных лесов в устойчивом жизнеспособном состоянии, эффективно выполняющих целевые функции, тем более сохранения качества древесины, которую можно было заготовить. Вероятно, с учетом обостряющейся проблемы эффективного ведения лесного хозяйства и лесопользования в защитных лесах в 50-е годы XX в. было принято решение о возможности проведения в лесах I группы определенных категорий защитности (запретные полосы лесов по берегам рек и других водоемов) лесовосстановительных рубок, отличающихся от типичных рубок главного пользования в лесах III и II групп более высоким возрастом назначения (проектирования), нормативами режима и лесоводственными требованиями к их проведению (Анучин, 1979; Тихонов, 2007). В целом лесовосстановительные рубки по своей сущности, содержанию не выходили за принципиальные рамки (положения) рубок главного пользования, но в них усиливалась вторая целевая установка рубки – для восстановления леса с вынесением ее в сложный термин на первое место. Введение лесовосстановительных рубок имело определенное значение для ослабления ограничений лесопользования и доступности содержания защитных лесов (ведения хозяйства в них), но не решало принципиально проблему.

Спустя еще несколько десятилетий проблема сохранения (поддержания) всех защитных лесов в эффективно функционирующем состоянии при рациональном использовании древесины старых, постепенно деградирующих древостоев продолжала обостряться, особенно в зонально-лесотипологических условиях, где естественное обновление простых одновозрастных насаждений не происходит без активного лесоводственного воздействия на лесные экосистемы. Научой и практикой предпринимались попытки решать вопросы ведения хозяйства

в защитных лесах в целом в отдельных регионах и типах лесных экосистем, в том числе за счет постоянного проведения выборочных санитарных рубок, продления возрастного периода проведения проходных рубок, разработки оригинальных методов и видов рубок переформирования лиственно-хвойных насаждений, санитарно-реконструктивных (восстановительных) рубок в кедровых лесах в рамках основных научных разработок, отраженных, в частности, в «Руководстве по организации и ведению хозяйства в кедровых лесах (кедр сибирский)» (1990а) и «Руководстве по организации и ведению хозяйства в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока (кедр корейский)» (1990б), а также в работах по изучению и сохранению ленточных боров и других особо ценных лесов, в которых изложены многие важные элементы содержания защитных лесов, не обеспечивающие решение проблемы в целом.

В связи с этим для принципиального решения проблемы органом управления лесами в стране (Госкомлесом СССР) в 80-е годы перед наукой была поставлена задача разработать определенную систему лесоводственных рубок в лесах I группы, где не ведутся рубки главного пользования (по существу, в защитных лесах). В результате проведенной НИР с учетом результатов многих научных исследований, представленных в литературных источниках, обобщения положительного и в основном отрицательного опыта применения разных вариантов рубок на практике – типа расширения возрастного периода проведения проходных рубок, не соответствующих по своим целям и нормативно-методическому режиму стадийному состоянию лесных насаждений, была разработана система рубок ухода обновления насаждений, которая нашла отражение в начале во «Временном наставлении по проведению рубок в лесах, где допускаются только рубки ухода и санитарные рубки» (1989), в последующем ее положения вошли в «Основные положения по рубкам ухода в лесах России» (1993), а также во многие региональные наставления в полном, неполном и фрагментарном видах. Она должна была пройти всестороннюю опытную проверку на практике во всех регионах страны, однако такие исследования, экспериментальные и опытные работы прервались в связи с известными кризисными историческими событиями в стране.

В новых социально-экономических условиях в Российской Федерации исследования по тематике защитных лесов проводились в основ-

ном фрагментарно в НИИ и отдельных вузах без должной проверки результатов на практике, так как для осуществления опытных рубок в рамках существующего регламентирования системных научных исследований практического лесоводства необходимо получение лесных участков в пользование, что для многих государственных научных учреждений, по существу, невозможно, поскольку на всей площади таких участков (в т. ч. лесничества, участкового лесничества) необходимо полностью вести лесное хозяйство (что могут и должны осуществлять специальные организации соответствующего профиля).

Целевые исследования по защитным лесам отдельных регионов, категорий защитных лесов привели к разработке систем нормативов по рубкам ухода, в том числе обновления насаждений на объектах, включенных в общие Правила ухода за лесами в виде приложений (Приказ..., 2020). Однако эти фрагментарные включения в действующий нормативный правовой документ – Правила ухода за лесами – не заменяют полноценные региональные правила, которые необходимо разрабатывать согласно Лесному кодексу РФ (2006) по каждому лесному району.

В целом проблема эффективного рационального ведения лесного хозяйства в защитных лесах с учетом их региональной зонально-типологической специфики остается нерешенной. К тому же, со времени принятия общей обновительной системы лесоводства для всех защитных лесов (с конца 80-х годов XX в.) произошли существенные изменения природных, социально-эколого-экономических условий в стране и в мире в целом, соответственно в развитии лесоводственных систем для лесов различного целевого назначения (Желдак и др., 2020, 2023), которые лишь частично отражены в действующем законодательстве и нормативных правовых документах.

Оценка принципиальных положений существующей системы лесоводства для защитных лесов и эффективности ее применения на практике в лесном хозяйстве. Выделение в общей глобальной (комплексной) системе систем приоритетно-целевого лесоводства (КПЦСЛВ) особого комплекса обновительно-природоохранных лесоводственных систем (КПЦСЛВ.Обн) для защитных лесов базируется на ключевых принципах, включая: формирование природно-целевой классификации лесов – объектов лесоводства (ПрдЦКЛВО), таксоны которой объединяют объекты лесоводства (ЛВО), сходные по природным свойствам и целевому

назначению; разработку приоритетно-целевых КПЦСЛВ.Обн с максимальным учетом закономерностей природных процессов динамики лесных насаждений и целевого назначения лесов (ЦНЛ), а также состояния их при реализации конкретных целей ведения лесного хозяйства и лесопользования.

При этом сохранение лесов всех категорий и особо защитных участков, за исключением тех, где не допускается любое вмешательство человека в природные процессы, обеспечивается не за счет строгих запретов и ограничений применения мероприятий содержания лесов и обеспечения лесопользования, в том числе сплошных рубок, заготовки древесины всех или отдельных пород (в частности, кедра), а путем разработки и использования систем лесоводственных мероприятий, позволяющих гарантировано поддерживать лесные экосистемы в целевом динамичном состоянии непрерывного эффективного выполнения первоприоритетных (согласно ЦНЛ) и других полезных функций. Оценка эффективности применяемых лесоводственных мероприятий и их систем содержания лесов и обеспечения эколого-ресурсного лесопользования осуществляется (при четком режиме их проведения) по объективным характеристикам состояния лесных экосистем – отличию его от проектируемого (научно обоснованного) целевого по объективным данным непрерывного мониторинга.

Разработка основной цепочки видов мероприятий приоритетно-целевых систем лесоводства (ПЦСЛВ) основного и производного типов (для ЛВО ценных и относительно ценных целевых – с коренными и производными древостоями) осуществляется по стадиям цикла лесовоспроизводства (начиная с любой стадии) – от лесовозобновления, образования и формирования молодняков до смены старых поколений леса в непротиворечивом соответствии естественным природным процессам, но не копируя их вероятностное многовариантное проявление, нередко в длительной деградации (разрушении) старых перестойных древостоев и постепенного восстановления коренных лесных экосистем через множество промежуточных форм.

Для участков ЛВО потенциально-целевых, малоценных насаждений, с утраченными по разным причинам фитоценозами (пожары, патология, сильные повреждения), а также многолетне-лесонепокрытых лесных земель разрабатываются и применяются функциональные комплексы приоритетно-целевых систем ле-

соводства с узловыми (под)системами переходного типа: переформировательного, реконструктивного, санитарно-восстановительного и первично-восстановительного. Они сочетаются непосредственно с системами основного типа или опосредованного через ПЦСЛВ производного и возможно других переходных типов.

Для участков нелесных земель, подлежащих облесению, в том числе с возобновлением лесной растительности, разрабатываются приоритетно-целевые системы начально-лесообразовательного типа, обеспечивающие выращивание и сохранение ценных целевых насаждений (в основном при лесокультурном лесоразведении), а также при необходимости (в зависимости от меняющихся условий) и вначале доступные нецелевые и относительно целевые, преобразуемые затем соответствующими системами мероприятий переходного и/или производного типов.

В качестве основных недостатков реализации на практике разработанных для защитных лесов комплексов систем лесоводственных мероприятий можно выделить:

- ограничения применения этих лесоводственных систем в лесах ряда категорий защитных лесов;
- установление возраста спелости аналогично возрастам рубки в эксплуатационных лесах с увеличением на один-два класса;
- замену в действующем Лесном кодексе исторически сложившейся в отечественном лесоводстве классификации лесоводственных рубок по их функционально-целевому назначению на формы рубок, устанавливаемые фактически по методам (выборочные, сплошные) с определением их как технологических процессов, в результате которых образуются лесоматериалы;
- замену региональных правил ухода за лесом приложениями рамочных нормативов формирования насаждений и установление особенностей для отдельных лесных районов.

Многие частные ограничения применения мероприятий в защитных лесах, в первую очередь лесоводственных рубок, в том числе в лесах орехово-промысловых зон в виде запрета заготовки древесины, введенные в правила ухода за лесами, базируются, вероятно, на исторически закрепившемся подходе к оценке проведения всех лесных рубок исключительно в целях вырубки деревьев для заготовки древесины, следовательно (по аналогии) и рубок ухода комплексов лесоводственных систем обновления насаждений, специально разработанных для сохранения защитных лесов в целевом состоянии.

Принципиальное целостное решение проблемы содержания (сохранения в законодательном выражении) защитных лесов осуществляется путем разработки (с последующим развитием, совершенствованием) приоритетно-целевых систем лесоводственных мероприятий для всех комплексных типов и видов объектов лесоводственной классификации лесов по целевому назначению (КТЛВЦНЛ), объединяющих сходные по функциональному значению категории защитных лесов и особо защитных участков лесов (рис. 1).

Совершенствование комплекса систем лесоводственных мероприятий содержания защитных лесов в рамках развития общей системы лесоводства в связи с меняющимися природными и социально-эколого-экономическими условиями. Лесоводству наряду с задачами, закрепленными, по существу, в целевом назначении лесов, в том числе не только по выделяемым законодательством видам ЦНЛ, но и по категориям защитных лесов, особо защитных участков лесов, необходимо также решать множество других задач, как традиционно существующих и периодически обостряющихся, так и связанных с относительно новыми экологическими проблемами и интенсификацией пользования лесом. В частности, в последние десятилетия XX в. – начале XXI в. резко обострилась глобальная проблема адаптации лесов и лесного комплекса к изменениям климата и его последствиям и повышения роли лесов в смягчении отрицательного влияния их на состояние окружающей природной среды (Константинов, Сергеев, 2016; Мартынюк, Филипчук, 2017; Ваганов и др., 2021).

Существенный вклад в решение этой проблемы может внести лесоводство путем совершенствования, адаптационного развития своих методов, приемов, мероприятий и их систем, а в широком понимании – и технологий управляющего корректирующего воздействия на направленность динамики лесных экосистем, определяющего формирование их видов по породному составу, структуре наиболее устойчивых в новых меняющихся условиях, эффективно выполняющих приоритетные целевые функции, а также связывание и консервацию углерода. Это относится к адаптации всех имеющихся и разрабатываемых комплексов систем лесоводственных мероприятий (адаптивных приоритетно-целевых), в том числе для защитных лесов, не заменяя их базовую направленность, определяемую спецификой ЦНЛ (Желдак и др., 2023; Желдак, 2023).

Решение этой сложной задачи с учетом приоритетного экологического значения и назначения каждой категории защитных лесов и особо защитных участков лесов, в том числе системно распределенных по видам и типам лесоводственной классификации ЦНЛ, должно базироваться на результатах конкретных исследований, проведенных на региональных зонально-типологических объектах при возможном учете, проверке в опыте общих принципиальных положений комплексов систем лесоводственных мероприятий. В рамках совершенствования (развития) этих мероприятий для ряда категорий защитных лесов имеется возможность усиления интенсивности режима выращивания насаждений на этапе их формирования с увеличением прироста древостоев – объемов депонирования углерода. Однако данные разработки не могут шаблонно распространяться на леса других категорий в разных региональных и зонально-типологических условиях без должного научного обоснования с использованием данных натурных исследований. То же относится к регулированию породного состава насаждений с научно обоснованным (и с учетом изменения климата) введением быстрорастущих пород, увеличением их доли, применением подсистем выращивания-переформирования лиственно-хвойных насаждений, в том числе с кедром под пологом, а также других лесоводственных мер интенсификации лесного хозяйства, сохранения биоразнообразия, повышения продуктивности лесов.

Увеличение вклада лесоводства, соответственно лесного хозяйства в решение современных экологических проблем сохранения особо ценных лесных экосистем, возможно в основном не за счет расширения совокупной площади защитных лесов, а путем совершенствования ведения лесного хозяйства на основе использования приведенных принципов адаптационного подхода к созданию комплексов лесоводственных систем для всех видов целевого назначения лесов, категорий защитных лесов и особо защитных участков, выделенных действующим Лесным кодексом и отраженных в таксонах лесоводственной классификации лесов по целевому назначению, открытой для ее совершенствования и развития. При этом, вероятно, давно назрела необходимость преобразования всей законодательной классификации лесов по целевому назначению с учетом современного и тем более перспективного приоритета экологической, биосферной ценности лесов, в том числе в сравнении с сохраняющейся ресурсной,

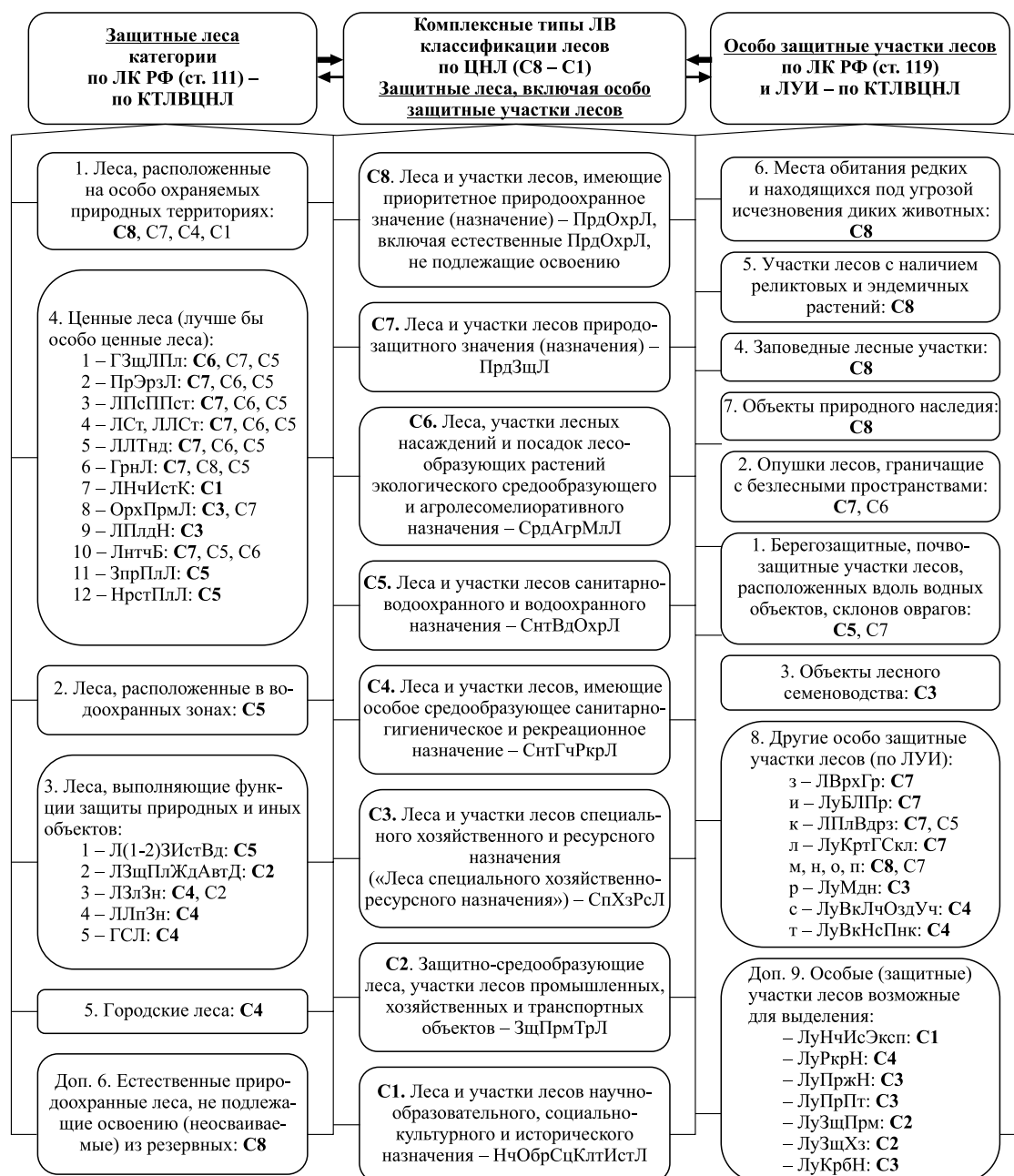


Рис. 1. Взаимосвязь комплексных типов лесоводственной классификации защитных лесов (включая особо защитные участки) с законодательным их делением на категории и выделением особо защитных участков лесов.

Составляющие сложных категорий защитных лесов и особо защитных участков лесов приведены в порядке, установленном в Лесном кодексе РФ с обозначением первыми буквами ключевых слов. При этом в развитие открытой (с позиции лесоводства) системы ЦНЛ выделенные пять категорий дополняются шестой – 6. «Естественные неосваиваемые леса», комплектуемые из состава резервных и, возможно, сохраняющихся особо ценных участков, массивов – эксплуатационных, а также и группой особых (защитных) участков лесов – 8, включающей участки рекреационного (ЛуркрН), противопожарного (ЛупржН), противопатологического – ЛупрПт (в частности, разделяющие массивы насаждений одной породы), а также защитные промышленных (ЛуЗщПрм), хозяйственных (ЛуЗщХз) объектов, создаваемых карбоновых полигонов (ЛукрбН), научно-исследовательских и экспериментальных работ (ЛунчИсЭксп) и др. Выделенным законодательством (и возможным для выделения) категориям защитных лесов и особо защитных участков лесов приведено в соответствие первоприоритетное (отмечено жирным шрифтом) целевое назначение типов лесоводственной классификации лесов по ЦНЛ (С8 – С1) для некоторых таксонов определены и др. приоритетные типы ЦНЛ. ЛК РФ – Лесной кодексе РФ, ЛУИ – лесоустроительная инструкция.

но с безусловным исключением критерия выделения вида эксплуатационных лесов, следовательно, замены принципа эксплуатации их (по существу, для заготовки древесины) на сбалансированное непрерывное неистощительное экологическое и ресурсное пользование лесом без снижения объемов изъятия ресурсов при системном содержании лесов с использованием развивающихся более совершенных технологий и технических средств, обеспечением мотивации (заинтересованности) всех исполнителей проектирования и осуществления мероприятий лесоводства – лесопользования на достижение главных целей – сохранение и увеличение экологического потенциала леса при рациональном использовании лесных ресурсов.

Имеются определенные возможности решения задач совершенствования, активного сохранения, по существу, содержания защитных лесов путем развития и адекватного применения на практике приоритетно-целевых систем лесоводственных мероприятий для лесов каждого из выделенных типов и видов объектов лесоводства приоритетно-целевого значения и назначения с учетом изменяющихся природных и социально-экономических условий, необходимости адаптации лесов и лесного комплекса к изменениям климата, интенсификации ведения лесного хозяйства и лесопользования, в том числе плантационного на базе создания лесных плантаций (Желдак и др., 2020, 2023; Желдак, 2023).

Особенно это актуально для ряда категорий защитных лесов и малолесных южных регионов страны лесостепной и степной зон, где все леса относятся к защитным, в том числе создаваемые на непригодных для использования по основному целевому назначению участках земель в виде лесных плантаций эколого-ресурсного назначения, карбоновых насаждений многоцелевого назначения, в рамках реализации лесоводственной концепции интенсификации содержания лесов и пользования лесами с учетом их целевого назначения и доступности (рис. 2).

Региональная реализация основных принципов ведения лесного хозяйства в защитных лесах. Согласно исторически выработанным принципам лесоводства, эффективность применения лесоводственных мероприятий в значительной мере обеспечивается соответствием их региональным зонально-лесотипологическим условиям с учетом специфики целевого назна-

чения лесов, потребностей и интенсивности лесопользования, определяемых уровнем социально-экономического развития территорий. В середине – второй половине XX в. принципы региональной конкретизации лесоводственных мероприятий в основном были реализованы в лесном хозяйстве путем перехода от единых нормативных документов, регламентирующих осуществление разработанных наукой и постоянно совершенствуемых мероприятий лесовоспроизводства, к региональным правилам, наставлениям, руководствам, в том числе по рубкам главного пользования и ухода, лесовосстановлению, устанавливаемым в рамках общих основных положений в крупных регионах страны. В последующем решались задачи и более детальной дифференциации их в нормативных и методических документах, разрабатываемых для более однородных по совокупности природных и социально-экономических условий районов, а при необходимости – и для отдельных субъектов страны.

Законодательные основы нормативно-правового развития регламентирования разработки и применения лесоводственных мероприятий в соответствии с географическим разнообразием лесов, лесорастительных условий согласно выделенным лесорастительным зонам и лесным районам заложены в действующем Лесном кодексе РФ, принятом в начале XXI в. (2006 г.). Однако законодательное положение – установление правил ухода за лесами, лесовосстановления и других нормативных правовых документов по лесным¹ районам не реализовано в полной мере до настоящего времени, в том числе и по ведению мероприятий ухода за лесными насаждениями в защитных лесах. Разработанные в качестве приложений таблицы основных рамочных нормативов проектирования рубок ухода формирования насаждений не могут заменить полностью правила ухода по каждому лесному району, установление которых, предусматривается Лесным кодексом. Введение в Правила так называемых особенностей осуществления лесоводственных мероприятий является лишь частичной мерой решения проблемы, тем более что они разработаны лишь по отдельным районам.

Системное решение проблемы может быть обеспечено на основе иерархически структурированного лесоводственного районирования

¹ Которые целесообразно заменить на лесоводственные районы территории страны (исключая, в частности, некорректные названия районов – лесной район степной, полупустынь и пустынь).

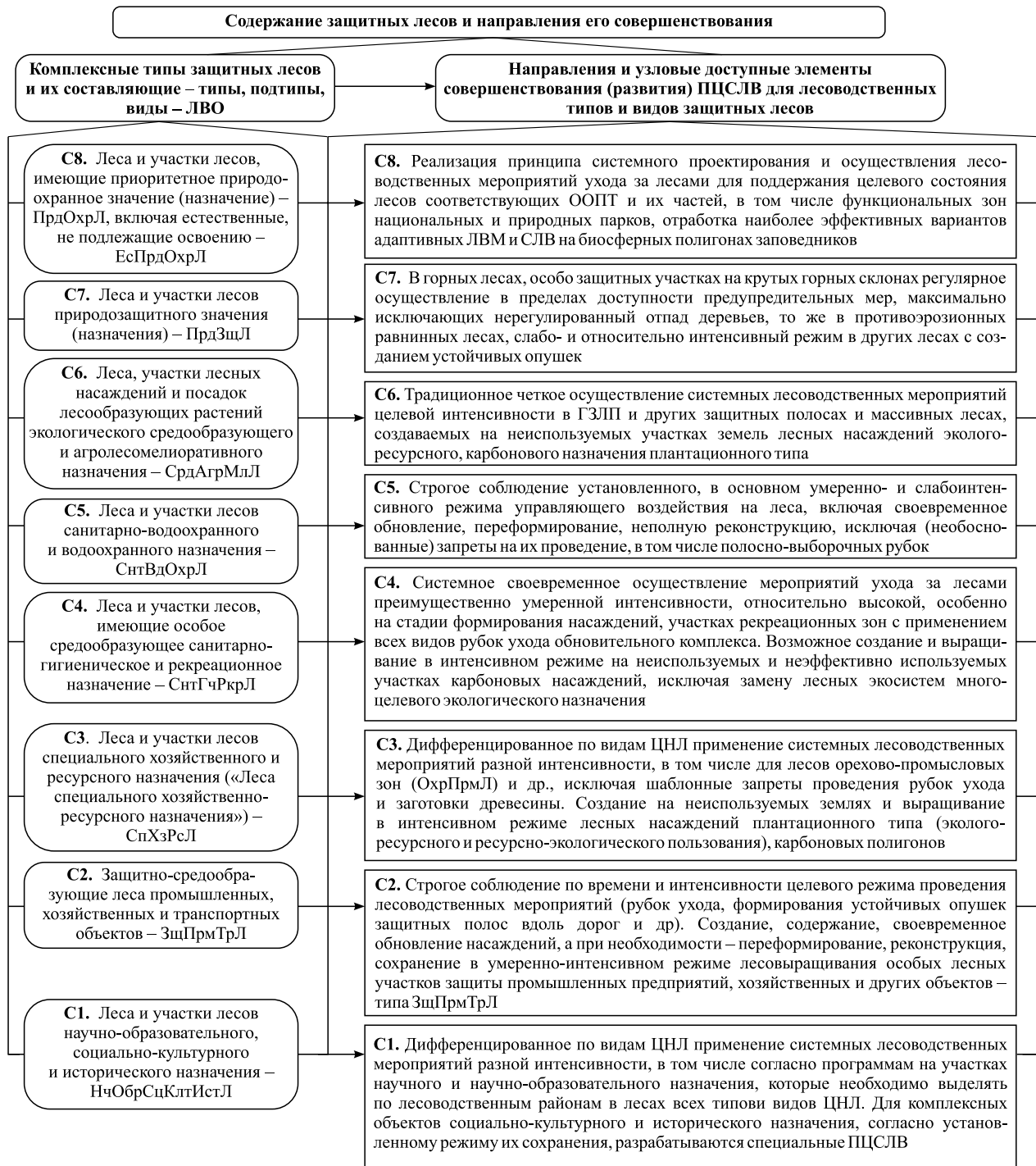


Рис. 2. Совершенствование приоритетно-целевых систем лесоводственных мероприятий содержания защитных лесов с учетом решения задач интенсификации лесопользования, смягчения изменений климата и его последствий.

ЛВМ – лесоводственные мероприятия; СЛВ – системы лесоводства; ГЗЛП – государственные защитные лесные полосы.

территории страны, сформированного на базе лесохозяйственного, разработанного для региональных систем лесохозяйственных мероприятий (Основные положения..., 1991), обеспечивающего возможность формирования в развитие общей части правил их региональных частей по 12 лесоводственным областям, включающим

более однородные территории – лесоводственные округа и районы (Желдак, 2023), по которым можно конкретизировать виды, методы и нормативы применяемых мероприятий.

Для достижения той же цели в соответствии с положением ст. 83 (п. 10) Лесного кодекса РФ (2006) и с учетом его развития могут быть раз-

работаны методические документы, издаваемые уполномоченным федеральным органом исполнительной власти, обязательные для исполнения, в которых целесообразно отразить детальные методические положения и конкретные нормативы, регламентирующие осуществление мероприятий по лесным (лесоводственным) районам, выделяемым в пределах Европейско-Уральской части страны, Сибири и Дальнего Востока, а также в границах субъектов Российской Федерации, с учетом специфики природных и социально-экономических условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для решения проблемы эффективного сохранения защитных лесов на основе оценки существующей комплексной системы лесоводства, разработанной для содержания (охраны, защиты, воспроизводства) этих лесов, определены направления ее развития и совершенствования применения, с учетом меняющихся глобальных природных и социально-эколого-экономических условий, в том числе изменений климата и необходимости смягчения его последствий, удовлетворения возрастающих потребностей общества в экологических лесных благах. В рамках действующего лесного законодательства выделены варианты реализации общих лесоводственных принципиальных положений ведения лесного хозяйства в защитных, как и других, лесах на региональном уровне, путем разработки частей правил, методических документов по лесным (лесоводственным) районам, объединенным в лесоводственные округа и лесоводственные области, дифференцированно охватывающие территорию всей страны.

Приоритетно-целевые адаптивные системы лесоводственных мероприятий, в том числе составляющих ухода за лесом, разрабатываемые для защитных лесов, не представляют особенности подобных систем и видов мероприятий для эксплуатационных (использование этого термина только усиливает негативное отношение к ним и неадекватное осуществление), а являются и должны быть вполне самостоятельными, причем в настоящее время, тем более в перспективе, основными для содержания всех лесов, учитывая возрастающее экологическое их значение, при безусловном сохранении ресурсной ценности и развития сбалансированного экологического и ресурсного пользования лесами.

В целом содержание (сохранение) всех защитных лесов любых категорий, а также особо

защитных участков лесов, за исключением тех, где не допускается любое вмешательство человека в природные процессы, обеспечивается путем разработки и использования приоритетно-целевых систем лесоводственных мероприятий, позволяющих гарантировано поддерживать лесные экосистемы в целевом устойчивом динамичном состоянии непрерывного эффективного выполнения приоритетных (соответственно целевого назначения лесов) и других полезных функций.

Для достижения этой цели необходимо:

- провести научно-исследовательские работы и создать региональную (по лесным районам) нормативно-методическую базу осуществления системных лесоводственных мероприятий сохранения (содержания) и использования защитных лесов всех категорий и особо защитных участков для дополнения нормативных правовых документов (Правил ухода за лесами, санитарной, пожарной безопасности, лесовосстановления и др.);

- для обеспечения достижения гарантированной практической эффективности разрабатываемых систем мероприятий обновления, восстановления насаждений защитных лесов провести широкую апробацию их вариантов и создать образцовые формационно-типологические объекты участков по категориям защитных лесов, основным видам особо защитных участков;

- провести практические конференции и обучающие семинары специалистов лесного комплекса, органов управления лесным хозяйством, лесопользователей, конкретных исполнителей работ (мероприятий), в том числе с обязательным проведением занятий и проверкой полученных знаний на типичных региональных образцовых объектах обновления защитных лесов; использовать созданные объекты для подготовки студентов вузов и техникумов (колледжей), повышения квалификации работников лесного хозяйства и лесозаготовителей;

- разработать на основе целевых НИР и апробировать региональные методики и системы показателей оценки результативности и качества осуществления мероприятий обновления насаждений, базирующейся на объективных данных состояния объектов применения обновительных мероприятий в защитных лесах, собранных (получаемых) с применением новых технологий и технических средств (беспилотных летательных аппаратов, дистанционного зондирования Земли и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н. П. Лесное хозяйство и охрана природы. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 272 с.
- Ваганов Е. А., Порфирьев Б. Н., Широков А. А., Колпаков А. Ю., Пыжнев А. И. Оценка вклада российских лесов в снижение рисков климатических изменений // Экономика региона. 2021. Т. 17. Вып. 4. С. 1096–1109.
- Временное наставление по проведению рубок в лесах, где допускаются только рубки ухода и санитарные рубки (для равнинных лесов Европейской части РСФСР) / А. В. Побединский, В. И. Желдак. М.: Госкомлес СССР, 1989. 36 с.
- Желдак В. И. Лесоводственное обеспечение формирования установок по решению задач смягчения изменений климата и адаптации лесного комплекса к меняющимся условиям // Вестн. Поволж. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экол. Природопольз. 2023. № 3 (59). С. 6–23.
- Желдак В. И., Дороженкова Э. В., Прока И. Ю., Ликина Т. В., Сидоренкова Е. М. Совершенствование системы регламентирования содержания и использования защитных лесов // Актуальные проблемы развития лесного комплекса: Материалы XVIII Международной научно-технической конференции, Вологда, 01 декабря 2020 г. Вологда: Вологод. гос. ун-т, 2020. С. 42–46.
- Желдак В. И., Дороженкова Э. В., Прока И. Ю., Сычева А. Н., Липкина Т. В. Вопросы лесоводственного совершенствования системы сохранения и использования лесов в рамках решения проблемы адаптации лесов и лесного комплекса к изменениям климата // Лесохоз. информ. 2023. № 2. С. 5–26.
- Константинов А. В., Сергиенко В. Г. Влияние изменений климата в голоцене на формирование разнообразия современных лесов и их трансформация к концу XXI века в Европейской России // Лесотех. журн. 2016. Т. 6. № 3 (23). С. 19–29.
- Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200-ФЗ (в действ. ред. от 26.12.2024, с изм. и доп., вступ. в силу с 01.01.2025).
- Мартынюк А. А., Филипчук А. Н. Изменения климата и леса: возможные последствия и план действий // Актуальные направления научных исследований XXI века: Теория и практика. 2017. Т. 5. № 1 (27). С. 276–279.
- Орлов М. М. Леса водоохранные, защитные и лесопарки. Устройство и ведение хозяйства. М.: Лесн пром-сть, 1983. 88 с.
- Основные положения организации и ведения лесного хозяйства на зонально-типологической основе. М.: ВНИИЛМ, 1991. 12 с.
- Основные положения по рубкам ухода в лесах России. М.: Рослесхоз, 1993. 64 с.
- Приказ Минприроды России от 30.07.2020 № 534 «Об утверждении Правил ухода за лесами». М.: Минприроды России, 2020.
- Руководство по организации и ведению хозяйства в кедровых лесах (кедр сибирский). Утв. 7 мая 1990 г. М.: Гос. комитет СССР по лесу, 1990а. 119 с.
- Руководство по организации и ведению хозяйства в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока (кедр корейский). Утв. 14 ноября 1990 г. М.: Гос. комитет СССР по лесу, 1990б. 99 с.
- Тихонов А. С. История лесного дела. Калуга: Изд. пед. центр «Гриф», 2007. 328 с.
- Ткаченко М. Е., Асосков А. И., Синев В. Н. Общее лесоводство. Л.: Гослестехиздат, 1939. 746 с.

CONCEPTUAL SILVICULTURAL ISSUES IN CONSERVATION OF PROTECTIVE FORESTS

V. I. Zheldak

*All-Russian Scientific Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry
Institutskaya str., 15, Pushkino, Moscow Oblast, 141200 Russian Federation*

E-mail: lesvig@yandex.ru

Article deals with topical issues of preserving protective forests, maintaining them in a state of constant effective fulfillment of their target functions taking into account regional specifics of natural, ecological and socio-economic conditions are considered. The aim of the work is to identify, taking into account the changing priorities of the attitude to forests in society, periodically aggravating for more than a century the problem of conservation of protective forests at the global, regional and local levels, the general principles of effective silvicultural maintenance of these forests in the country and the directions of their implementation by forest areas. To achieve this goal, on the basis of using historically developed system and priority method of silviculture, the reasons for the emergence and periodic aggravation of the problem of conservation of protective forests are considered. As well as applied variants of its solution, their validity and effectiveness, the existing silvicultural system for protective forests, its application in normative legal documents and in practice is assessed. The paper identifies the main principles of improving the systemic silvicultural support of maintenance, conservation of protective forests in the optimization of balanced ecological-resource forest management, determines the directions of implementation of common priority target silvicultural systems of maintenance, conservation of protective forests at the regional level, depending on the diversity of natural properties of forests, their division by intended purpose, accessibility for the implementation of silvicultural measures, as well as ecological and socio-economic conditions. As a result, a fundamental system of solving federal and regional issues of maintenance, conservation of protective forests and multi-purpose ecological-resource method of their use by silvicultural areas within the boundaries of certain territorial formations has been formed. The developed methodological provisions can be used in the development and implementation of research to create a scientifically based regulatory framework for the regulation and differentiated application of forestry measures in protective forests of the territories, allocated according to the taxons of their silvicultural zoning: silvicultural regions, districts and districts within the European-Ural part of the country, Siberia and the Far East, as well as the subjects of the Russian Federation.

Keywords: *protective forests, priority-target silvicultural systems, forestry districts, maintenance, conservation of forests, forest targeting.*

How to cite: Zheldak V. I. Conceptual silvicultural issues in conservation of protective forests // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 42–53 (in Russian with English abstract and references).

УДК 632.4+630.2

ЭПИФИТОТИЯ ДИПЛОДИОЗА В МОЛОДНЯКАХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Анна А. Шишкина^{1, 2}, Н. Н. Карпун¹

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

² ФБУ «Рослесозащита»
141207, Московская обл., Пушкино, ул. Надсоновская, 13

E-mail: asarum89@yandex.ru, nkolem@mail.ru

Поступила в редакцию 03.09.2024 г.

Изложены результаты 7-летнего изучения эпифитотии диплодиоза, выявленной в 2017 г. в молодых лесных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Московской области на площади более 2 тыс. га. Ранее подобное по масштабу распространение диплодиоза с высокой степенью поражения растений в этих лесных насаждениях не регистрировалось. Впервые для региона описаны симптомы болезни и сроки их развития на сосне в лесных насаждениях разного возраста и происхождения. Получены данные о комплексном развитии возбудителя диплодиоза (*Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton) и других патогенных грибов, вызывающих некрозно-раковые болезни сосны – склерофомоз (*Sclerophoma* spp.) и сосновый вертун (*Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst.). Установлено, что наиболее высокий уровень заболевания характерен для лесных культур 3–6 лет. С увеличением возраста сосны начинается постепенное затухание очагов. Наиболее высокая доля больных растений и степень поражения крон отмечались в разновозрастных, чистых по составу лесных культурах при типе условий местопроизрастания В2, а также при повышенной антропогенной нагрузке. Густота посадки лесных культур не влияла на уровень развития болезни. Вред, причиняемый диплодиозом, заключается как в ослаблении растений (вплоть до полной гибели в единичных случаях) в результате отмирания побегов непосредственно в период вспышки болезни, так и в последующем искривлении стволов, многовершинности (кустистости) крон, образовании язв, что снижает устойчивость молодых деревьев к снеговой и ветровой нагрузке и ухудшает товарные качества формирующихся древостоев. По результатам измерения приростов вершинных побегов выявлено угнетение роста растений вследствие поражения диплодиозом. Полученные данные могут быть использованы при проведении мониторинга болезней в молодняках сосны и разработке системы защитных мероприятий.

Ключевые слова: *Sphaeropsis sapinea*, *Pinus sylvestris*, лесные культуры, болезни молодняков, усыхание побегов сосны, некроз, искривление побегов, деформация, многовершинность (кустистость) деревьев, снижение прироста.

DOI: 10.15372/SJFS20250106

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) занимает обширный ареал на территории России и является одной из главных лесообразующих пород (Синадский, 1983). Этому виду часто отдается предпочтение при создании лесных культур на гарях вырубках как наиболее приспособленному к различным неблагоприятным услови-

ям роста и имеющему большое хозяйственное значение. Однако инфекционные болезни часто становятся причиной ухудшения санитарного состояния и гибели сосны в питомниках и молодых лесных культурах (Ведерников, Яковлев, 1972; Жуков и др., 2013).

В разные годы в молодняках сосны естественного и искусственного происхождения отмечались случаи массового распространения бо-

лезней хвои (обыкновенного, снежного, серого шютте, ржавчины хвои) и некрозно-раковых заболеваний (ржавчины побегов, или соснового вертуна, побегового рака, ценангиевого некроза) с сильной степенью поражения растений (Ванин, 1931; Трошанин, 1952; Ведерников, Яковлев, 1972; Синадский, 1983; Крутов, 1989). В периоды эпифитотий патогенные микромицеты – возбудители этих заболеваний – были хорошо изучены и подробно описаны, что в дальнейшем способствовало ограничению их распространения. Однако в настоящее время на территории России все чаще отмечаются усыхание насаждений и вспышки заболеваний, вызванных новыми и малоизученными видами грибов (Булгаков, 2007; Соколова, Фомина, 2007; Жуков и др., 2013; Мусолин и др., 2016; Ильичев, Шуваев, 2016). Встречаемость многих из них до недавнего времени была ограниченной, вследствие чего они не рассматривались в качестве серьезной угрозы для сосны, произрастающей в лесных насаждениях. Одним из таких патогенных грибов является *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton (= *Diplodia pinea* (Desm.) J. Kickx f.) – возбудитель сферопсисового некроза, или диплодииа. Заболевание широко распространено во всем мире, поражает различные хвойные породы, но наиболее значительный вред причиняет сосне в культурах и естественных насаждениях (Sinclair, Lyon, 2005; Brodde et al., 2019). Распространение крупных очагов диплодииа с массовым поражением сосновых древостоев отмечалось по всей Европе (Jankovský, Palovčíková, 2003; Oliva et al., 2013; Adamson et al., 2015; Brodde et al., 2019), в Азии и США (Sinclair, Lyon, 2005), Южной Африке (Zwolinski et al., 1990; Bihon et al., 2010) и Новой Зеландии (Chou, 2009), а также в сопредельных с Россией странах – Украине (Голубцова, 2008) и Беларуси (Ярмолович, Азовская, 2014).

В Европейской части России сообщалось о случаях выявления гриба *S. sapinea* на сосне на объектах озеленения, в лесных питомниках и молодняках на Кавказе (Ванин, 1931), в Краснодарском крае, Тверской, Московской, Самарской и Ульяновской областях (Шероколава и др., 2008; Жуков и др., 2013), Республике Карелия (Adamson et al., 2015) а также в Красноярском крае (Жуков и др., 2013).

В Московской области первые случаи поражения диплодиезом стали обнаруживаться с 2002 г. на сосне обыкновенной в питомниках и на интродуцированных видах: сосне горной (*Pinus mugo* Turra), с. сибирской (*P. sibirica*

Du Tour) и с. черной (*P. nigra* J. F. Arnold) в декоративных городских и частных посадках (Соколова и др., 2006; Соколова, Колганихина, 2009; Уманов, 2009; Жуков и др., 2013). При этом гриб *S. sapinea* обычно рассматривался как редкий вид (Соколова и др., 2006). Однако в 2017 г. в регионе впервые была зарегистрирована эпифитотия диплодииа в молодых лесных культурах сосны обыкновенной (Шишкина Анна А. и др., 2020). Вспышка диплодииа охватила не только Московскую область, но и ряд других регионов: Владимирскую, Тверскую, Нижегородскую, Рязанскую, Самарскую, Саратовскую, Воронежскую, Липецкую и Тюменскую области, Республики Татарстан, Марий Эл, Мордовия и Чувашия (Обзор..., 2023). До 2017 г. при обследованиях молодых лесных культур сосны ни нами, ни другими специалистами подобные случаи массового поражения побегов грибом *S. sapinea* не выявлялись.

Сведения о распространении диплодииа в лесных насаждениях крайне важны, поскольку велика вероятность более частых и вредоносных вспышек болезни в будущем (Desprez-Loustau et al., 2007; Brodde et al., 2019). Повышение температуры и учащение засушливых условий, связанные с изменением климата, делают сосну более восприимчивой к диплодиозу (Brodde et al., 2019). В связи с тем, что гриб *S. sapinea* недостаточно изучен в условиях разных регионов России, в том числе и в Московской области, но известен как опасный патоген сосны (Zwolinski et al., 1990; Jankovský, Palovčíková, 2003; Sinclair, Lyon, 2005; Chou, 2009; Bihon et al., 2010; Oliva et al., 2013; Adamson et al., 2015; Brodde et al., 2019), необходимы дальнейшие исследования болезни для разработки системы эффективных защитных мероприятий.

Целью настоящего исследования стало изучение развития эпифитотии диплодииа в условиях Московской области в лесных культурах и естественных молодняках разного возраста, а также оценка последствий болезни.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены в 2017–2023 гг. в лесных насаждениях Московской области в рамках работ по проведению государственного лесопатологического мониторинга ФБУ «Рослесозащита». Объектами изучения были участки, занятые сосновыми молодняками искусственного и естественного происхождения

разного возраста, а также взрослые насаждения с подпологовым самосевом и подростом сосны, произрастающими в Егорьевском, Луховицком, Ногинском, Орехово-Зуевском, Шатурском и других районах области.

Большая часть обследованных молодых культур сосны представлена обширными массивами, созданными на гарях 2010 г. в восточной и юго-восточной частях Московской области. В основном это одновозрастные насаждения, но также встречаются разновозрастные культуры из-за неоднократного дополнения или присутствия естественного возобновления. Густота посадки культур варьирует от 3500 до 6600 шт./га, при этом сомкнутость в рядах повышается с увеличением возраста растений. Преобладающие типы условий местопроизрастания – В2 и В3 по типологии П. С. Погребняка (1955). На многих участках отмечено постепенное зарастание междурядий естественным возобновлением березы (*Betula* L.) и осины (*Populus tremula* L.).

Самосев и подрост сосны произрастают под пологом взрослых сосняков, а также на открытых участках, занятых молодыми лесными культурами, или на гарях, оставленных под естественное лесовозобновление. Наиболее часто отмечается групповой характер их распространения, реже – равномерный. Преобладающие лесорастительные условия – В2 и В3.

Надзор за появлением и распространением диплодииоза осуществлялся путем рекогносцировочного и детального обследований (Воронцов и др., 1991). Рекогносцировочные (визуальные) обследования проводились на четырех маршрутных ходах со средней протяженностью каждого около 5–6 км, проложенных в массивах молодняков сосны. Данные о динамике состояния насаждений и степени развития болезни в период эпифитотии и своевременного выявления очагов диплодииоза получали ежегодно один раз за сезон (май–июнь) на каждом маршрутном ходе. Всего было обследовано 73 участка (лесо-таксационных выдела) молодых культур сосны общей площадью 825.9 га (площадь участков с молодыми культурами сосны, пересекаемых маршрутным ходом). Для каждого участка глазомерно оценена встречаемость растений с симптомами диплодииоза, средняя степень поражения кроны и доля растений с поражением центрального побега.

Детальные учеты осуществлялись в очагах диплодииоза на временных пробных площадях с пересчетом не менее 100 деревьев по непрошедшей ходовой линии. На некоторых участках

проводились повторные пересчеты с периодичностью в 1–3 года для получения данных о динамике состояния сосны. С 2017 по 2023 г. в общей сложности было оценено состояние 6802 экз. сосны на 62 временных пробных площадях. Общая площадь участков, на которых были заложены пробные площади, составила 879.2 га. Для каждого учтенного на пробных площадях растения определялись категория санитарного состояния (Воронцов и др., 1991), степень поражения кроны диплодииозом (%), наличие усыхания центрального побега, деформации ствола, кустистости кроны (замена отмершего центрального побега многочисленными боковыми побегами), ран, смолотечения, поражения другими болезнями и повреждений вредителями.

Встречаемость пораженных растений определялась как доля (%) растений с признаками болезни к общему числу учтенных растений. Степень поражения растений оценивалась по доработанной нами шкале (Методические указания..., 1986):

- единичная – поражены единичные боковые побеги, центральный побег не поражен, крона развита нормально;
- слабая – поражено не более 10 % боковых побегов, центральный побег не поражен, крона развита нормально;
- средняя – поражено от 10 до 25 % боковых побегов, центральный побег поражен, крона незначительно деформирована из-за гибели центрального побега;
- сильная – поражено от 25 % и более боковых побегов, центральный побег поражен, крона значительно деформирована из-за неоднократной гибели центрального побега в течение ряда лет, имеет кустообразную форму.

За очаг диплодииоза принимали участок, на котором встречаемость растений, пораженных болезнью в слабой, средней или сильной степени, составляла не менее 10 %. Степень развития очага определялась по встречаемости пораженных диплодииозом растений: слабая – 11–20 %, средняя – 21–30 %, сильная – более 30 %. Для выявления зависимости между уровнем болезни и погодными условиями рассчитывались значения гидротермического коэффициента увлажнения (ГТК) Г. Т. Селянинова (1928) как отношение количества осадков (мм) за период времени с температурами воздуха выше 10 °С к сумме активных (выше 10 °С) температур за тот же период.

Для оценки вредоносности диплодииоза измеряли прирост по высоте за 2017 г. (год выявления эпифитотии) и 3 последующих года (Во-

ронцов и др., 1991), при гибели центрального побега – замещающий его боковой побег, лидирующий среди остальных и сформировавший вторичную вершину. Для этого отбирали пораженные в разной степени и здоровые (в качестве контроля) деревья. Приросты были измерены у 225 растений на 10 участках с молодыми культурами сосны.

Для определения видового состава дендротрофных микромицетов при каждом учете на маршрутных ходах и временных пробных площадях отбирали образцы усыхающих и усохших побегов (около 20 побегов в одном образце) для их дальнейшего лабораторного исследования. В ходе проведения микроскопического анализа использовали стереоскопический микроскоп МСП-1, бинокулярный микроскоп Micros MC 300 Austria, микрометр окулярный винтовой МОВ-1-15×. Обнаруженные в образцах грибы определяли с использованием отечественной и зарубежной литературы (Визначник..., 1971; Журавлев и др., 1979; Sinclair, Lyon, 2005; Жуков и др., 2013; Карпун и др., 2021). Для подтверждения идентифицированных видов микромицетов проведен молекулярно-генетический анализ части образцов на базе отдела мониторинга состояния лесных генетических ресурсов ФБУ «Рослесозащита» по общепринятой методике (Падутов и др., 2007). Для определения *S. sapinea* ис-

пользовали видоспецифические праймеры – DpF СТТАТАТАТСАААСТАТГСТТТТГ-ТА и BotR СТТАТАТАТСАААСТАТГСТТТТГ-ТА. Латинские наименования видов грибов указаны в соответствии с базой данных Index Fungorum (2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение очагов диплодииа в 2017–2023 гг. В год возникновения эпифитотии диплодииа в Московской области общая площадь выявленных очагов составила 1738.2 га. В течение последующих лет она увеличивалась за счет обнаружения новых очагов и достигла к концу 2020 г. значения 2033.5 га (рис. 1). С 2021 г. началось ее постепенное сокращение в результате частичного затухания очагов болезни, к концу 2023 г. она составила 1351.2 га (Обзор..., 2024).

За весь период наблюдений самые обширные площади очагов выявлены в Орехово-Зуевском, Луховицком, Ногинском и Егорьевском лесничествах (восток и юго-восток Московской области). Это может быть объяснено тем, что в этой части области сконцентрирована основная часть массивов лесных культур, созданных на горяч 2010 г.

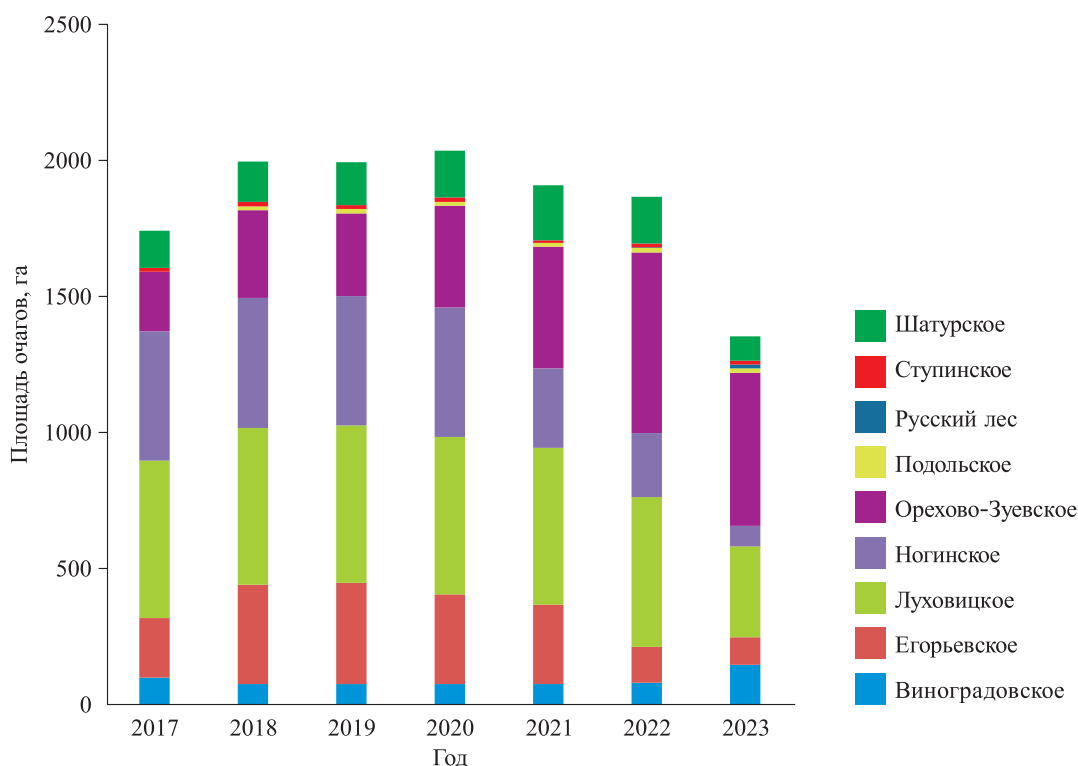


Рис. 1. Площади очагов диплодииа за годы эпифитотии по лесничествам Московской области (Обзор ..., 2024).

Симптомы диплодииоза и сроки их появления в условиях Московской области. В молодых культурах сосны возрастом от 4 до 20 лет основными симптомами болезни являются усыхание и деформация боковых и вершинных побегов текущего года по всей кроне (рис. 2).

По нашим наблюдениям, первые признаки поражения побегов появляются в конце мая – начале июня. На еще зеленых тканях молодых побегов появляются красновато-бурые пятна –

некрозы с выступающими капельками смолы вытянутой формы длиной от 1 до 6 см и более (рис. 3, а).

Пораженные побеги выше области некроза теряют тургор и увядают. В дальнейшем в течение лета происходит усыхание части побега выше некроза. Хвоя также отмирает, повисает вниз, постепенно опадает или частично сохраняется. Усохшие в текущем году побеги и хвоя приобретают соломенно-желтый или красновато-



Рис. 2. Общий вид лесных культур сосны, пораженных диплодиезом в сильной степени (фото Анны А. Шишкиной).



Рис. 3. Поражение диплодиезом молодых неодревесневших побегов: красно-бурый некроз (а) и повисшие в виде крючков увядшие побеги (б) (фото Анны А. Шишкиной).

то-бурый цвет. Постепенное отмирание побегов может продолжаться до глубокой осени. Погибшие в прошлые годы побеги и хвоя становятся пепельно-серыми и очень ломкими.

В области некрозов нередко происходит деформация побегов, при этом они свисают вниз, загибаясь в виде крючков (рис. 3, б). Наиболее развитые побеги из вершинной мутовки часто усыхают без деформации.

Спороношения гриба *S. sapinea* (пикниды) при благоприятных погодных условиях образуются уже в конце мая и продолжают развиваться в течение всего вегетационного периода до поздней осени. Пикниды начинают формироваться в области некрозов (рис. 4, а), а позднее

покрывают всю усохшую часть побегов и хвою (рис. 4, б).

Пикниды *S. sapinea* полупогружены в субстрат и выступают из разрывов эпидермиса коры или хвои в виде темно-бурых, почти черных, округлых или продолговатых бугорков диаметром 0.2–0.25 мм (рис. 4, в). Они могут располагаться рядами, реже группами или одиночно. Поверхность усохших в прошлом году побегов и хвои обычно сплошь покрыта обильными спороношениями. Формирующиеся в пикнидах споры (конидии) продолговато-овальные, вначале бесцветные, затем прозрачные желтовато-коричневые, с каплей и зернистым содержимым, без перегородок. Зрелые конидии становятся



Рис. 4. Спороношения гриба *Sphaeropsis sapinea*: в области некроза на молодом неодревесневшем побеге в начале лета (а), сплошные на полностью отмершем побеге поздней осенью (б), пикниды (в) и споры (конидии) (г) (фото Анны А. Шишкиной).

непрозрачными, темно-коричневыми, обычно без перегородок, редко – с одной перегородкой (рис. 4, з). Размер конидий одинаков на побегах и хвое лесных культур, естественного возобновления и опада и составляет $26\text{--}40 \times 12\text{--}16$ мкм.

Симптомом диплоидиоза на сосне возрастом до 3 лет (в лесных питомниках, культурах и самосеве) является ее суховершинность. Пораженный центральный побег (вершинка растения) часто отмирает и изгибается вниз крючком. В области некроза или по всей усохшей вершинке обильно формируются спороношения *S. sapinea*. Отмирание верхушечного побега, составляющего большую часть кроны двухлетних сеянцев, часто становится причиной их сильно ослабления и гибели.

Характер поражения естественного возобновления сосны различается на открытых участках и под пологом взрослых насаждений. На открытых участках у молодых деревьев часто наблюдается сильная степень поражения кроны, сопровождающаяся деформацией побегов и стволов. Симптомы схожи с поражением лесных культур. При развитии диплоидиоза на сосновом подросте под пологом взрослых насаждений поражаются только единичные побеги, заметной деформации растений не происходит. Это связано с тем, что возбудитель диплоидиоза предпочитает развитые побеги с хорошо сформированной корой, характерные для деревьев, произрастающих на открытых участках. Диплоидиоз на естественном возобновлении сосны отмечается в лесных насаждениях, примыкающих к очагам заболевания.

У деревьев старше 20 лет в результате развития диплоидиоза отмирают единичные побеги текущего года преимущественно в нижней части кроны. Заметного ослабления, искривления ветвей и стволов не наблюдается.

Гриб *S. sapinea* поражает шишки второго года и вызывает их преждевременное опадение. Больные шишки засмолются, а на пораженных чешуйках формируются обильные спороношения. Семена в таких шишках не вызревают.

Обильные спороношения гриба *S. sapinea* часто обнаруживаются во взрослых насаждениях на лесном опаде на различных субстратах: хвое, коре ветвей и стволов упавших деревьев, шишках.

Полное усыхание растений в лесных культурах и естественных молодняках отмечается в единичных случаях в результате интенсивного поражения болезнью всех побегов. Как правило, даже при сильной степени развития дипло-

идиоза растения способны в течение нескольких лет восстановить крону за счет формирования боковых побегов, если не будет их повторного поражения.

Полученные сведения о развитии симптомов диплоидиоза – новые для Московской области, поскольку ранее болезнь встречалась в регионе значительно реже, а ее массовое распространение в лесных культурах отмечено впервые.

Развитие очагов диплоидиоза в комплексе с другими некрозно-раковыми болезнями. Интерес представляет исследование комплексных очагов диплоидиоза с другими некрозно-раковыми болезнями, поскольку ранее этот вопрос в молодняках сосны Московской области не изучался, о чем свидетельствует отсутствие литературных данных (рис. 5).

Обследование молодняков сосны показало, что одновременно с диплоидиозом на одних и тех же участках и растениях может развиваться склерофомоз – заболевание, схожее по симптомам, но отличающееся по микроскопическим признакам. В качестве возбудителей склерофомоза указываются два вида грибов – *Sclerophoma pithya* (Sacc.) Died. (анаморфа сумчатого гриба *Diaporthe eres* Nitschke) и *S. pithyophila* (Corda) Höhn. (анаморфа сумчатого гриба *Sydowia polyspora* (Bref. & Tavel) E. Müll.) (Соколова, 1984; Стенина, Семакова, 1995; Sinclair, Lyon, 2005). По нашим наблюдениям, в Московской области возбудители диплоидиоза и склерофомоза не только часто формируют комплексные очаги, но и могут развиваться совместно на одном растении и на одном побеге. В начале эпифитотии *S. sapinea* и *Sclerophoma* spp. при-

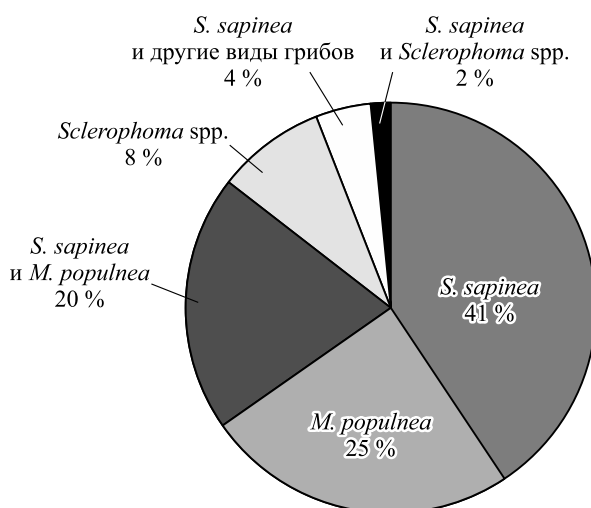


Рис. 5. Встречаемость *Sphaeropsis sapinea* и других видов грибов на пораженных побегах сосны обыкновенной, Московская область, 2021–2023 гг.

нимали участие в поражении побегов приблизительно в равной мере (Шишкина Анна А., Шишкина Анастасия А., 2018), однако в 2021–2023 гг. встречаемость *Sclerophoma* spp. заметно снизилась.

В 2021 г., спустя 4 года после начала развития эпифитотии, в очагах диплодииоза было отмечено распространение соснового вертуна. Болезнь вызывает разнохозяйный ржавчинный гриб *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. (= *M. pinitorqua* Rostr.), поражающий сосну обыкновенную. Развитие соснового вертуна связано с зарастанием междурядий культур осинной, которая является промежуточным хозяином *M. populnea*. При поражении культур сосновым вертуном у больных деревьев деформируются побеги, ветви и ствол, отмирает верхушечный побег и развивается многовершинность (Трошанин, 1952; Крутов, 1989; Гниненко, 2007). Заболевание отличается от диплодииоза по характерным спороношениям (эциям), которые развиваются на зеленых растущих побегах в конце весны – начале лета и имеют вид золотистых валиков длиной около 1 см, вытянутых вдоль побега. За период наблюдений с 2021 по 2023 г. нами установлено, что возбудители диплодииоза и соснового вертуна способны поражать одно и то же растение и совместно заселять один и тот же побег (рис. 5).

Наиболее высокий уровень поражения сосны отмечается в тех случаях, когда в очагах диплодииоза развиваются склерофомоз и сосновый вертун.

Взаимосвязь степени поражения лесных культур диплодииозом с их возрастом и другими таксационными характеристиками. Наблюдения на маршрутных ходах и временных пробных площадях показали, что наибольшая встречаемость диплодииоза и степень поражения крон характерны для лесных культур возрастом от 3 до 6 лет (рис. 6).

На ряде участков встречаемость больных растений достигала 90–100 % со степенью поражения крон более 30 % и долей усохших центральных побегов 90–100 %. В возрасте 7–11 лет уровень болезни по-прежнему остается высоким, но, как правило, начинается затухание очага – снижается встречаемость пораженных деревьев и степень поражения крон. В молодняках старше 20 лет болезнь отмечается на отдельных деревьях и поражает единичные побеги в кронах. Наши наблюдения согласуются с результатами аналогичных исследований в лесных культурах Республики Беларусь (Азовская и др., 2015). Тенденция последних лет к затуханию очагов связана с тем, что преобладающая часть искусственных молодняков сосны Московской области, созданных на гарях 2010 г., преодолела

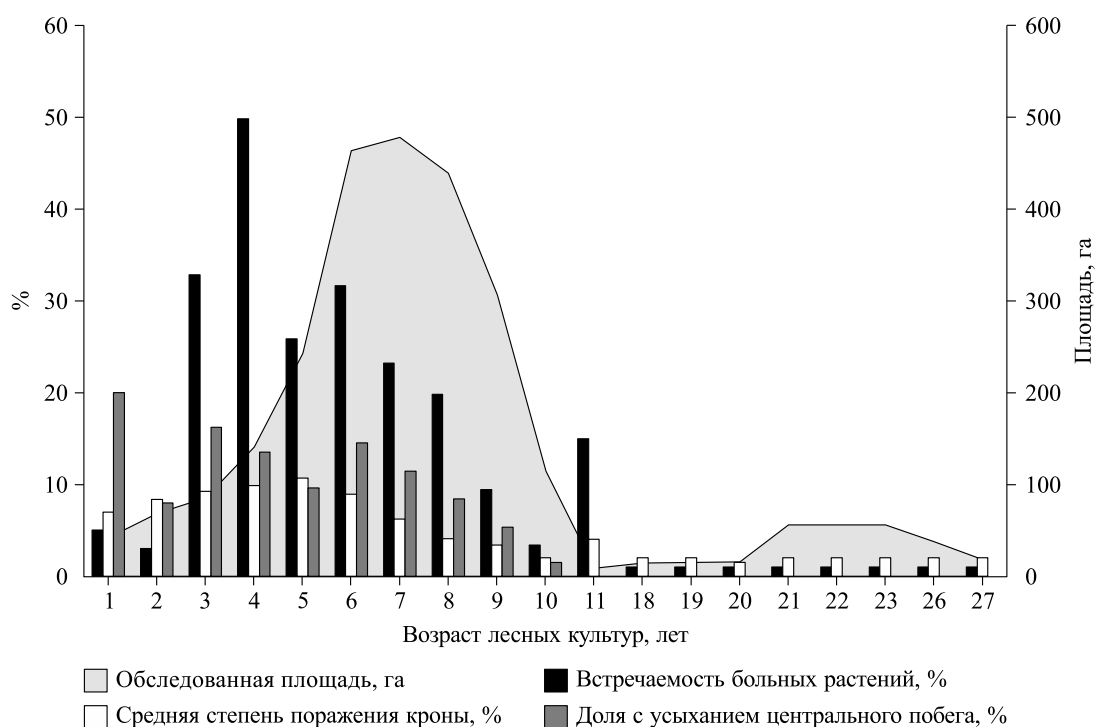


Рис. 6. Пораженность диплодииозом лесных культур разного возраста в Московской обл. (2017–2023 гг.).

к 2023 г. возрастной этап, при котором растения наиболее сильно поражаются диплодиозом.

Установлено, что в условиях Московской области более сильное развитие болезни наблюдалось в разновозрастных, чистых по составу лесных культурах (встречаемость болезни на таких участках в среднем составляла более 70 %, степень поражения кроны – 13 %).

В смешанных культурах сосны с наличием примеси березы и осины отмечалось заметное снижение доли пораженных растений (среднее значение – 40.0 %) и степени поражения кроны (8.7 %). На участках с типом условий местопроизрастания В2 уровень болезни несколько выше (средняя встречаемость 52.2 %, степень поражения кроны 11.9 %), чем при типе условий местопроизрастания В3 (49.7 и 8.2 % соответственно), что может быть связано с менее благоприятными условиями произрастания для сосны и делает ее более восприимчивой к диплодиозу. Не выявлено связи между густотой посадки культур и степенью развития болезни. Установлено, что с ухудшением условий для произрастания сосны (бедные и песчаные почвы, сильное антропогенное воздействие) увеличивается количество растений с деформацией стволов.

В отдельных массивах молодых культур встречаемость болезни и степень поражения растений по-прежнему остается довольно высокой, даже после достижения ими возраста 10 лет. В среднем на таких участках встречаемость диплодиоза составляла 75 % (а на отдельных – до 100 %) и степень поражения кроны – 18.8 %. Особенность таких участков – сильное техногенное воздействие (близость к крупным городам и автомагистралям с интенсивным дви-

жением) и высокая антропогенная нагрузка. Такие условия способствуют ослаблению сосны и снижению ее устойчивости к диплодиозу.

Степень поражения и состояние растений в очагах диплодиоза. В период эпифитотии диплодиоза в Московской области преобладали очаги со средней степенью развития (рис. 7).

При этом прослеживается тенденция к постепенному увеличению доли очагов со слабой степенью (старые затухающие очаги в насаждениях 2014–2015 гг. посадки) и с высокой степенью развития (вновь выявленные очаги в насаждениях, созданных в 2017–2020 гг.).

Вновь возникшие очаги диплодиоза сильной степени развития в лесных культурах сосны, созданных уже после начала эпифитотии, позволяют предположить, что развитие болезни в ближайшие годы не прекратится полностью. Диплодиоз будет сохраняться в насаждениях на фоновом уровне, не причиняя заметного вреда растениям, и формировать новые очаги при благоприятных условиях. Затухающие очаги являются источником инфекции для создаваемых поблизости лесных культур.

Периодические наблюдения на одних и тех же участках сосновых молодняков позволили получить представление о динамике состояния насаждений в очагах диплодиоза по мере увеличения возраста деревьев и в зависимости от погодных условий (см. таблицу, рис. 8).

Наибольшая степень поражения сосны наблюдалась в 2017 и 2018 гг. В последующие годы встречаемость пораженных в текущем году растений и степень поражения крон начали снижаться, однако увеличилась доля искривленных растений, что ухудшает категорию санитарного

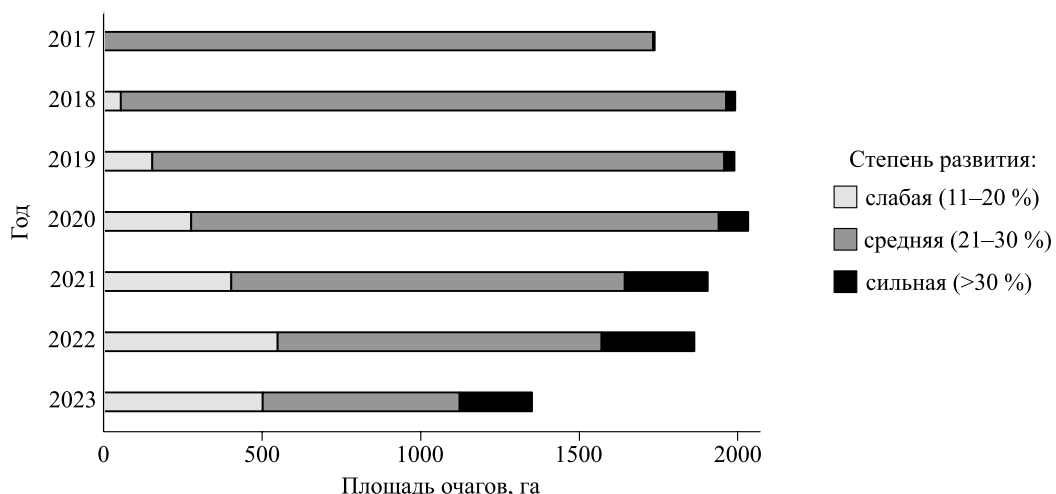


Рис. 7. Распределение очагов диплодиоза по их степени развития (Московская область, 2017–2023 гг.).

Степень поражения и состояние растений в очагах диплодииа в период наблюдений с 2017 по 2023 г.

Год	Встречаемость больных растений	Средняя степень поражения крон	Доля растений			Средне- взвешенная категория состояния
			с усыханием центрального побега	с искривлением ствола*	с деформацией вершины*	
			%			

Очаг в Майском участковом лесничестве Шатурского лесничества (разновозрастные лесные культуры, годы посадки и дополнений: 2006, 2007, 2011, 2013)						
2017	100.0	24.1	71.4	—	—	2.04
2018	100.0	26.3	61.0	—	—	2.61
2020	92.0	13.2	13.0	19.0	51.0	2.08
2022	48.0	9.5	8.0	73.0	10.0	2.21

Очаг в Электрогорском участковом лесничестве Ногинского лесничества (одновозрастные лесные культуры, год посадки: 2014)						
2018	85.0	12.4	17.8	—	—	2.05
2020	54.0	2.5	5.0	62.0	13.0	1.55
2021	12.0	9.6	5.0	36.0	4.0	1.36
2023	9.0	4.6	1.0	36.0	1.0	1.38

* Деформация стволов и вершин стала проявляться как симптом и учитываться с 2020 г.

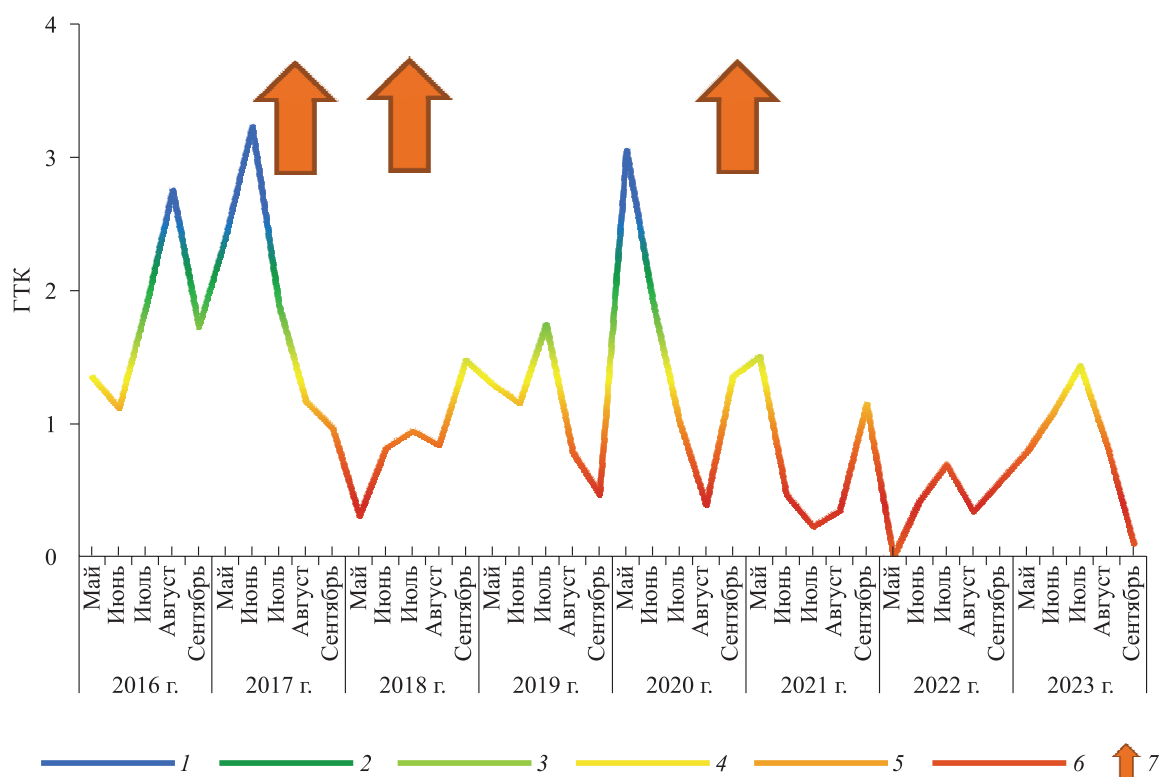


Рис. 8. Среднегодовое значение ГТК за 2016 – 2023 гг. по данным метеостанций «Павловский Посад», «Электроугли» (Расписание погоды, 2019, 2024).

Область увлажнения: 1 – избыточно влажная (ГТК более 1.6); 2 – влажная (1.3–1.6); 3 – недостаточного увлажнения (1.0–1.3); 4 – засушливая (0.7–1.0); 5 – очень засушливая (0.4–0.7); 6 – сухая (менее 0.4); 7 – годы, когда наблюдались пики увеличения степени поражения крон.

состояния насаждений. В период эпифитотии отмечались всплески заболевания, когда происходило резкое увеличение степени поражения крон (2018, 2021 гг.) (см. таблицу).

Обычно этому предшествовали избыточно влажные погодные условия в вегетационный период предыдущего года, что, по-видимому, способствовало активному формированию спо-

роношений и увеличению запаса инфекции в насаждениях (рис. 8).

Более подробный анализ погодных условий в период возникновения эпифитотии приведен в нашей статье (Шишкина Анна А. и др., 2020). Однако в целом наблюдается тенденция постепенного затухания очагов по мере взросления деревьев.

Оценка последствий заболевания. Помимо ухудшения санитарного состояния растений непосредственно в период вспышки, связанного с отмиранием побегов текущего года в кроне (Шишкина Анна А. и др., 2020), одним из наиболее серьезных последствий болезни является массовое усыхание центрального побега или всей вершинной мутовки. По данным учетов в 2023 г., на участках, где в начале эпифитотии наблюдалась сильная степень поражения сосны диплодиозом, практически у каждого растения отмечено искривление ствола (рис. 9, а) или

формирование раздвоенных, лирообразных или кустистых (многоствольных) крон (рис. 9, б, в).

С 2023 г. на деревьях, пораженных несколькими годами ранее и успевших восстановить крону, начал проявляться новый признак, который на более молодых растениях не встречался. В местах сильного поражения и отмирания вершинных мутовок прошлых лет, сопровождающихся искривлением стволов, происходит растрескивание коры с обильным смолотечением (рис. 9, г–ж). На стволах формируются язвы размером от 1 до 5 см в диаметре (иногда крупнее), часто с оголением древесины (рис. 9, е). В области таких ран нередко отмечается слом стволов под тяжестью снега или в результате ветровой нагрузки (рис. 9, ж). Высока вероятность дальнейшего разрастания ран и заражения растений возбудителями гнилевых болезней.

В насаждениях, где степень поражения растений изначально была невысокой, при затухании

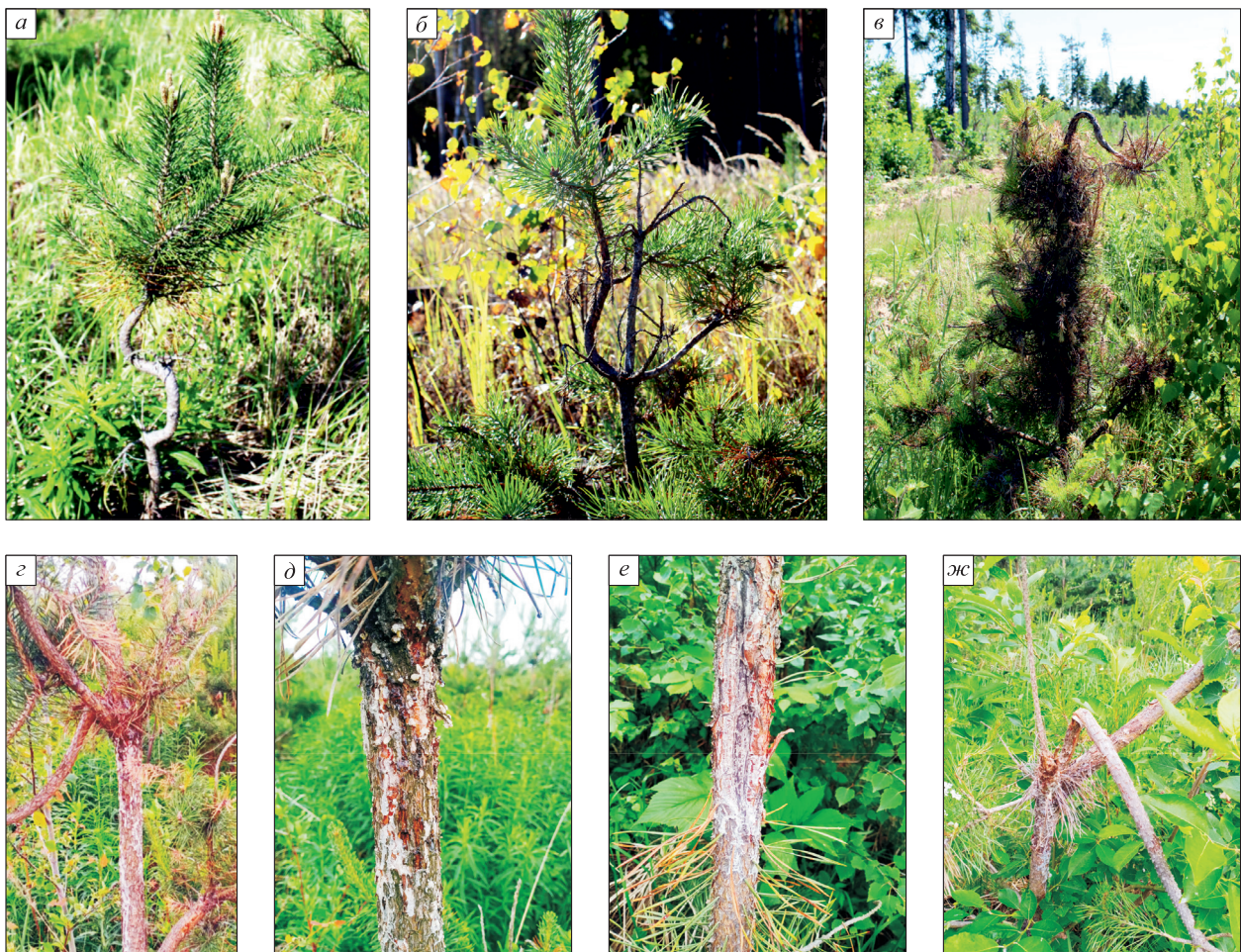


Рис. 9. Последствия поражения сосны диплодиозом в сильной степени.

а – искривление ствола; б, в – кустистость и сильная деформация из-за утраты центрального побега; г, д – растрескивание коры и смолотечение в области поражения прошлых лет; е – открытая рана на стволе; ж – слом ствола в области раны (фото Анны А. Шишкиной).

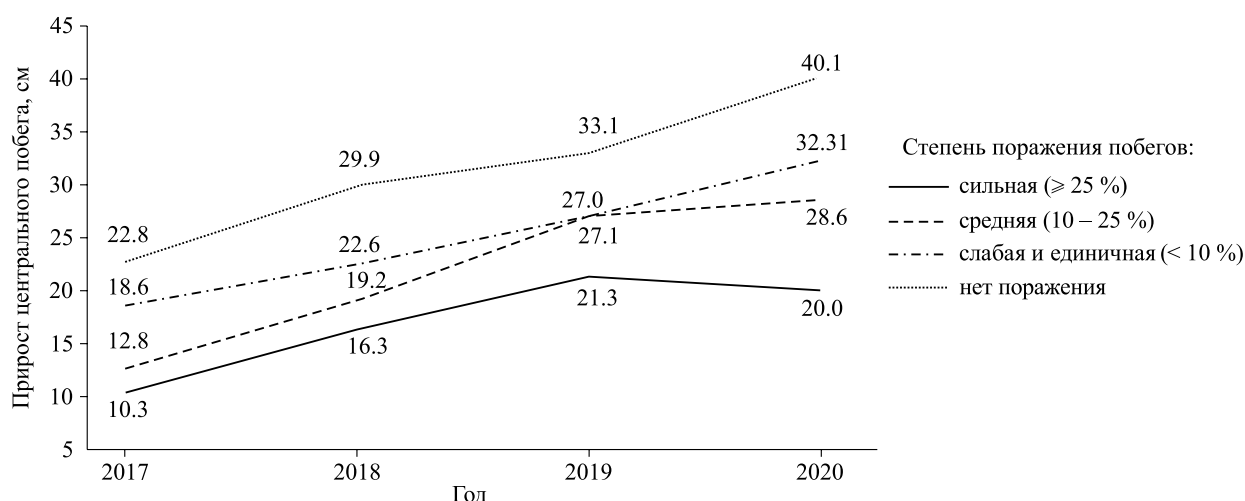


Рис. 10. Приросты вершинного побега у растений с разной степенью поражения диплодией.

вспышки болезни наблюдается восстановление растений без заметного искривления основного ствола и без появления засмоления и ран.

В ходе проведения исследований в очагах диплодииа отмечены повреждения молодых сосен насекомыми-вредителями: побеговым-смолевщиком (син. смоляная хвоевертка (*Retinia resinella* (Linnaeus))), сосновым бражником (*Hyloicus pinastri* (Linnaeus))), рыжим сосновым пилильщиком (*Neodiprion sertifer* Geoffroy), долгоносиками (семейство Curculionidae), в том числе смолевками (*Pissodes* Germar), и сосновым подкорным клопом (*Aradus cinnamomeus* (Panzer))).

Несмотря на то, что вредители выявлялись в редких случаях или только на отдельных побегах в кроне и не оказывали влияния на состояние сосны, они могут быть потенциально опасными в случае увеличения их численности.

По результатам проведенных измерений вершинных приростов установлено, что по сравнению со здоровыми деревьями прирост снижается при слабой и единичной степени поражения диплодией на 26 %, средней – на 31 %, сильной – на 46 % (рис. 10).

По результатам 6-летнего изучения динамики очагов диплодииа в Московской области составлены и апробированы рекомендации производству, включающие методику проведения учетов в очагах диплодииа, подробное описание симптомов болезни, сроков их появления, приуроченности к определенному возрасту насаждений и другим таксационным характеристикам для планирования и проведения наблюдений в рамках государственного лесопатологического мониторинга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в 2017 г. в Московской области выявлена эпифитотия диплодииа. Максимальный уровень развития болезни зарегистрирован в 2017, 2018 и 2021 гг., чему предшествовали годы с избыточно влажными погодными условиями в вегетационный период. Максимальная площадь очагов диплодииа (2033.5 га) отмечена в 2020 г. В 2022–2023 гг. происходило постепенное затухание эпифитотии. На основании проведенных наблюдений установлено следующее:

1) в условиях Московской области спорношения гриба *S. sapinea* (пикниды) при благоприятных погодных условиях образуются уже в конце мая и продолжают развиваться в течение всего вегетационного периода до поздней осени;

2) наиболее сильная степень развития болезни отмечалась в разновозрастных, чистых по составу лесных культурах, произрастающих в типах условий местопроизрастания В2 и при повышенной антропогенной нагрузке. Густота посадки не оказывала существенного влияния на степень распространения болезни. С ухудшением условий для произрастания сосны, увеличивается количество растений с деформацией стволов. Установлены различия в поражении растений разного возраста: до 3 лет наблюдается суховершинность, от 4 до 20 лет – усыхание и деформация вершинных и боковых побегов текущего года по всей кроне, искривление ствола, кустистость кроны, после 20 лет болезнь поражает единичные побеги, преимущественно в нижней части кроны, не вызывая искривления ветвей и стволов;

3) *S. sapinea* способен формировать комплексные очаги с возбудителями склерофомоза

(*Sclerophoma* spp.), соснового вертуна (*M. populnea*) и развиваться совместно на одном и том же растении и побеге. В комплексных очагах диплоидоза, склерофомоза и соснового вертуна значительно повышается уровень поражения сосны. Характер совместного развития указанных возбудителей некрозно-раковых болезней сосны описан для региона впервые;

4) возраст лесных культур сосны, при котором наблюдалось массовое развитие заболевания с высокой степенью поражения растений, составлял от 3 до 6 лет. В насаждениях 7–11 лет уровень болезни по-прежнему оставался высоким, но начиналось затухание очагов;

5) на большинстве участков в первые годы эпифитотии (2017–2018) наблюдалось массовое поражение растений с высокой степенью поражения крон. К 2023 г. на этих участках отмечена единичная встречаемость больных сосен и затухание очагов диплоидоза. Однако во вновь создаваемых лесных культурах велика вероятность возникновения новых очагов заболевания;

6) поражение диплоидозом молодых культур сосны приводит к снижению прироста по высоте. Повышение степени поражения сосны способствует более значительному снижению прироста. Вред, причиняемый диплоидозом, заключается не только в непосредственном ослаблении растений в результате отмирания побегов, но и в деформации побегов, ветвей и стволов молодых сосен. После затухания очагов, даже при постепенном восстановлении кроны, формирующиеся древостои характеризуются высокой долей деформации стволов, многовершинностью (кустистостью крон), наличием язв на стволах. Все это снижает товарные качества будущих древостоев и делает их подверженными ветровалу и бурелому.

Новые данные о симптомах диплоидоза в сосновых насаждениях разного возраста и происхождения, а также сроках их появления в условиях Московской области, могут быть использованы для планирования и проведения мониторинга болезней в молодняках сосны и при разработке системы защитных мероприятий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азовская Н. О., Ярмолевич В. А., Баранов О. Ю. *Sphaeropsis sapinea* как основной возбудитель усыхания побегов *Pinus sylvestris* L. в Беларуси // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы IX Международной конференции. Минск, 2015. С. 17–20.
- Булгаков Т. С. Дотистромоз – новое опасное заболевание сосны крымской на юге России // Акт. пробл. лесн. компл. 2007. № 17. С. 109–113.
- Ванин С. И. Курс лесной фитопатологии. Л.: Гослесбумиздат, 1931. 326 с.
- Ведерников Н. М., Яковлев В. Г. Защита хвойных сеянцев от болезней. М.: Лесн. пром-сть. 1972. 90 с.
- Визначник грибів України. Т. III. Незавершені гриби / под ред. Д. К. Зерова. Київ: Наук. думка, 1971. 696 с.
- Воронцов А. И., Мозолевская Е. Г., Соколова Э. С. Технология защиты леса. М.: Экология, 1991. 304 с.
- Гниненко Ю. И. Сосновый вертун в России // Акт. пробл. лесн. компл. 2007. № 17. Р. 124–127.
- Голубцова Ю. И. Фитотрофные микромицеты основных лесобразующих пород Новгород-Северского Полесья // Современная микология в России: Материалы 2-го съезда микологов России. М.: Нац. акад. микол., 2008. Т. 2. С. 59.
- Жуков А. М., Гниненко Ю. И., Жуков П. Д. Опасные малоизученные болезни хвойных пород в лесах России. Изд. 2-е, испр. и доп. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 128 с.
- Журавлев И. И., Селиванова Т. Н., Черемисинов Н. А. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 248 с.
- Ильичев Ю. Н., Шуваев Д. Н. Состояние клоновых объектов кедров сибирского *Pinus sibirica* Du Roi Республики Алтай: сохранность и перспективы селекции // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 33–44.
- Карпун Н. Н., Булгаков Т. С., Журавлева Е. Н. Атлас вредителей и болезней декоративных насаждений на юге России. Хвойные породы. Сочи: ФИЦ СНИЦ РАН, 2021. 216 с.
- Крутов В. И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1989. 208 с.
- Методические указания по экспедиционному лесопатологическому обследованию лесов СССР. Брянск: Брянск. спец. лесоустр. эксп., 1986. 154 с.
- Мусолин Д. Л., Селиховкин А. В., Булгаков Т. С. Дотистромоз хвойных в России и сопредельных странах // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы научно-технической конференции. СПб., 2016. Т. 2. С. 46–49.
- Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Российской Федерации за 2022 год. Пушкино: ВНИИЛМ, 2023. 323 с.
- Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Московской области за 2023 год. Пушкино: ВНИИЛМ, 2024. 210 с.
- Падутов В. Е., Баранов О. Ю., Воронаев Е. В. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск: Юнипол, 2007. 176 с.
- Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев: АН УССР, 1955. 456 с.
- Расписание погоды, 2019. https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Павловском_Посаде
- Расписание погоды, 2024. https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Электрoуглях
- Селянинов Г. Т. О сельскохозяйственной оценке климата // Тр. по с.-х. метеорол. 1928. Вып. 20. С. 165–177.
- Синадский Ю. В. Сосна. Ее вредители и болезни. М.: Наука, 1983. 344 с.
- Соколова Э. С. Экология склерофомоза в культурах сосны // Лесоведение. 1984. № 4. С. 82–86.

- Соколова Э. С., Колганихина Г. Б., Галасьева Т. В., Стрепенюк Л. П., Семенова Н. А. Видовой состав и распространение дендротрофных грибов в разных категориях зеленых насаждений Москвы // Лесн. вестн. 2006. № 2 (44). С. 98–116.
- Соколова Э. С., Фомина Л. А. Дотистромоз – малоизвестная болезнь хвои сосны крымской в Ростовской области // Лесн. хоз-во. 2007. № 3. С. 45–46.
- Соколова Э. С., Колганихина Г. Б. Грибные болезни древесных интродуцентов в насаждениях Москвы и Подмосковья // Лесн. вестн. 2009. № 5. С. 145–153.
- Стенина Н. П., Семакова Т. А. Склерофомоз сосны // Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: Тезисы докл. Всерос. съезда по защите раст. СПб., 1995. С. 90.
- Трошанин П. Г. Сосновый вертун и борьба с ним. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1952. 45 с.
- Уманов Р. А. Диплодиевый некроз сосны // Лесн. вестн. 2009. № 5. С. 164–165.
- Шероколава Н. А., Скрипка О. В., Александров И. Н. Патогенная микрофлора древесных культур в Европейской части России // Современная микология в России: Материалы 2-го Съезда микологов России. М.: Нац. акад. микол., 2008. Т. 2. С. 215.
- Шишкина Анна А., Шишкина Анастасия А. Совместное поражение микромицетами *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton и *Phomopsis velata* (Sacc.) Traverso побегов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в молодых культурах Центральной России // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы X Международной конференции. Петрозаводск, 2018. С. 228–231.
- Шишкина Анна А., Шишкина Анастасия А., Некляев С. Э. Массовое усыхание побегов в молодых культурах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Московской области // Лесохоз. информ. 2020. № 2. С. 66–88.
- Ярмолович В. А., Азовская Н. О. Инфекционное усыхание побегов *Pinus sylvestris* L. в насаждениях Беларуси // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2014. Т. 4. С. 133–143.
- Adamson K., Klavina D., Drenkhan R., Gaitnieks T., Hanso M. *Diplodia sapinea* is colonizing the native Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the northern Baltics // Europ. J. Plant Pathol. 2015. V. 143. Iss. 2. P. 343–350.
- Bihon W., Slippers B., Burgess T., Wingfield M. J., Wingfield B. D. Sources of *Diplodia pinea* endophytic infections in *Pinus patula* and *P. radiata* seedlings in South Africa // For. Pathol. 2010. V. 41. Iss. 5. P. 370–375.
- Brodde L., Adamson K., Camarero J. J., Castaño C., Drenkhan R., Lehtijärvi A., Luchi N., Migliorini D., Moreno A. S.-M., Stenlid J., Özdağ Ş., Oliva J. *Diplodia* tip blight on its way to the north: Drivers of disease emergence in northern Europe // Front. Plant Sci. 2019. V. 9. Article number 1818. 12 p.
- Chou C. K. S. *Diplodia* leader dieback, *Diplodia* crown wilt, and *Diplodia* whorl canker // For. Pathol. New Zeal. 2009. N. 7. 7 p.
- Desprez-Loustau M.-L., Robin C., Reynaud G., Déqué M., Badeau V., Piou D., Husson C., Marçais B. Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest-pathogenic fungi // Can. J. Plant Pathol. 2007. V. 29. Iss. 2. P. 101–120.
- Index Fungorum, 2024. <https://indexfungorum.org/Index.htm>
- Jankovský L., Palovčíková D. Dieback of Austrian pine – the epidemic occurrence of *Sphaeropsis sapinea* in southern Moravia // J. For. Sci. 2003. V. 49. Iss. 8. P. 389–394.
- Oliva J., Boberg J., Stenlid J. First report of *Sphaeropsis sapinea* on Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Austrian pine (*P. nigra*) in Sweden // New Disease Rep. 2013. V. 27. Iss. 1. P. 23.
- Sinclair W. A., Lyon H. H. Diseases of trees and shrubs. Ithaca, London: Comstock Publ. Ass., a division of Cornell Univ. Press, 2005. 660 p.
- Zwolinski J. B., Swart W. J., Wingfield M. J. Economic impact of a post-hail outbreak of dieback induced by *Sphaeropsis sapinea* // Europ. J. For. Pathol. 1990. V. 20. Iss. 6–7. P. 405–411.

DIPLODIA SHOOT BLIGHT OUTBREAK IN YOUNG SCOTS PINE STANDS IN MOSCOW OBLAST

Anna A. Shishkina^{1, 2}, N. N. Karpun¹

¹ Saint Petersburg State Forest Engineering University
Institutskiy per., 5, St. Petersburg, 194021 Russian Federation

² Russian Forest Protection Center
Nadsonovskaya str., 13, Pushkino, Moscow Oblast, 141207 Russian Federation

E-mail: asarum89@yandex.ru, nkolem@mail.ru

The article presents the results of a 7-year study of the outbreak of Diplodia shoot blight, discovered in 2017 in young forest stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Moscow Oblast. The area covered by the disease at the peak of the epidemic was more than 2 thousand hectares. Previously, such a huge spread of Diplodia shoot blight with a high degree of damaged trees in forest stands of the Moscow Oblast had not been recorded. For the first time in the region, the symptoms of the disease and the periods of their development on pine in forest stands of different ages and origins have been described. New for the Moscow Oblast data on the complex development of the causative agent of Diplodia shoot blight (*Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton) and other pathogenic fungi that cause necrosis and cancer diseases of pine: *Sclerophoma* shoot blight (*Sclerophoma* spp.) and Pine twisting rust (*Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst.) has been obtained. It was found that the highest level of the disease is usually observed in plantings aged from 3 to 6 years, afterwards a gradual weakening of the disease begins. The highest occurrence of disease and degree of crown damage were observed in forest plantations of different ages, pure in composition, in B2 type of growing conditions, as well as with a high level of anthropogenic impact. The density of forest plantations did not affect the degree of the disease development. The damage caused by Diplodia shoot blight included both the weakening of plants (up to complete death in isolated cases) as a result of the death of shoots immediately during the outbreak of the disease, and the subsequent deformation of trunks, formation of multi-topped (bushiness) crowns and the cankers, which reduced the resistance of young trees to snow and wind injury and can deteriorate the commercial qualities of the developing forest stands. Based on the results of measuring the growth of apical shoots, inhibition of plant growth due to damage by Diplodia shoot blight was revealed. The results of the study can be used for monitoring diseases in young pine stands and in projecting of a system of plant protection measures.

Keywords: *Sphaeropsis sapinea*, *Pinus sylvestris*, forest crops, diseases of young forest stands, shoot blight of Scots pine, necrosis, twist of shoots, deformation, multi-topped (bushy) plants, decreased increment.

How to cite: Shishkina Anna A., Karpun N. N. Diplodia shoot blight outbreak in young Scots pine stands in Moscow Oblast // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 54–68 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*161:630*8

РОЛЬ ВИДОВОГО СОСТАВА И СТРУКТУРЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ МЕСТООБИТАНИЙ ТЕТЕРЕВА

М. А. Новикова, Я. А. Новиков

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

E-mail: masch.novikova@yandex.ru, st085879novikov@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2024 г.

Установлено, что тетерев (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus)) при выборе местообитания в первую очередь ориентируется на присутствие широкого разнообразия кормовых растений (не менее 8–11 видов), способных удовлетворить потребности как взрослых особей, так и молодняка на разных этапах развития. При этом их доля в общей фитомассе травяно-кустарничкового яруса должна быть не менее 55–77 %. К важнейшим факторам относятся оптимальные защитные свойства местообитаний – невысокий и разреженный травостой улучшает обзор и маневренность, а мозаичное чередование опушек и полей позволяет укрываться от пернатых хищников. Наличие древесного полога также обеспечивает защиту от хищников. Количественно определены пороговые значения по запасу кормовых растений, освещенности под пологом леса, характеристики древостоя (сомкнутость, высота, диаметр), при которых возможно поддержание жизнеспособной популяции тетерева. Выявлены видовое разнообразие, доля кормовых растений, запасы фитомассы, освещенность и структура древостоя, необходимые для поддержания жизнеспособности популяции тетерева. Установлено, что в случае преобладания одного из факторов (либо кормовой базы, либо защитных условий) не происходит формирования оптимальных местообитаний вида. Наиболее привлекательны местообитания с мозаичным сочетанием открытых и закрытых участков, обеспечивающих все экологические потребности вида. Результаты исследований могут быть использованы для оптимизации лесных местообитаний тетерева путем сохранения мозаичности биотопов, поддержания необходимого уровня освещенности, обогащения кормовой базы.

Ключевые слова: тетерев, местообитание, кормовая база, структура растительности, кормовые растения, освещенность, жизнеспособность популяции.

DOI: 10.15372/SJFS20250107

ВВЕДЕНИЕ

Среди орнитологов нет единого мнения об основном факторе, определяющем пространственное распределение популяций тетеревов (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus)).

В обобщенном виде результаты зарубежных исследований показывают, что оптимальной средой обитания тетеревов в Европе являются мозаичные местообитания, состоящие из широких открытых пространств (вересковых пустошей) или разреженных молодняков, благоприятных для роста тетеревиных выводков, перемежающиеся с участками спелых широколиственных и хвойных лесов, а также с торфяниками, вересковыми пустошами, субальпийскими пастбищами, болотами и с естественными

лугами, расположенными на некотором удалении от густых лесов, с разнообразной растительностью, с редкими зарослями кустарников и с одиночными деревьями (Warren et al., 2012; White et al., 2013, 2015; Reimoser S., Reimoser F., 2015; Jähren et al., 2016; Tost et al., 2020, 2022; Sukor et al., 2021). При этом, соответственно вышеперечисленным характеристикам, растительный покров должен быть однообразен в крупном масштабе, но разнообразен (множество различных мозаично чередующихся растительных структур на отдельно взятой небольшой площади) в мелком (Tyroller, 2019). Математические модели подтверждают приуроченность тетеревиных популяций к местообитаниям с вышеперечисленными характеристиками (Tost et al., 2020).

Среди российских ученых также нет единого мнения относительно фактора, определяющего выбор тетеревами местообитаний. Имеются данные, согласно которым численность тетеревиной популяции коррелирует с обилием членистоногих и фитомассой напочвенного покрова, наибольшие значения которых регистрируются в 5-летних древостоях, в дальнейшем сокращаются из-за уменьшения освещенности по мере того, как происходит смыкание древесного полога (Ердаков, Телепнев, 2019; Козлов, 2022). Отмечается, что «опушечные» сообщества отличаются повышенным видовым разнообразием травянистой растительности (Грязькин, 2021).

Приуроченность тетеревиных популяций к конкретным видам растений напочвенного покрова изучена слабо. Больше данных имеется по составу летнего рациона тетеревов (Русаков, 1963).

Цель исследования – определение ключевых характеристик напочвенного покрова, оказывающих наибольшее влияние на выбор тетеревами местообитаний, а также оценка пороговых значений этих характеристик для поддержания жизнеспособной популяции тетерева в лесных сообществах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были местообитания тетерева на территории Бежецкого лесничества Тверской области.

Методы исследования включали **определение проективных покрытий растений напочвенного покрова**. С учетом необходимых для тетерева характеристик его местообитаний, были подобраны участки, на которых в конце июля – начале августа 2023 г. искали тетеревов. Из каждого места их взлета ($N = 5$; в дальнейшем учетная площадь (УП 1–5)) были проложены четыре линии, ориентированные по сторонам света, на них были заложены примыкающие друг к другу круговые постоянные пробные площади радиусом 178.5 см (площадью – 10 м²) каждая, по 6 шт. от центра до края линий.

Для повышения точности получаемых результатов методика определения проективных покрытий растений на круговых постоянных пробных площадях была усовершенствована. Каждая половина круговой площадки описывалась отдельно с последующим пересчетом результатов на всю круговую пробную площадь. Это позволяло учетчику одновременно видеть

всю оцениваемую площадь и тем самым более точно определять проективное покрытие каждого вида растения. При разделении на половины получилось 12 описаний проективных покрытий (по 5 м²) в каждом направлении, что позволило более гибко отразить изменение проективных покрытий растений, составляющих кормовую базу тетерева от центра учетной площади к ее краю.

Определение запасов кормовых ресурсов выполнено методом укусов в пунктах постоянного мониторинга (Тиходеева, Лебедева, 2015; Магасумова, 2016). Для этого в пределах крайних площадок и на центральной было заложено по одной учетной площадке размером 1 × 1 м.

На площадках срезали растения напочвенного покрова и разделяли их по видам для максимально точного определения кормовых достоинств конкретных местообитаний тетерева (Грязькин, 2021). В дальнейшем их взвешивали при естественной влажности и в воздушно-сухом состоянии.

Запас фитомассы напочвенного покрова на учетной площади № 1 не изучали, что обусловлено лесоводственной направленностью исследования и отсутствием на ней древостоя.

Полевые исследования проведены Я. А. Новиковым и М. А. Новиковой.

Выделение видов растений, составляющих кормовую базу тетеревов. На основании литературных источников определен список растений, составляющих летний рацион тетерева (Козлов, 2010; Миронов, 2013; Валуев, Загорская, 2014; Исаев, 2014; Курулюк, Наумкин, 2014; Roos et al., 2016; Baines et al., 2017; Белик, 2018; Нейфельдт, 2019; Полежаев, 2019; Tyroller, 2019; Nopp-Mayr et al., 2020; Анненков, 2022).

Из этого списка были выделены растения, встреченные на исследованных учетных площадях: герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), злаки (Poaceae), иван-чай узколистый (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus* L.), марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum* L.), подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.), щавель обыкновенный (*Rumex acetosa* L.), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.).

Так как наиболее полные данные по питанию тетерева представлены в работе О. С. Русакова (1963), дальнейший анализ собранной информации проводился с учётом этой публикации.

Для определения изменений проективных покрытий различных видов кормовых растений от центра местообитаний тетерева к периферии (на протяжении 21.4 м), соответствующие показатели были суммированы по всем 4 учётным площадям.

Затем в пределах каждой учетной площади были суммированы проективные покрытия видов растений (м²), составляющих кормовую базу тетерева.

При расчете общего запаса фитомассы растений в воздушно-сухом состоянии на каждой учетной площади данные по массе собранных на центральной площадке растений были экстраполированы на ближайшие 3 круговые площадки в каждом направлении. На остальные круговые

площадки распространялись данные наиболее близкой краевой площадки, на которой взвешивали растения. В связи с тем, что не все виды растений встречались на подвергшихся срезанию площадках, на основании данных со всех площадок с взвешенными растениями была рассчитана средняя масса всех измеренных видов растений. В дальнейшем ее использовали при расчетах запасов растений, по которым отсутствовали показатели с близко расположенных площадок. Собранные данные были обработаны посредством программ Microsoft Excel 2010 и Rstudio 4.3.1.

Кроме проективных покрытий и масс растений напочвенного покрова определяли их встречаемость по видам на исследованных учетных площадях (табл. 1–3).

Таблица 1. Площади, занимаемые растениями, входящими в кормовую базу тетерева, на учетных площадках, м²

Вид	УП 2	УП 3	УП 4	УП 5	Среднее
Герань лесная	0.25	12.25	13.25	0.38	6.53 ± 6.23
Горошек мышиный	1.50	7.13	6.38	4.25	4.81 ± 2.18
Зверобой продырявленный	3.88	6.75	8.0	3.38	5.50 ± 1.93
Земляника лесная	29.63	9.50	—	16.00	13.78 ± 10.77
Злаки	71.18	77	123	100.88	93.01 ± 20.58
Иван-чай узколистый	—	2.50	5.88	0.38	2.19 ± 2.33
Клевер луговой	19.88	3.63	35.63	13.50	18.16 ± 11.63
Лютик кашубский	—	0.63	0.25	0.13	0.25 ± 0.23
Марьянник дубравный	17.75	99.63	66	7.88	47.81 ± 37.13
Подмаренник мягкий	19.25	18	39.63	19.88	24.19 ± 8.94
Щавель обыкновенный	—	0.25	0.13	1.00	0.34 ± 0.39
Ястребинка зонтичная	41.63	11.38	14.63	49.63	29.31 ± 16.60

Таблица 2. Распределение массы кормовых растений живого напочвенного покрова (ЖНП) по учетным площадкам и по составляющим ее видам

Показатель	УП 2	УП 3	УП 4	УП 5	Всего, среднее*
Общая масса растений ЖНП:					
г	67006	93846	109193	55950	325995
кг/га	2791.9	3910.3	4549.7	2432.6	
Масса кормовых растений ЖНП:					
г	51345	70505	66435	31189	219475
%	76.6	75.1	60.8	55.7	67.1 ± 8*
кг/га	8.91	12.24	11.53	5.90	9.65 ± 2.49*
Вид растений, %:					
герань лесная	0.05	2.0	2.2	0.1	1.1*
горошек мышиный	0.4	1.2	1.4	1.1	1.0*
зверобой продырявленный	2.2	3.0	3.5	2.1	2.7*
земляника лесная	8.9	0.6	0.00	8.8	4.6*
злаки	27.4	24.7	25.5	42.5	30.0*
иван-чай узколистый	—	0.3	0.4	0.02	0.2*
клевер луговой	11.2	1.5	15.3	7.5	8.9*
лютик кашубский	—	0.2	0.1	0.1	0.1*
марьянник дубравный	17.7	58.0	39.8	9.3	31.2*
подмаренник мягкий	6.6	6.0	6.4	7.1	6.5*
ястребинка зонтичная	25.6	2.6	5.5	21.2	13.7*

Таблица 3. Встречаемость видов растений живого напочвенного покрова на учетных площадях

Вид	УП 1	УП 2	УП 3	УП 4	УП 5	Среднее ± стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %
Подмаренник мягкий	58	85	69	79	90	76 ± 11	15
Купырь лесной (<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.)	100	69	83	67	52	74 ± 16	22
Зверобой продырявленный	67	31	42	54	38	46 ± 13	27
Горошек мышиный	54	23	33	52	54	43 ± 13	30
Ежа сборная (<i>Dactylis glomerata</i> L.)	37	35	31	50	73	45 ± 15	33
Пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski)	62	33	71	94	42	60 ± 21	36
Василек луговой (<i>Centaurea jacea</i> L.)	13	33	23	44	48	32 ± 13	41
Марьянник дубравный	50	44	94	90	31	62 ± 25	41
Тимофеевка луговая (<i>Phleum pratense</i> L.)	37	54	40	50	6	38 ± 17	45
Клевер луговой	96	40	19	58	52	53 ± 25	48
Полевица обыкновенная (<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.)	8	44	46	19	35	30 ± 15	48
Ястребинка зонтичная	0	90	69	52	94	61 ± 34	56
Дудник лесной (<i>Angelica sylvestris</i> L.)	25	17	35	17	2	19 ± 11	57
Бедренец камнеломка (<i>Pimpinella saxifraga</i> L.)	0	13	21	17	29	16 ± 10	61
Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg.)	4	8	4	13	21	10 ± 6	62
Манжетка обыкновенная (<i>Alchemilla vulgaris</i> L.)	0	8	4	13	10	7 ± 4	63
Хвощ лесной (<i>Equisetum sylvaticum</i> L.)	21	0	21	6	19	13 ± 9	64
Полынь горькая (<i>Artemisia absinthium</i> L.)	8	54	21	19	65	33 ± 22	66
Вероника дубравная (<i>Veronica chamaedrys</i> L.)	8	10	75	50	50	39 ± 26	66
Кострец безостый (<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub)	0	33	25	23	6	18 ± 12	71
Иван-чай узколистный	50	0	29	33	6	24 ± 18	77
Золотарник обыкновенный (<i>Solidago virgaurea</i> L.)	13	54	8	10	56	28 ± 22	78
Вербейник обыкновенный (<i>Lysimachia vulgaris</i> L.)	13	11	2	0	19	9 ± 7	78
Сивец луговой (<i>Succisa pratensis</i> Moench)	0	47	56	42	2	29 ± 24	80
Тысячелистник обыкновенный (<i>Achillea millefolium</i> L.)	0	11	2	6	14	7 ± 5	81
Земляника лесная	8	48	15	0	31	20 ± 17	84
Лапчатка прямостоячая (<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.)	0	17	10	0	15	8 ± 7	85
Борщевик сибирский (<i>Heracleum sibiricum</i> L.)	0	6	4	23	15	9 ± 8	87
Чина лесная (<i>Lathyrus sylvestris</i> L.)	4	2	4	0	0	2 ± 2	89
Бодяк полевой (<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.)	42	0	21	50	0	23 ± 21	92
Овсяница овечья (<i>Festuca ovina</i> L.)	8	0	6	23	4	8 ± 8	94
Крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i> L.)	8	0	15	6	0	6 ± 5	94
Герань лесная	0	4	52	31	6	19 ± 20	106
Лютик кашубский	0	0	10	4	2	3 ± 4	116
Сныть обыкновенная (<i>Aegopodium podagraria</i> L.)	25	2	10	2	0	8 ± 9	117
Нивяник обыкновенный (<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.)	8	0	0	6	0	3 ± 4	125
Фиалка полевая (<i>Viola arvensis</i> Murray.)	0	0	0	4	6	2 ± 2	125
Вейник наземный (<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth)	0	21	0	0	15	7 ± 9	126
Луговик дернистый (<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.)	25	2	6	2	0	7 ± 9	130
Смолёвка обыкновенная (<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke)	0	0	2	0	4	1 ± 2	133
Колокольчик круглолистный (<i>Campanula rotundifolia</i> L.)	0	0	0	2	8	2 ± 3	155
Пикульник красивый (<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.)	42	0	6	2	0	10 ± 16	160
Подорожник ланцетный (<i>Plantago lanceolata</i> L.)	0	0	0	2	10	3 ± 4	162
Щавель обыкновенный	0	0	2	0	17	4 ± 7	174
Клевер ползучий (<i>Trifolium repens</i> L.)	0	0	0	4	0	1 ± 2	200
Лапчатка гусиная (<i>Potentilla anserina</i> L.)	0	0	0	4	0	1 ± 2	200
Вейник тростниковый (<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth)	0	0	0	0	6	1 ± 2	200
Колокольчик скученный (<i>Campanula glomerata</i> L.)	0	0	0	0	8	2 ± 3	200

Общее число установленных видов растений (более 48) схоже с этим показателем в специальном исследовании живого напочвенного покрова (59 видов), что свидетельствует о схожести и репрезентативности получаемых результатов (Чижов и др., 2016).

Руководствуясь шкалой Б. Е. Чижова с соавт. (2016), все учтенные виды по степени встречаемости можно разделить на четыре группы:

- господствующие (встречаемость более 66 %): подмаренник мягкий, купырь лесной;
- согосподствующие (встречаемость 66–33 %): марьянник дубравный, ястребинка зонтичная, пырей ползучий, клевер луговой, звербой продырявленный, ежа сборная, горошек мышиный, вероника дубравная, тимopheевка луговая, полынь горькая;

- наполнители (встречаемость 33–15 %): василек луговой, полевица обыкновенная, сивец луговой, золотарник обыкновенный, иван-чай узколистный, бодяк полевой, земляника лесная, дудник лесной, герань лесная, кострец безостый, бедренец камнеломка;

- редкие (встречаемость до 15 %): хвощ лесной, одуванчик лекарственный, пикульник красивый, борщевик сибирский, вербейник обыкновенный, лапчатки прямостоячая и гусиная, овсяница овечья, сныть обыкновенная, манжетка обыкновенная, вейники наземный и тростниковый, луговик дернистый, тысячелистник обыкновенный, крапива двудомная, щавель обыкновенный, лютик кашубский, нивяник обыкновенный, подорожник ланцетный, колокольчики круглолистный и скученный, чина лесная, фиалка полевая, смолевка обыкновенная, клевер ползучий.

Следует отметить, что в табл. 3 отсутствует строка, обобщающая все злаки, так как, в отличие от проективного покрытия, наличие/отсут-

ствие отдельных видов злаков определить гораздо проще.

Определение таксационных характеристик древостоев и уровня освещенности учетных площадей. Таксационные показатели древостоев определяли методом сплошной перечислительной таксации на площадях размером 50 × 50 м. Их центром выступали учетные площади, содержащие как круговые реласкопические площадки, так и площадки учета запаса растений живого напочвенного покрова. Для определения диаметров деревьев в соответствии с принятой методикой использовали 4-сантиметровые ступени толщины (Мартынов и др., 2008). В центральных ступенях выполнено по три замера высот деревьев.

Помимо вышеуказанных процедур в пределах каждой учетной площади посредством люксметра «ТКА-люкс» 12 августа 2023 г. с 16:00 до 17:00 ч были выполнены замеры уровня освещенности (по 30 измерений на каждой учетной площади).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Живой напочвенный покров. Проективные покрытия видов ЖНП. Изменение проективного покрытия различных видов кормовых растений от центра местообитаний тетерева к его периферии (на протяжении 21,4 м) в результате суммирования по всем учетным площадям показано на рис. 1–3.

Сводные данные по всем учетным площадям представлены в табл. 1. На их основании можно сделать вывод о том, что высокая доля злаков, марьянника, ястребинки, подмаренника, клевера указывает на их определяющее значение при выборе тетеревами местообитаний. Однако

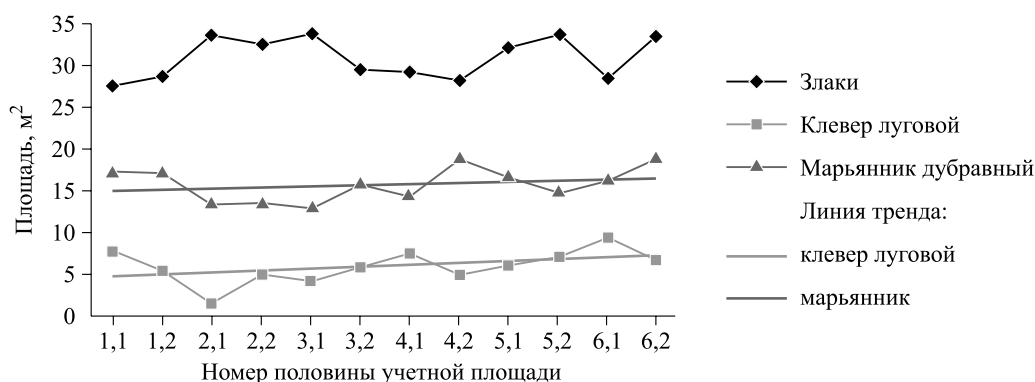


Рис. 1. Увеличение суммарных площадей (м²) основных кормовых растений тетерева по мере удаления от центра учетных площадей.

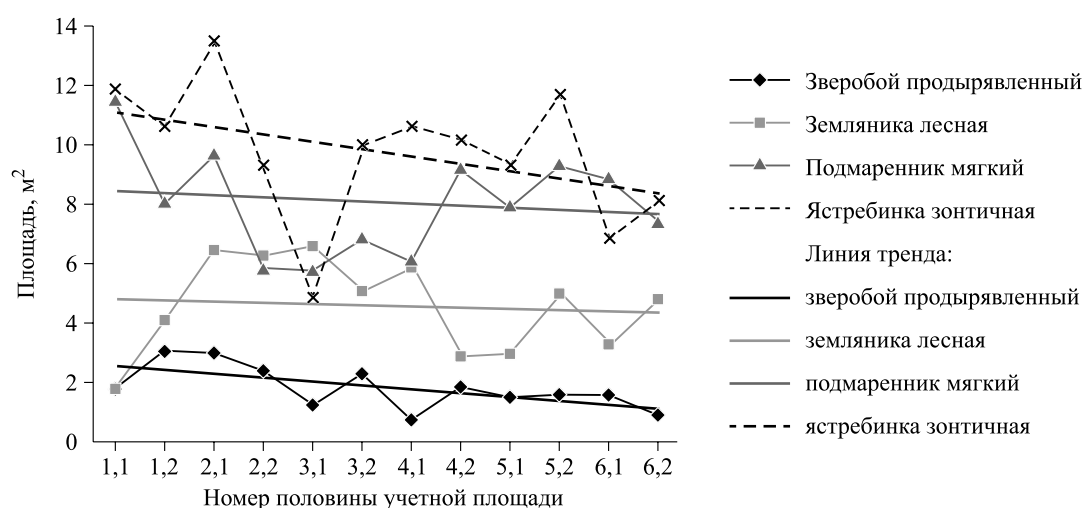


Рис. 2. Уменьшение суммарных площадей (м^2) основных кормовых растений тетерева по мере удаления от центра четных площадей.

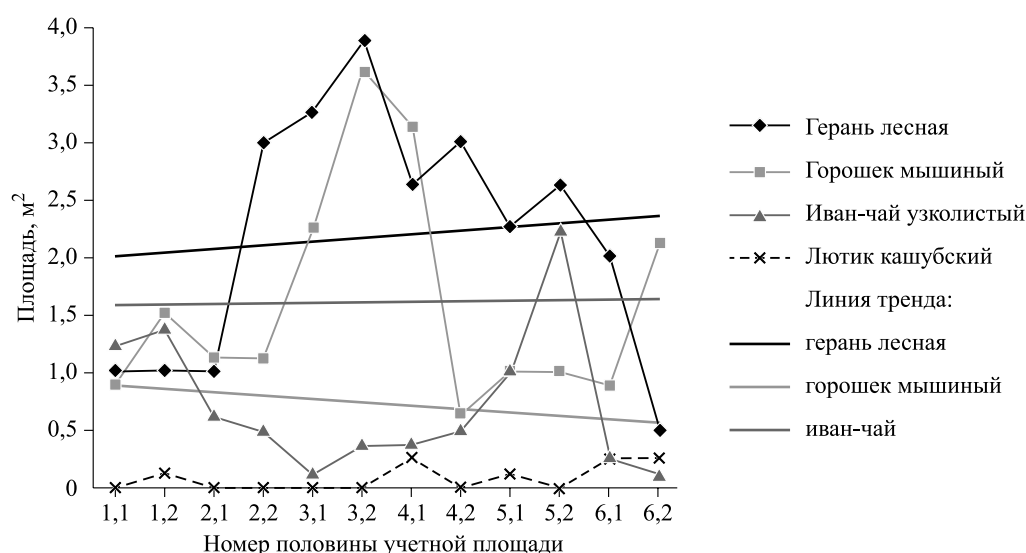


Рис. 3. Незначительное изменение суммарных площадей (м^2) основных кормовых растений тетерева по мере удаления от центра четных площадей.

с учетом ранее построенных графиков, показывающих незначительное увеличение площади злаков, марьянника и клевера лугового от центра местообитаний тетеревов к периферии, при обратной тенденции для подмаренника, можно заключить о фоновой роли данных видов растений в местообитаниях тетерева. Резкое уменьшение площади, занимаемой ястребинкой от центра местообитаний тетеревов к периферии, свидетельствует о более высокой значимости данного вида растения при выборе местообитаний тетеревами. Данный вывод подтверждается и указанной О. С. Русаковым (1963) встречаемостью ястребинки в питании тетерева (19–48 %).

Такие растения, как земляника, иван-чай, лютик, щавель, полностью отсутствуют на неко-

торых учетных площадях. Это свидетельствует о том, что они не являются определяющим фактором при выборе тетеревами местообитаний, а также о том, что тетерев может обходиться без них в своем рационе. Вероятно, данные растения играют лишь дополнительную роль в питании тетерева, хотя на отдельных участках земляника может покрывать значительную площадь, а также занимать наибольшую долю в питании тетерева (32–71 %) (Русаков, 1963). Герань, горошек, зверобой имеют средние показатели проективного покрытия.

Следует отметить проявившийся на основании собранных данных антагонизм между площадями, занимаемыми злаками и марьянником дубравным, что указывает на схожие экологи-

ческие ниши злаков и марьянника в условиях исследованных местообитаний тетерева. Это наблюдение подтверждается данными других авторов, исследовавших растения живого напочвенного покрова (Сергиенко, 2013), при том, что увеличение уровня освещенности позволяет злакам вытеснять марьянник (Балухта, 2023).

Анализируя степень варьирования значений проективных покрытий, следует отметить, что самые высокие средние площади и наименьший размах варьирования наблюдаются у злаков (среднее 93.01 м^2 , пределы варьирования – 20.58 м^2). Это подтверждает вывод о доминирующей роли злаков в питании тетерева, что согласуется с данными О. С. Русакова (1963) (30–52 %). У остальных растений наблюдается больший размах варьирования площадей между участками. В абсолютном выражении наибольший размах у марьянника дубравного – 37.13 м^2 , в относительном – у щавеля, иван-чая, герани, лютика, земляники, марьянника (в порядке убывания). Несколько меньше у клевера и ястребинки. Это указывает как на мозаичность распределения этих растений на учётных площадях, так и на недостаточность собранных данных.

Наибольшее видовое разнообразие кормовых растений отмечено на УП 2 – 11 видов, наименьшее – на УП 5 – 8 видов (не считая злаки). В среднем на 4 учётных площадях произрастает 10 ± 1 видов кормовых растений. Таким образом, данные значения представляют собой диапазон видов кормовых растений, в пределах которого способна существовать популяция тетерева.

Фитомасса видов живого напочвенного покрова. Расчетные значения суммарных масс кормовых растений живого напочвенного покрова, а также эти массы отдельно по видам представлены в табл. 2.

Средняя доля массы кормовых растений от общей фитомассы всех учётных видов составляет $67.1 \pm 8 \%$. При этом наибольшее значение у УП 2 – 76.6 %, наименьшее у УП 5 – 55.7 %. Наибольшая масса кормовых растений живого напочвенного покрова отмечена на УП 3 – 70505 г (76.6 % от общей массы), а наименьшая – на УП 5 – 31189 г (55.7 % от общей массы). Данные значения ограничивают диапазоны благоприятной для обитания тетерева доли кормовых растений, а также их массы.

Встречаемость видов живого напочвенного покрова на исследованных учётных площадях показана в табл. 3. Наибольшая (более 50 %) встречаемость отмечена у подмаренника мягкого, купыря лесного, марьянника дубравного,

ястребинки зонтичной, пырея ползучего, клевера лугового. За исключением ястребинки, коэффициенты варьирования остальных названных видов менее 50 %. Это свидетельствует о том, что они довольно равномерно распределены по исследуемым местообитаниям тетерева и относятся к фоновым видам.

В случаях, когда средняя встречаемость вида составляет менее 10 %, стандартное отклонение превышает значение среднего, что свидетельствует о недостаточном размере выборки по данным видам. Таких видов определено 16 (34 %).

Коэффициент варьирования большинства видов (32 шт.) – менее 100 %, из них у 21 вида он находится в диапазоне от 50 до 100 %, а у остальных 11 видов – менее 50 %. Это свидетельствует о значительной изменчивости встречаемости большинства видов растений, а следовательно, и о мозаичности и высоком биологическом разнообразии исследуемых площадей. Можно утверждать, что данные местообитания тетерева удовлетворяют критериям местообитаний, выявленным ранее другими исследователями (Tyroller, 2019; Tost et al., 2022).

Степень освещенности учётных площадей. Вычисленные средние значения освещенности на учётных площадях приведены в табл. 4.

Наибольший уровень освещенности отмечен на УП 4 (3906 лк), наименьший – на УП 2 (883 лк).

Высокие значения стандартного отклонения (до 1900 лк) свидетельствуют о существенной неоднородности освещенности в пределах каждой учётной площади, что обусловлено высокой неоднородностью древесного полога и согласуется с данными других исследователей (Медведев и др., 2019).

Наблюдается положительная корреляция между освещенностью (УП 3 – максимальная, УП 2 – минимальная) и общей фитомассой растительности (УП 3 – максимальная, УП 2 – минимальная). Коэффициент корреляции (R) = 0.878. Аналогичная, но менее сильная

Таблица 4. Уровень освещенности под пологом древостоев на учётных площадях

Учётная площадь	Среднее значение прямой освещенности, лк	Коэффициент вариации, %
УП 2	882.8 ± 383.9	44
УП 3	1644.9 ± 909.7	55
УП 4	3906 ± 1908	49
УП 5	991.9 ± 793.3	80

корреляция ($R = 0.589$) наблюдается между освещенностью и запасами кормовых растений. На основании этого можно сделать вывод о том, что в целом кормовая ценность исследованных участков формируется прежде всего под влиянием освещенности. При этом негативное влияние на развитие напочвенного покрова оказывает береза (*Betula* L.) при наличии елового подроста, за счет затенения покрова кронами деревьев, чего на учетных площадях не наблюдалось (Лебедева и др., 2007).

По уровню влияния освещенности на степень развития отдельных видов растений из кормовой базы тетерева все виды разделились на две группы:

– растения с положительным влиянием уровня освещенности на накопление ими биомассы: зверобой продырявленный ($R = 0.915$), иван-чай узколистный ($R = 0.839$), герань лесная ($R = 0.798$), горошек мышиный ($R = 0.695$), клевер луговой ($R = 0.552$), марьянник дубравный ($R = 0.474$).

– растения с отрицательным влиянием уровня освещенности на их развитие: земляника лесная ($R = -0.786$), ястребинка зонтичная ($R = -0.677$), злаки ($R = -0.462$), подмаренник мягкий ($R = -0.370$), лютик кашубский ($R = -0.304$).

Несмотря на положительное влияние повышения уровня освещенности на распространение герани лесной, в условиях открытого местообитания тетеревов (УП 1) она не встречается, однако в условиях Архангельской области произрастает на вырубках и на лугах (Бурова и др., 2012).

Следует отметить, что подмаренник, горошек мышиный, клевер и ястребинка отмечены в местообитаниях тетерева в Прибайкалье (Фетисов, 2010).

Все кормовые растения тетерева либо положительно, либо отрицательно реагируют на изменение уровня освещенности их местообита-

ний, что следует учитывать при ведении лесного хозяйства на территории обитания тетеревиных птиц.

Древостой и его таксационные характеристики. Таксационные показатели древостоев на учетных площадях приведены в табл. 5.

Находящиеся на исследованных участках деревья расположены группами, оставляя безлесные поляны. В этом можно убедиться на основании данных прямой освещенности.

Наибольший коэффициент варьирования освещенности свидетельствует о более выраженном групповом расположении деревьев на исследуемой территории. По данному показателю лидирует УП 5 (80 %), а наиболее плотный и равномерный древостой – на УП 2 (44 %). Вероятность встречаемости тетеревов в плотном березовом древостое крайне низкая.

В подтверждение результатов других авторов, в нашем исследовании тетерева не были встречены ни в плотных березняках, ни в ольшаниках. Их отсутствие может быть объяснено слабой развитостью напочвенного покрова и, как следствие, малым количеством кормовых растений. В свою очередь, открытые пространства избегаются тетеревами из-за высокого напочвенного покрова, препятствующего их передвижению и ограничивающего обзор окружающей обстановки. Данное утверждение позволяет понять причину встреч тетеревов под отдельно стоящими деревьями, угнетающими и, как следствие, снижающими высоту окружающего напочвенного покрова (Tyroller, 2019). Кроме того, на объекте исследования тетерева также не встречаются на открытых участках с естественной малой высотой растений напочвенного покрова, которые, как правило, имеют скудный видовой состав растительности, не удовлетворяющий их кормовым запросам.

Таким образом, хорошая просматриваемость территории и разнообразный напочвенный покров, включающий кормовые виды, соз-

Таблица 5. Таксационные характеристики древостоев на учетных площадях

Показатель	УП 2	УП 3 и 4	УП 5
Породный состав	8Б1Олс1Ивк	7Б2Ос1Ивк	9Б1Ивк
Средний диаметр, см	10.5	12.4	9.9
Средняя высота, м	8	9.7	9.8
Относительная полнота	0.5	0.5	0.7
Запас, м ³	59.21	64.80	68.35
Среднее расстояние между деревьями, м	2.8	3.2	2.5

Примечание. Б – береза, Ивк – ива козья (*Salix caprea* L.) форма кустарниковая, Олс – ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), Ос – осина (*Populus tremula* L.).

дают в формирующихся разреженных березняках наиболее благоприятное для существования тетеревов сочетание условий среды.

При схожих расстояниях между деревьями запас древостоя на УП 5 выше, чем на УП 2, что обусловлено большей высотой древостоя при меньшем диаметре. Наибольшее расстояние между деревьями отмечено на УП 3 и 4 при запасе, схожем с УП 5, что обусловлено наличием на данных учетных площадях отдельных старых деревьев, имеющих крупные запасы древесины. Следствием этого, является и высокая освещенность территории, занятой древостоем.

Следует отметить УП 1, отличающуюся от остальных учетных площадей отсутствием древостоя (не считая одной ольховой куртины). Из кормовых растений здесь отсутствуют герань лесная, лютик кашубский, щавель обыкновенный и ястребинка зонтичная. Это свидетельствует о том, что наличие указанных растений не относится к определяющим факторам выбора тетеревами местообитаний, однако является индикатором лесных местообитаний. Данное утверждение в части ястребинки зонтичной несколько противоречит ранее сделанному выводу о ее определяющей роли при выборе тетеревами местообитаний. Однако возникшая нестыковка может быть объяснена существенным значением этого растения в питании тетерева именно в лесных сообществах, так как повышение уровня освещенности оказывает негативное влияние на рост ястребинки, о чем упоминалось ранее в рамках данного исследования. Полученный вывод подтверждается работами других исследователей (Рай, 2014).

Относительная равномерность распределения в местообитаниях тетерева остальных кормовых растений, не встреченных на УП 1, также подтверждает отсутствие у них существенного значения при выборе местообитаний.

Лютик кашубский и щавель обыкновенный также отсутствуют на некоторых лесных учетных площадях. Это подтверждает их малое значение в выборе тетеревами местообитаний.

Анализируя породный состав древостоя в местообитаниях, следует отметить, что тетерев на объекте исследования демонстрирует предпочтение к березовым насаждениям. Из 5 исследованных участков он был встречен только на УП 1 возле ольховой куртины, на остальных учетных площадях – под пологом или возле березняков, чаще всего на лесных полянах, хотя на некотором удалении от исследованных площадей имеются значительные площади ольховых и

ивовых насаждений. При этом приуроченность тетеревов к березнякам в летний период не может быть обусловлена их питанием на березах, так как ранее проводившиеся исследования летнего рациона тетерева другими исследователями показали малую долю берез в летнем питании (Козлов, 2010; Фетисов, 2010; Миронов, 2013; Валуев, Загорская, 2014; Исаев, 2014; Курлюк, Наумкин, 2014; Roos et al., 2016; Baines et al., 2017; Белик, 2018; Медведько, 2019; Нейфельдт, 2019; Полежаев, 2019; Tyroller, 2019; Nopp-Mayr et al., 2020; Анненков, 2022). Нахождение здесь тетеревов не может быть объяснено непосредственно кормовой функцией березовых насаждений. На основании ранее выполненных исследований других авторов можно сделать вывод, что присутствие тетеревов в исследованных местообитаниях обусловлено высоким видовым разнообразием и относительно небольшой высотой растений напочвенного покрова.

Относительно древостоя полученные в ходе данного исследования результаты также согласуются с ранее проведенными исследованиями других авторов. В частности, на исследуемых участках отсутствуют резкие границы между лесом и полем, а также имеется их чередование, что свидетельствует о высокой протяженности опушки. Растительность в исследуемых местообитаниях тетерева разнообразная. Вблизи лесных участков располагаются открытые пространства. Наличие участков с низкой растительностью, но с сомкнутым пологом создает благоприятные защитные условия для тетеревов. Помимо этого, на УП 3 и 4 и недалеко от УП 2 и 5 имеются отдельные старовозрастные березы, которые развивались в условиях открытых пространств и изобилуют березовыми сережками, составляющими кормовую базу тетеревов в зимний период (Медведько, 2019).

Особенность данных исследованных площадей – полное отсутствие на довольно большом расстоянии вокруг них каких-либо крупных водоемов или болот. Это свидетельствует об ошибочности мнения других исследователей об обязательном присутствии водно-болотных угодий в местообитаниях тетеревов (Tyroller, 2019).

В табл. 5 показаны характеристики древостоя, обеспечивающие возможность существования популяции тетерева. На основании этих данных, а также по мере расширения объема исследований местообитаний тетерева может быть сформировано детальное описание всех характеристик условий среды для обитания тетеревиной популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Доминирующими кормовыми растениями для тетерева являются ястребинка зонтичная, зверобой продырявленный, злаки, марьянник дубравный, клевер луговой, горошек мышиный, из них в лесных сообществах наиболее значима ястребинка зонтичная, отсутствующая на открытых местообитаниях. Герань лесная, земляника лесная, злаки, иван-чай узколистный, лютик кашубский, подмаренник мягкий, щавель обыкновенный относятся к дополнительным видам растений местообитаний тетерева.

По влиянию уровня освещенности на степень развития отдельных видов растений из кормовой базы тетерева все виды разделились на две группы:

- растения с положительным влиянием уровня освещенности на накопление ими биомассы: зверобой продырявленный, иван-чай узколистный, герань лесная, горошек мышиный, клевер луговой, марьянник дубравный;

- растения с отрицательным влиянием уровня освещенности на их развитие: земляника лесная, ястребинка зонтичная, злаки, подмаренник мягкий, лютик кашубский.

При высоком проективном покрытии кормового растения (злаки, марьянник) его вариации не способны оказать существенного влияния на выбор тетеревами местообитания. При этом увеличение площади растений с меньшим проективным покрытием (подмаренник, ястребинка), но с большей долей участия в питании тетерева оказывается существенным фактором выбора тетеревами местообитаний.

Растениями с наибольшей встречаемостью являются подмаренник мягкий, купырь лесной, марьянник дубравный, ястребинка зонтичная, пырей ползучий. За исключением ястребинки остальные виды равномерно распределены по учетным площадям.

Присутствие тетеревов в исследованных местообитаниях обусловлено высоким видовым разнообразием, мозаичностью и небольшой высотой напочвенного покрова

В ходе исследования определены характеристики местообитания тетерева, обуславливающие возможность существования тетеревиной популяции:

- доля кормовых растений в общей фитомассе в местообитаниях тетерева составляет 55–77 %;

- число видов кормовых растений – минимум 8–11;

- запас кормовых растений живого напочвенного покрова составляет 5.9–12.24 кг/га;

- коэффициент варьирования освещенности в местообитаниях тетерева – не менее 44 %;

- наличие основных видов кормовых растений, распределенных по степени снижения уровня их важности при выборе тетеревами лесных местообитаний (диапазон их доли в фитомассе всех кормовых растений, %): ястребинка зонтичная (2.6–25.6), злаки (24.7–42.5), зверобой продырявленный (2.1–3.5), марьянник дубравный (9.3–58), клевер луговой (1.5–15.3), горошек мышиный (0.4–1.4);

- наличие молодых древостоев с преобладанием березы с относительной полной 0.5–0.7, средней высотой 8–9.8 м, средним диаметром 9.9–12.4 см с групповыми расположениями деревьев и наличием лесных полян.

Обобщая вышесказанное, можно сделать вывод, что определяющим фактором при выборе местообитания тетеревами является видовой состав напочвенного покрова, определяющий наличие/отсутствие кормовой базы. Затем идут защитные условия местности, которые заключаются в небольшой высоте напочвенного покрова и наличии древесного полога, укрывающего тетеревов от пернатых хищников. Вместе с тем могут складываться и оптимальные кормовые условия при неблагоприятных защитных условиях, которые иногда посещаются отдельными птицами в основном из-за наличия здесь муравейников. Имеет место и обратная ситуация, когда доступны оптимальные защитные условия при отсутствии достаточной кормовой базы (высокополнотные березовые насаждения), которые тетеревами практически не посещаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анненков В. Г. Материалы по питанию тетеревиных птиц в Карелии // Рус. орнитол. журн. 2022. Т. 31. № 2222. С. 3808–3815.
- Балухта Л. П., Ерохин А. В., Балашкевич Ю. А. Динамика парцеллярной структуры фитоценоза после проведения выборочных санитарных рубок в елово-сосновом насаждении // Изв. СПбЛТА. 2023. Вып. 246. С. 232–248.
- Белик В. П. Полевой тетерев *Lyrurus tetrix* на юге России: история, современное распространение и биология // Рус. орнитол. журн. 2018. Т. 27. № 1579. С. 1174–1182.
- Бурова Н. В., Тараканов А. М., Дроздов И. И., Кононов О. Д., Гельфанд Е. Д. Влияние опушечного эффекта на состояние отдельных компонентов лесных биогеоценозов // Лесн. вестн. 2012. № 4 (87). С. 19–22.

- Валуев К. В., Загорская В. В. К рациону питания тетерева *Lyrurus tetrix* в Башкирии // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2014. № 5. С. 26–27.
- Грязькин А. В. Недревесная продукция леса: учеб. для вузов, 2-е изд., стер. СПб.: Лань, 2021. 248 с.
- Ердаков Л. Н., Тепленев В. Г. Динамика тетеревиных птиц (*Tetraoninae* Vigors, 1825) Западной Сибири. Анализ многолетней цикличности. Germany: Lambert Acad. Publ., 2015. 188 с.
- Исаев А. П. Тетеревиные птицы Якутии: распространение, численность, экология: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.04. Новосибирск: Ин-т сист. и экол. животн. СО РАН, 2014. 22 с.
- Козлов В. М. Влияние различных способов рубок леса на среду обитания и популяции охотничьих животных европейской тайги. Киров: Вятск. гос. с.-х. акад., 2010. 150 с.
- Козлов В. М. Типология охотничьих угодий с основами охотустройства: учеб. пособие. СПб.: Лань, 2022. 256 с.
- Курулюк В. М., Наушкин Д. В. Динамика численности и некоторые особенности биологии тетеревиных птиц (*Tetraonidae*) в заповеднике «Басеги» // Вестн. Перм. гос. ун-та. Сер.: Биол. 2014. № 3. С. 27–32.
- Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Инатов В. С. Сравнительная оценка влияния деревьев на напочвенный покров в березняках черничных // Бот. журн. 2007. Т. 2. № 5. С. 681–702.
- Магасумова А. Г. Влияние размера вырубаемых площадок при рубках обновления на распределение надземной фитомассы живого напочвенного покрова по ценотипам // Леса России и хозяй-во в них. 2016. № 2 (57). С. 42–47.
- Мартынов А. Н., Мельников Е. С., Ковязин В. Ф., Аникин А. С., Минаев В. Н., Беляева Н. В. Основы лесного хозяйства и таксация леса. СПб.: Лань, 2008. 372 с.
- Медведев А. А., Тельнова Н. О., Кудилов А. В. Дистанционный высокочастотный мониторинг динамики зарастания заброшенных сельскохозяйственных земель лесной растительностью // Вопр. лесн. науки. 2019. Т. 2. № 3. С. 3–3.
- Медведько Ю. С. Осенняя избирательность тетеревиных птиц заповедника «Брянский лес» по отношению к биотопам // Естественные и гуманитарные науки в современном мире: Материалы Всероссийской научно-практической конференции, Орел, 23–24 апреля 2019 г. Орел: Орлов. гос. ун-т им. И. С. Тургенева, 2019. С. 82–89.
- Миронов В. П. Основные компоненты питания тетерева // Вестн. охотовед. 2013. Т. 10. № 1. С. 90–95.
- Нейфельдт И. А. Питание некоторых лесных птиц Южной Карелии // Рус. орнитол. журн. 2019. Т. 28. № 1781. С. 2639–2655.
- Полежаев А. Б. Особенности питания тетеревиных птиц // Лесн. вестн. 2019. Т. 23. № 5. С. 68–75.
- Рай Е. А. Изменение видового разнообразия фитоценозов после сплошных рубок // ИВУЗ. Лесн. журн. 2014. № 3 (339). С. 34–44.
- Русаков О. С. Корма тетеревиных птиц южной тайги Западной Сибири // Орнитология. 1963. Вып. 6. С. 133–151.
- Сергиенко В. Г. Флористический состав живого напочвенного покрова в культурах ели европейской, выращиваемых с целью получения высококачественной древесины // Изв. СПбЛТА. 2013. Вып. 205. С. 73–83.
- Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ): учеб. пособие. СПб.: СПбГУ, 2015. 166 с.
- Фетисов А. С. Материалы по питанию тетерева *Lyrurus tetrix* в юго-восточной части Прибайкалья // Рус. орнитол. журн. 2010. Т. 19. № 579. С. 1087–1121.
- Чижов Б. Е., Шишкин А. М., Кулясова О. А. Сукцессии живого напочвенного покрова в культурах сосны обыкновенной, созданных на вырубках разнотравных березняков лесостепи Западной Сибири // Вестн. Алтай. гос. агр. ун-та. 2016. № 3 (137). С. 96–102.
- Baines D., Richardson M., Warren P. The invertebrate diet of Black Grouse *Tetrao tetrix* chicks: A comparison between northern England and the Scottish Highlands // Bird Study. 2017. V. 64. Iss. 2. P. 117–124.
- Cukor J., Linda R., Andersen O., Eriksen L. F., Vacek Z., Riegert J., Šálek M. Evaluation of spatio-temporal patterns of predation risk to forest grouse nests in the central European mountain regions // Animals. 2021. V. 11. Iss. 2. Article number 316. 16 p.
- Jahren T., Storaas T., Willebrand T., Moa P. F., Hagen B. R. Declining reproductive output in capercaillie and black grouse – 16 countries and 80 years // Animal Biol. 2016. V. 66. N. 3–4. P. 363–400.
- Nopp-Mayr U., Zohmann-Neuberger M., Tintner J., Kriebbaum M., Rosenberger R., Nopp H., Smidt E. From plants to feces: pilot applications of FTIR spectroscopy for studies on the foraging ecology of an avian herbivore // J. Ornithol. 2020. V. 161. P. 203–215.
- Reimoser S., Reimoser F. Birkhuhn-Habitatbewertung (GIS Modellierung) als Grundlage für Habitatverbesserungserhaltung sowie Bestandsstützung/Wiedereinbürgerung des Birkwildes im Waldviertel. Publ. by Wildlife Info (Online Ed.), 2015. 111 p.
- Roos S., Donald C., Dugan D., Hancock M. H., O'Hara D., Stephen L., Grant M. Habitat associations of young Black Grouse *Tetrao tetrix* broods // Bird Study. 2016. V. 63. N. 2. P. 203–213.
- Tost D., Strauß E., Jung K., Siebert U. Impact of tourism on habitat use of black grouse (*Tetrao tetrix*) in an isolated population in northern Germany // Plos One. 2020. V. 15. Iss. 9. Article number e0238660.
- Tost D., Ludwig T., Strauss E., Jung K., Siebert U. Habitat selection of black grouse in an isolated population in northern Germany – the importance of mixing dry and wet habitats // PeerJ. 2022. V. 10. Article number 14161.
- Tyroller F. Birkwildprojekt im Donaumoos: Untersuchungen zur Ansiedelung von in Volieren gezüchtetem Birkwild in einer Kulturlandschaft: DSc Dissertation. Universitätsbibliothek der Ludwig-Maximilians-Universität. München, 2019. 231 p.
- Warren P., Baines D., Richardson M. Black Grouse *Tetrao tetrix* nest-site habitats and fidelity to breeding areas in northern England // Bird Study. 2012. V. 59. N. 2. P. 139–143.
- White P. J. C., Warren P., Baines D. Forest expansion in Scotland and its potential effects on Black Grouse *Tetrao tetrix* conservation // For. Ecol. Manag. 2013. V. 308. P. 145–152.
- White P. J. C., Warren P., Baines D. Habitat use by Black Grouse *Tetrao tetrix* in a mixed moorland-forest landscape in Scotland and implications for a national afforestation strategy // Bird Study. 2015. V. 62. Iss. 1. 13 p.

THE ROLE OF SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF GROUND COVER IN THE SPATIAL DISTRIBUTION OF GROUSE HABITATS

M. A. Novikova, Ya. A. Novikov

*Saint Petersburg State Forest Engineering University
Institutsky pereulok, 5, Saint Petersburg, 194021 Russian Federation*

E-mail: masch.novikova@yandex.ru, st085879novikov@gmail.com

It has been established that the black grouse (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus)), when choosing a habitat, is primarily oriented to the presence of a wide variety of forage plants (at least 8–11 species) that can meet the needs of both adults and young at different stages of development. At the same time, the share of fodder plants in the total phytomass of the grass and shrub layer should be at least 55–77 %. In addition, the most important factor is the optimal protective properties of habitats – low and sparse herbage improves visibility and maneuverability, and the mosaic alternation of edges and glades provides shelter from raptors. The presence of tree canopy also provides protection from predators. We quantified the threshold values of forage plant reserves, light availability under the forest canopy, and stand characteristics (closeness, height, and diameter), which can maintain a viable black grouse population. Quantitative indicators of species diversity, proportion of forage plants, phytomass reserves, lighting and stand structure necessary to maintain a viable black grouse population were identified. It was found that in case of predominance of one of the factors (either only forage base or only protective conditions) optimal habitats of the species are not formed. The most attractive habitats are those with a mosaic combination of open and closed areas that provide all the ecological needs of the species. The results can be used to optimize black grouse forest habitats by preserving biotope mosaic, maintaining the necessary level of illumination, and enriching the forage base.

Keywords: *black grouse, habitat, forage base, vegetation structure, forage plants, illumination, population viability.*

How to cite: Novikova M. A., Novikov Ya. A. The role of species composition and structure of ground cover in the spatial distribution of grouse habitats // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 69–80 (in Russian with English abstract and references).

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ

УДК 630*52:674.038.15

КВАЛИМЕТРИЯ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ

1. ОБЗОР МЕТОДОВ НЕРАЗРУШАЮЩЕГО КОНТРОЛЯ

В. А. Усольцев

*Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37*

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2020 г.

При изучении биологической продуктивности лесов и разработке нормативов учета всех компонентов биомассы необходимо знать закономерности динамики плотности древесины растущих деревьев как их ключевой экологической характеристики, требующей применения неразрушающих методов. Пилодин-метод как один из наиболее простых и доступных востребован в селекционных программах, однако отбор по показателю плотности, получаемому пилодин-тестером, оказался эффективным не для всех древесных видов, а изменчивость плотности, объясняемая этим методом, варьирует от 27 до 92 %. Квалиметрия методом сопротивления бурению древесины на базе резистографа как более чувствительного прибора по сравнению с пилодин-тестером также нашла широкое применение в селекционных программах, но оба метода основаны на локальном зондировании, и его экстраполяция на все дерево дает смещения оценок. Применение ригидометр-конструкции лишено недостатка, присущего двум вышеупомянутым методам, но он оказался сравнительно трудоемким для выполнения множественных замеров. Акустический метод оценки модуля упругости и плотности древесины чувствителен к наличию пороков древесины и позволяет снять противоречие целевых установок селекции, направленных одновременно на повышение скорости роста и плотности древесины. Радиационные методы успешно регистрируют внутрикольцевую плотность, но требуют применения дорогого оборудования. Преимущество NIR-спектроскопии (ближнего инфракрасного спектра) перед всеми остальными методами состоит в возможности оценивать химию древесины и выход целлюлозы, но она не дает прямой оценки и требует специальной калибровки. Таким образом, любая техника имеет свои ограничения, и краткий ее анализ может способствовать выбору варианта, наиболее пригодного для того или иного метода неразрушающего контроля.

Ключевые слова: *квалиметрия древесины, растущие деревья, пилодин-тестер, резистограф, ригидометр, акустические и радиационные методы, NIR-спектроскопия.*

DOI: 10.15372/SJFS20250108

Электронное приложение «Квалиметрия лесных деревьев. 1. Обзор методов неразрушающего контроля» см. по ссылке: www.sibran.ru/journals/Usoltsev.pdf

CONTENTS

FOR DISCUSSION

- A. V. Selikhovkin, A. Yu. Ryss, D. A. Shabunin, V. V. Anton', M. B. Martirova, M. Yu. Mandelshtam*
Relationship of Dendrobiontic Insects, Fungi and Nematodes and Their Role in the Weakening
and Death of Host Plants 3

RESEARCH ARTICLES

- A. S. Aver'yanov, T. S. Sedel'nikova*
Morphometric Features of Needles of Intraspecific Forms of Siberian Larch with Different Cone Colors 16
- N. V. Oreshkova, E. I. Bondar, V. V. Sharov, K. V. Krutovsky*
Development of Microsatellite Markers with Long Motifs for Scots Pine Based
on Whole-Genome *de novo* Sequencing 23
- V. A. Oskolkov, R. S. Moritz, V. I. Voronin, N. N. Michurin*
Regulation and Automation of Cross Dating of Tree-Ring Chronologies in Dendrochronological Studies 34
- V. I. Zheldak*
Conceptual Silvicultural Issues in Conservation of Protective Forests 42
- Anna A. Shishkina, N. N. Karpun*
Diplodia Shoot Blight Outbreak in Young Scots Pine Stands in Moscow Oblast 54
- M. A. Novikova, Ya. A. Novikov*
The Role of Species Composition and Structure of Ground Cover in the Spatial Distribution of Grouse Habitats 69

* SUMMARISING ARTICLE

- * *V. A. Usoltsev*
Qualimetry of Forest Trees. 1. Overview of Non-Destructive Testing Methods 81

* IN MEMORIAM

- * Galina Feodosievna Antonova (31.10.1936 – 02.01.2025)

* Article is published in online edition.

СОДЕРЖАНИЕ

В ПОРЯДКЕ ДИСКУССИИ

<i>А. В. Селиховкин, А. Ю. Рысс, Д. А. Шабунин, В. В. Антонь, М. Б. Мартирова, М. Ю. Мандельштам</i> Взаимосвязи дендрофильных насекомых, грибов и нематод и их роль в ослаблении и гибели растений-хозяев	3
--	---

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

<i>А. С. Аверьянов, Т. С. Седельникова</i> Морфометрические особенности хвои внутривидовых форм лиственницы сибирской с различной окраской шишек	16
<i>Н. В. Орешкова, Е. И. Бондар, В. В. Шаров, К. В. Крутовский</i> Разработка микросателлитных маркеров сосны обыкновенной с длинными мотивами на основе полногеномного <i>de novo</i> секвенирования	23
<i>В. А. Осколков, Р. С. Мориц, В. И. Воронин, Н. Н. Мичурин</i> Регламентация и автоматизация перекрестной датировки древесно-кольцевых хронологий при дендрохронологических исследованиях	34
<i>В. И. Желдак</i> Концептуальные лесоводственные вопросы сохранения защитных лесов	42
<i>Анна А. Шишкина, Н. Н. Карпун</i> Эпифитотия диплодииа в молодняках сосны обыкновенной в Московской области	54
<i>М. А. Новикова, Я. А. Новиков</i> Роль видового состава и структуры напочвенного покрова в пространственном распределении местообитаний тетерева	69

* ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ

<i>* В. А. Усольцев</i> Квалиметрия лесных деревьев. 1. Обзор методов неразрушающего контроля	81
--	----

* ПАМЯТИ УЧЕНОЙ

* Галина Феодосиевна Антонова (31.10.1936 – 02.01.2025)

* Статья публикуется в сетевом издании.