

ISSN 0024-1148

Номер 5

Сентябрь — Октябрь 2024

ЛЕСОВЕДЕНИЕ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2024

Оригинальные статьи

- Структура сосновых древостоев и торфяных залежей на мезотрофных болотах
Западнодвинского района Тверской области
В. Г. Стороженко, Т. В. Глухова 449
- Видовое и структурное разнообразие растительности и комплексов дождевых червей
широколиственных лесов долины реки Уруп на Северо-Западном Кавказе
Н. Е. Шевченко, А. П. Гераскина 462
- Структурная организация коренных притундровых ельников в бассейне реки Печоры
на северо-западе Республики Коми
А. В. Манов, И. Н. Кутявин 479
- Естественное семенное возобновление дуба черешчатого в древостоях Ульяновской области
Б. П. Чураков, Р. А. Чураков 492
- Влияние вариаций температуры и городского «острова тепла»
на сезонное развитие древесных растений юга Приморья
А. А. Марченко, А. В. Иванов 500
- Критерии отбора плюсовых насаждений с малым числом деревьев
Ю. И. Сухоруких, С. Г. Биганова 511
- Комплексный подход к изучению лесной подстилки хвойных
и хвойно-широколиственных лесов
*Л. Г. Богатырев, В. А. Кузнецов, В. М. Телеснина, О. В. Семенюк,
А. И. Бенедиктова, Ф. И. Земсков, М. М. Карпухин, В. В. Демин* 519
- Запасы лесных подстилок в дубовых лесах белорусского сектора зоны отчуждения
Чернобыльской атомной электростанции
А. В. Углянец, Д. К. Гарбарук 534
- Начальная деструкция хвои в подстилках сосняков брусничных заповедника «Кивач»
А. Н. Солодовников 545
- Динамика некоторых макроэлементов при разложении валежа
в старовозрастном среднетаежном ельнике заповедника «Кивач»
И. В. Ромашкин, Е. А. Капица, К. М. Никерова, Е. В. Шорохова 553
- Влияние мочи лося европейского на химический профиль почвы в таежной экосистеме
А. Е. Скопин, С. В. Липатникова 575

Юбилей

- К 85-летию со дня рождения профессора Смирновой Ольги Всеволодовны 589

Contents

No. 5, 2024

Original Articles

- Structure of Tree Stands and Peat Deposits of Pine Mesotrophic Bogs in the Western Dvina District of the Tver Region
V. G. Storozhenko, T. V. Glukhova 449
- Species and Structural Diversity of Vegetation and Earthworms Complexes in Broadleaf Forests of the Urup River Valley in the North-Eastern Caucasus
N. E. Shevchenko, A. P. Geraskina 462
- Structural Organisation of Native Sub-Tundra Spruce Forests in the Pechora River Basin in the South-West of the Komi Republic
A. V. Manov, I. N. Kutyaev 479
- Natural Seed Regeneration of Pedunculate Oak in Forest in Ulyanovsk Region in Stands of Various Forest Types, Density and Composition
B. P. Churakov, R. A. Churakov 492
- Temperature Variations and an Urban “Heat Spot” Affect Seasonal Development of Woody Plants in the South of Primorsky Krai
A. A. Marchenko, A. V. Ivanov 500
- Selection Criteria for Elite Small-Number Forest Stands
Yu. I. Sukhorukikh, S. G. Biganova 511
- Integrated Approach to Studying the Forest Litter in Coniferous and Mixed Broadleaved-Coniferous Forests
L. G. Bogatyrev, V. A. Kuznetsov, V. M. Telesnina, O. V. Semenyuk, A. I. Benediktova, Ph. I. Zemskov, M. M. Karpukhin, V. V. Demin 519
- Stocks of Forest Litter in the Oak Forests of the Chernobyl Nuclear Power Plant Exclusion Zone
A. V. Uglyanets, D. K. Garbaruk 534
- Primary Stages of Needles Destruction in Litter Layers of Cowberry Pine Forests of the Kivach State Natural Reserve
A. N. Solodovnikov 545
- Dynamics of Certain Macroelements During the Decomposition of Fallen Trees in an Old-Growth Middle-Taiga Spruce Forest of Kivach Nature Reserve
I. V. Romashkin, E. A. Kapitsa, K. M. Nikerova, E. V. Shorohova 553
- Effect of Moose Urine on the Chemical Profile of Soils in a Taiga Ecosystem
A. E. Scopin, S. V. Lipatnikova 575

Anniversaries

- To the 85th Anniversary of the Birth of Professor Olga Vsevolodovna Smirnova 589
-
-

УДК 630*176.321.5

СТРУКТУРА СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ И ТОРФЯНЫХ ЗАЛЕЖЕЙ НА МЕЗОТРОФНЫХ БОЛОТАХ ЗАПАДНОДВИНСКОГО РАЙОНА ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. В. Г. Стороженко^{а,*}, Т. В. Глухова^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский г. о.,
Московская область, 143030 Россия

*E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 14.03.2024 г.

После доработки 11.04.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

Исследованные коренные сосновые мезотрофные болота расположены в Западнодвинском районе Тверской области, имеют смешанное атмосферное и грунтовое питание с сокращенным водным стоком. Дана сравнительная оценка двух мезотрофных биогеоценозов (БГЦ) (сосняки чернично-багульниково-сфагновый (ПП 1) и чернично-сфагновый (ПП 2)) по параметрам возрастных рядов древостоев, динамическому сукцессионному положению, возобновительному потенциалу, состоянию деревьев и древостоев, объемам древесного отпада, пораженности доразрушающими грибами, характеристикам состава и структуры горизонтов торфяных залежей. Мезотрофные лесные болота (Пьявченко, 1963) относятся к коренным БГЦ, имеют древесный ярус абсолютного разновозрастного типа, смешанного породного состава с подавляющим превосходством сосны обыкновенной по числовым и объемным характеристикам. Показаны различия в тесноте связи объемов деревьев с их возрастом в возрастных поколениях: для биогеоценоза ПП 1 связь по линейному и экспоненциальному приближениям почти отсутствует, для биогеоценоза ПП 2 связь очень тесная, почти функциональная, $R^2 = 0.93$. Такое положение обусловлено степенью равномерности распределения объемов деревьев в возрастных рядах. Структура и состав естественного возобновления в обоих сосновых мезотрофных болотных БГЦ предполагает возможность смены сосновой формации на смешанную елово-березовую формацию только при значительных климатогенно-гидрогенных колебаниях, влияющих на изменение эдафических условий роста болотных сообществ. Объяснены различия в объемах древесного отпада по стадиям разложения валежа. Торфяные переходные залежи обоих сосняков близки по структуре, имеют различия по их мощности: 5.0 м – под сосняком чернично-багульниково-сфагновым и 3.0 м – под чернично-сфагновым. При схожести структуры торфяных залежей сосняков прослеживаются различия в зольности, степени разложения и плотности, которые объясняются разными геоморфологическим положением и гидрологическим режимом обоих сосняков. Впервые в сравнительной динамике показаны количественные и объемные характеристики структур древостоев и горизонтов торфяных залежей коренных сосновых мезотрофных болот.

Ключевые слова: сосновые мезотрофные болота, возрастные структуры, естественное возобновление, древесный отпад, сукцессионная динамика, *Fibric Histosols Dystric*.

DOI: 10.31857/S0024114824050011 EDN: OXTICS

Мезотрофные болота, являясь объектами общего водного депонента территорий региона, имеют широкое распространение, как и олиготрофные болота, но в силу отличного от них водно-минерального питания обладают особенностями видового состава высших растений, структурных характеристик древесных пород и структуры горизонтов

торфяных залежей. Смешанное атмосферное и грунтовое водно-минеральное питание с незначительным присутствием стока из вышележащих элементов рельефа обеспечивают особенности в структуре стволовых фракций древостоев фитоценозов, породного состава древостоев, естественного возобновления, древесного отпада, элементов

торфяных залежей, других показателей, определяющих жизненное состояние деревьев и древостоев, влияние на него микогенных и энтомогенных факторов. Эти аспекты мезотрофных болот почти не изучены.

В регионе проведения исследований (Западнодвинский район Тверской области) типологическое разнообразие болот связано с разнообразием геологического строения территории, включающей как водораздельные пространства, занятые болотами олиготрофного типа, припойменные евтрофные заболоченные экосистемы, так и мезотрофные болота со смешанным грунтовым и атмосферным водно-минеральным питанием (Вомперский, Глухов, 1982; Стороженко, Глухова, 2022). Выбранные для исследований мезотрофные болота представляют собой замкнутые экосистемы, окруженные лесами различных формаций на возвышенных местоположениях. Лесной покров представлен сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с присутствием ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.).

Цель работы – изучить структуру и динамику биогеоценозов коренных сосновых мезотрофных болот по разнообразию флористического состава, количественным и объемным параметрам деревьев в возрастных рядах, сукцессионному положению, возобновительному потенциалу, показателям состояния, древесному отпаду, структуре горизонтов торфяных залежей мезотрофных сосняков.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследований были два сосновых мезотрофных болота, расположенных в Велесском лесничестве Западнодвинского района Тверской области. Оба биогеоценоза имеют статус коренных, естественно развивающихся лесных болот без заметного влияния на их структуры антропогенных факторов. Пробная площадь ПП 1 (N 56°11.798, E 32°08.917) – сосняк чернично-багульниково-сфагновый – расположена в замкнутом со всех сторон глубоком котловинном залежании, окруженном возвышенными увалами, покрытыми еловыми лесами кислично-черничной группы типов леса высоких бонитетов. В состоянии средних температурных и влажностных климатических условий региона уровень болотных вод от поверхности болота составляет 15–20 см. Пробная площадь ПП 2 (N 56°10.160, E 32°10.966) – сосняк чернично-сфагновый – как и первая, расположена в замкнутой, но менее глубокой котловине с сокращенным поступлением болотных вод. С трех сторон этот сосняк ограничен повышенными элементами рельефа, покрытыми еловыми лесами чернично-кисличной группы типов леса. С четвертой стороны через 20-метровую еловую полосу примыкает поле бывших сельхозугодий, в

настоящее время заброшенных. В недалеком прошлом на этом болоте прошел низовой пожар незначительной интенсивности, фрагментами затронувший торфяную залежь и послуживший причиной появления послепожарных пустот в толще торфяной залежи, затянутых покровной кустарничковой растительностью. Уровень болотных вод составляет 35–40 см от поверхности болота.

В биогеоценозах обеих ПП проведено лесоводственное описание, сплошной перечень с нумерацией и измерением диаметра деревьев более 6 см на высоте 1.3 м, определением высоты деревьев с использованием лазерного высотомера Nicon Forestry Pro. У деревьев всех пород возрастным буром Пресслера фирмы MORA (Sweden) отобраны керны у комля для последующего определения возрастов и наличия гнилевых фаутов, типа и стадии развития гнили. Оценка жизненного состояния деревьев и древостоев в целом проводилась по шестибалльной шкале, принятой в лесопатологии (Правила..., 2021). Определялись пораженность деревьев грибами дереворазрушающего комплекса и видовой состав грибов, вызывающих гнилевые фауты стволов (Niemelä, 2005; Стороженко и др., 2014). Учитывался подрост всех пород до диаметра 6 см на высоте груди с разделением его по градациям высоты через 0.5 м. У валежа всех пород измерялся диаметр стволов и определялась стадия разложения с использованием шкалы временных датировок по разработанной ранее методике с использованием морфометрических признаков разложения древесины (Стороженко, 1990, 2011). Позднее шкала верифицирована с использованием методики учета потери массы древесины образцами гнили разных стадий разложения в процессе микогенного ксилотолиза (Шорохова, Шорохов, 1999; Шорохова, 2020). В камеральный период по кернам бурения определяли возраст деревьев, строили возрастные ряды древостоев по числу и объемам деревьев в возрастных поколениях (Дыренков, 1984). Объемы деревьев устанавливали по массовым таблицам для всех пород, слагающих древостой (Третьяков и др., 1952). По тем же таблицам определяли объемные параметры стволов древесного отпада в градациях стадий разложения. По структуре возрастных рядов оценивали динамическое сукцессионное положение каждой породной секции и в целом биогеоценоза. Зависимости показателей между собой осуществляли с использованием программы Excel и линейной корреляции (Дворецкий, 1971).

На обеих ПП для характеристики торфяной залежи отбирали образцы из разных горизонтов с помощью торфяного бура ТБГ-1 диаметром 5 см с насадками по 50 см. Степень разложения и ботанический состав (вид торфа) по выделенным генетическим горизонтам определены в ВНИИ овощеводства к.б.н. О.Н. Успенской, содержание

углерода — на элементном анализаторе vario MICRO cube (Германия), рН солевой вытяжки — на лабораторном иономере И-160МИ (Россия) и зольность — по методике Е.В. Аринушкиной (1970). Объемную массу торфа определяли из образцов, отобранных с помощью торфяного бура. Образцы на влажность отбирали из нужного горизонта, высушивая их до постоянного веса при 105 °С, и рассчитывали объемную массу (Семенский, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований представлены по варианту сравнительной оценки характеристик лесоводственных, таксационных, структурных описаний горизонтов растительности и других показателей биогеоценозов.

Поверхность соснового мезотрофного болота ПП 1 почти ровная, с незначительной бугорчатостью и невысокими кочками от покрытых мхами и кустарничками пней и стволов упавших деревьев. Древесный ярус сложен сосной обыкновенной, образующей первый и второй ярусы древостоя. Во втором — четвертом ярусах преобладает ель европейская с участием березы пушистой. Почти полностью сложенный из сфагновых мхов покров и отсутствие подлеска из лиственных пород определяют некоторое сходство изучаемого соснового мезотрофного болота с типичными сосновыми олиготрофными болотами, но с более производительным на 2–3 бонитета древесным ярусом сосны обыкновенной и ели европейской. Ярус подлесочных и кустарниковых растений на обоих ПП практически отсутствует, встречается лишь можжевельник (*Juniperus communis* L.). Из кустарничков фоновыми видами являются черника (*Vaccinium myrtillus* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.).

В травяном ярусе встречаются пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.), марьяник лесной (*Melampyrum sylvaticum* L.), тростник (*Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud.), осока вздутая (*Carex rostrata* Stokes). Моховой покров на ПП 1 состоит из сфагновых мхов: сфагнума узколистного (*Sphagnum angustifolium* (Russ.)), сфагнума извилистого (*Sph. flexuosum* Dozy et Molk.), сфагнума берегового (*Sph. riparium* Angstr.), сфагнума волосолистного (*Sph. capillifolium* (Ehrh.) Hedw.).

Поверхность соснового мезотрофного болота ПП 2 неровная, бугристая, кочковатая из-за прошедшего в прошлом низового пожара, местами затронувшего торфяную залежь и образовавшего неглубокие пустоты в торфяной толще. Древесный ярус сложен сосной обыкновенной с присутствием ели европейской и березы пушистой. Из кустарничков встречается черника. Моховой ярус, как и на ПП 1, представлен теми же сфагновыми мхами, но появляется еще сфагн средний (*Sphagnum medium* Limpr.).

По результатам экспериментальных исследований определено, что почвы сосняков чернично-багульниково-сфагнового и чернично-сфагнового переходные (*Fibric Histosols Dystric*), сложенные мощными торфами. Торфяная залежь сосняка на ПП 1 — 5.0 м, до глубины 1.5 м сложена сфагновыми торфами, глубже 2.0 м — гипновыми низинными, залежь подстилается песками. Торфяная залежь сосняка на ПП 2 — 3.0 м, до глубины 2.0 м сложена переходными древесно-сфагновыми торфами, глубже 2.0 м — древесно-травяными низинными, залежь подстилается супесями. Характеристика торфяной залежи в сосняках показана в табл. 1.

Торфа имеют кислую реакцию среды, рН солевой вытяжки мало колеблется по всей залежи, достигая 3.5 до глубины 3.5 м и 4.0 в нижних слоях на ПП 1 и 2.6 до глубины 1.5 м и 3.0 в нижних слоях на ПП 2. Зольность низкая в залежах обоих сосняков, несколько выше на ПП 2, содержание углерода практически не различается. Заметны различия в степени разложения торфа: в среднем 24% (ПП 1) и 40% (ПП 2), торф распределен равномерно по всей залежи. Отсюда и различия в объемной массе (плотности), более плотный торф (0.14 г/м³) в сосняке чернично-сфагновом и менее плотный (0.11 г/м³) в сосняке чернично-багульниково-сфагновом. Характеристика верхнего метрового (почвенного) слоя практически не отличается от рассматриваемых показателей по всей торфяной залежи в обоих сосняках. Различия стратиграфии объясняются геоморфологическим положением двух торфяников. Сосняк ПП 1, занимая более низкие отметки рельефа, почти не получает дополнительного минерального питания с вышерасположенных элементов рельефа, которые вовлекаются в биологический круговорот краевой частью болотного массива, что и обуславливает большую олиготрофность залежи. Очень низкая степень разложения верхних слоев залежи (5–10%) по сравнению с ПП 2. Кроме того, в развитии данного торфяника существовали периоды, когда степень разложения не превышала 15% в нижних слоях (400–500 см) залежи, где можно рассмотреть практически неразложившийся гипновый мох — псевдокаллиергон трехрядный (*Calliergon trifarium* (Web. et Mohr.) Kindb.).

Подробная информация о структурных характеристиках двух изучаемых сосновых мезотрофных сообществах в сравнительной оценке приведена ниже. Основные таксационные показатели древостоев представлены в табл. 2. Данные наглядно демонстрируют факт, показывающий значительные различия в величине основных таксационных показателей, характеризующих древостой изучаемых мезотрофных болот. Формулы породного состава по количеству деревьев показывают большее присутствие сосны в составе древостоя ПП 2, чем

Таблица 1. Характеристика торфяной залежи в сосняках чернично-багульниково-сфагновом (ПП 1) и чернично-сфагновом (ПП 2)

Глубина отбора торфа, см	рН солевой вытяжки		Степень разложения, %		Зольность, %		Объемная масса, г/см ³		Содержание углерода, % к сух. в-ву	
	ПП 1	ПП 2	ПП 1	ПП 2	ПП 1	ПП 2	ПП 1	ПП 2	ПП 1	ПП 2
0–10	3.1	2.6	5	20	3.9	3.7	0.08	0.07	49.8	49.9
10–20	2.8	2.9	10	35	3.5	3.8	0.09	0.09	50.0	49.9
20–30	2.9	2.4	10	40	3.8	3.4	0.10	0.11	49.8	50.1
30–40	2.6	2.4	15	45	2.6	3.4	0.15	0.16	50.5	50.1
40–50	2.9	2.4	30	45	2.3	3.1	0.17	0.15	50.7	50.2
50–60	3.1	2.4	35	40	2.2	2.8	0.11	0.16	50.7	50.4
60–70	3.0	2.3	45	45	1.9	2.9	0.09	0.19	50.9	50.3
70–80	3.2	2.4	45	40	2.1	2.5	0.12	0.17	50.7	50.5
80–90	2.8	2.6	30	45	1.3	2.1	0.11	0.20	51.1	50.7
90–100	3.2	2.7	35	45	1.5	1.8	0.10	0.11	51.1	50.9
100–150	3.5	2.6	35	35	1.5	2.0	0.10	0.17	51.0	50.8
150–200	3.3	3.0	30	40	1.5	1.7	0.11	0.13	51.0	50.9
200–250	3.3	2.8	25	40	1.6	1.8	0.12	0.11	51.0	50.9
250–300	3.5	3.1	20	45	1.7	9.0	0.10	0.20	51.0	47.2
300–350	3.5	–	20	–	1.8	–	0.10	–	50.9	–
350–400	3.8	–	20	–	2.0	–	0.09	–	50.8	–
400–450	4.0	–	15	–	1.7	–	0.13	–	50.9	–
450–500	4.4	–	15	–	2.0	–	0.10	–	50.8	–
Среднее	3.3	2.6	24	40	2.2	3.1	0.11	0.14	50.7	50.2

в древостоях ПП 1, но при этом древостой ПП 1 по запасам стволовой древесины превосходит древостой ПП 2 на 70.3%. Величины средних значений высоты, диаметра и возраста для древостоя ПП 2 ниже, чем для ПП 1, в следующих показателях: по высоте деревьев для сосны – на 20%, для ели – на 32%, для березы – на 8%; по диаметру деревьев для сосны – на 28%, для ели – на 30%, для березы – на 29%; по возрасту для сосны – на 37%, для ели – на 33%, для березы – на 31%. Таким образом, можно констатировать, что для всех древесных пород экологические условия для формирования стволовой биомассы в биогеоценозе ПП 1 благоприятнее, чем в биогеоценозе ПП 2. Такое положение может быть объяснено, во-первых, влиянием прошедшего на ПП 2 низового пожара, затронувшего местами корневые системы сосны в толще торфяной залежи, во-вторых, более молодыми средними величинами возраста соснового древостоя.

Возрастная структура лесного сообщества рассматривается как основная позиция, обеспечивающая анализ сукцессионного положения биогеоценоза, динамику его развития в ретроспективе и в весьма далекой перспективе. В табл. 3 приведены данные о возрастной структуре изучаемых сосновых мезотрофных болот.

По структуре возрастных поколений биогеоценозы ПП 1 и ПП 2 полностью отвечают характеристикам абсолютно разновозрастных сообществ.

В биогеоценозе ПП 1 количественный состав двух основных древесных пород сосны и ели по возрастным поколениям различен и характеризует динамику формирования возрастной структуры секций этих пород. В секции сосны связь объемов деревьев с их возрастом в возрастных поколениях по линейному приближению практически отсутствует ($R^2 = 0.087$), но по экспоненциальному приближению ($R^2 = 0.355$) оценивается как умеренная, то есть в графическом изображении представляется в виде купола с верхним значением

Таблица 2. Лесоводственная характеристика сосновых мезотрофных болот (ПП 1, ПП 2)

Породный состав древостоя	По числу деревьев	Запас, м ³ га ⁻¹	Тип Тип ВПЦ	Средняя высота, м			Средний диаметр, см			Средний возраст, лет			Плотность		Бонитет	Подрост	Подлесок	Тип возрастной структуры
				Сосна	Ель	Береза	Сосна	Ель	Береза	Сосна	Ель	Береза	Сосна	Ель				
10С + Б	5С5Е + Б	264.5	Сосняк чернично-багульниково-сфагновый	19.8	7.1	12.8	26.6	8.5	12.5	141	63	69	0.7	II	III	Е, Б	Мж	Ар
10С + Б, Е	7С3Б + Е	185.9	Сосняк чернично-сфагновый	15.9	4.8	11.8	19.2	6.0	8.9	89	42	≈48	0.7	III	III	Е.Б	Мж	Ар

Обозначения. Подлесок: Мж – можжевельник. Тип возрастной структуры: Ар – абсолютно разновозрастный.

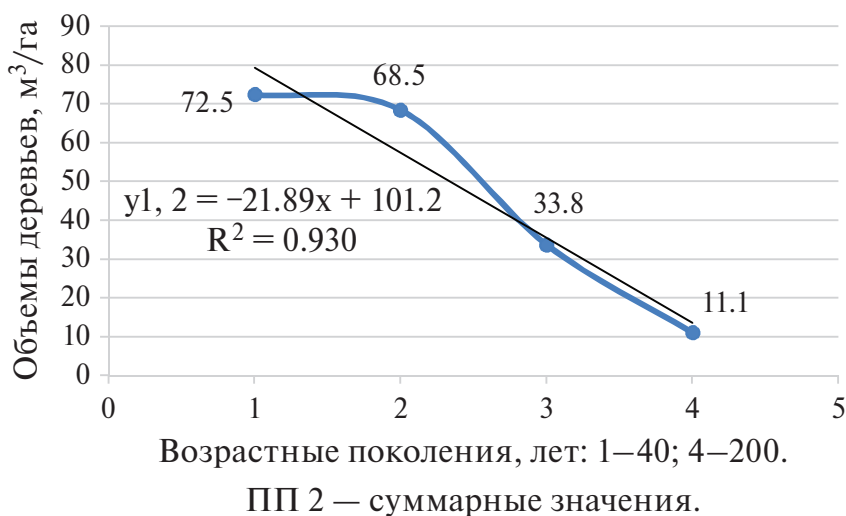
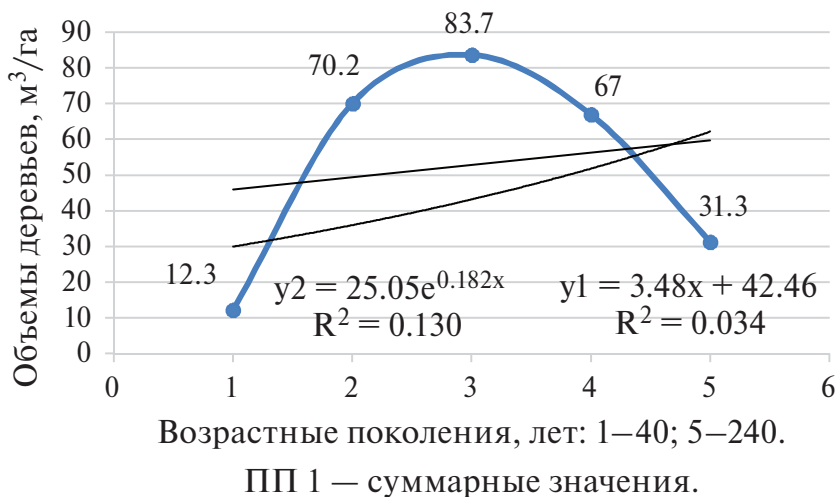


Рис. 1. Показатели связи объемов деревьев и возраста в возрастных поколениях древостоев сосновых мезотрофных болот – ПП 1 и ПП 2.
 Обозначения. ПП 2 – уравнение связи и R^2 при линейном и экспоненциальном приближениях имеют аналогичные значения связи.

$83.7 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$ (рис. 1). В секции ели аналогичная связь по линейному приближению ($R^2 = 0.586$) значительная, по экспоненциальному приближению ($R^2 = 0.311$) связь умеренная. Количество и объемы секции березы слишком малы для оценки фазового положения этой секции.

Суммарные значения связи объемов деревьев с их возрастом в возрастных поколениях оцениваются для линейного приближения $R^2 = 0.034$, для экспоненциального приближения – $R^2 = 0.130$, для обоих приближений связь очень слабая. Можно заключить, что породная структура секций сосны и ели биогеоценоза ПП 1 находится в процессе изменений и не способствует приближению сообщества к наиболее устойчивому состоянию, при котором

показатели связи обоих приближений стремятся к 1.

В биогеоценозе ПП 2 в секции сосны связь количественных и возрастных показателей деревьев по прямолинейному и экспоненциальному приближениям трактуется как высокая, тесная: соответственно $y_1 - R^2 = 0.838$ и $y_2 - R^2 = 0.823$ (рис. 1). В секциях ели и березы того же древостоя слишком малое количество деревьев для оценки их динамических положений. Суммарные значения связи объемов деревьев с их возрастом в возрастных поколениях древостоя ПП 2 оцениваются для линейного приближения $R^2 = 0.930$, связь очень тесная, для экспоненциального приближения – $R^2 = 0.876$, связь высокая, тесная (Дворецкий, 1971).

Таблица 3. Возрастная и динамическая структура БГЦ сосновых мезотрофных болот

Порода	Измеряемые величины, экземпляры м ³ га ⁻¹	Возрастные 40-летние поколения, % от общего на 1 га по породам					Всего, штук м ³ га ⁻¹	Фаза динамики БГЦ
		41–80	81–120	121–160	161–200	201–240		
ПП 1								
Сосна	Количество деревьев	14	113	107	94	33	361	Кл
	Объемы деревьев	0.8	64.4	83.5	64.7	31.3	244.7	Кл
Ель	Количество деревьев	327	20	7	14	–	368	Дг
	Объемы деревьев	10.7	2.5	0.2	2.3	–	15.7	Дм
Береза	Количество деревьев	47	–	–	–	–	47	-
	Объемы деревьев	0.8	3.3	–	–	–	4.1	-
Общее	Количество деревьев	388	133	114	108	33	776	Дм
	Объемы деревьев	12.3	70.2	83.7	67.0	31.3	264.5	Кл
ПП 2								
Сосна	Количество деревьев	310	136	68	22	–	536	Дм
	Объемы деревьев	62.5	68.5	33.8	11.1	–	175.9	Дм
Ель	Количество деревьев	18	0	0	0	–	18	–
	Объемы деревьев	0.43	–	–	–	–	0.43	–
Береза	Количество деревьев	196	0	0	0	–	196	–
	Объемы деревьев	9.5	0	0	0	–	9.5	–
Общее	Количество деревьев	524	136	68	22	–	750	Дм
	Объемы деревьев	72.5	68.5	33.8	11.1	–	185.9	Дм

Обозначения. Кл – климакс; Дм – демутиация; Дг – дигрессия.

Оценивая полученные связи предикторов, выраженные в цифровых величинах, нельзя не отметить важный акцент в трактовке получаемых зависимостей и связи их с динамическим сукцессионным положением анализируемого биогеоценоза. В лесоводственной литературе можно встретить различные суждения о фазовых положениях лесных сообществ, основанные на объемных показателях деревьев в возрастных поколениях. Некоторые исследователи полагают, что фазе климакса, то есть самому устойчивому состоянию лесного биогеоценоза, соответствует распределение объемов деревьев в возрастных поколениях с одним экстремумом значений в середине возрастного ряда (Гусев, 1964), приблизительно такое, как на рис. 1 (ПП 1).

Многолетние исследования структур коренных лесов хвойных формаций в различных подзонах тайги убеждают в том, что это суждение не соответствует закономерностям формирования структур устойчивых лесных сообществ. Статистическая оценка изучаемых связей наглядно демонстрирует положение, при котором наиболее тесная связь определяется при равномерном распределении объемов деревьев в возрастных поколениях

возрастных рядов любых динамических состояний биогеоценозов – климаксовых, демутиационных, дигрессивных, как в нашем случае в биогеоценозе ПП 2 – суммарных значений породных секций древостоя. Таким образом, величина связи объемов и возраста деревьев в возрастных поколениях зависит только от равномерности распределения этих объемов в возрастных поколениях возрастных рядов. При этом связь равномерности распределения объемов деревьев в возрастных поколениях с динамическим состоянием лесного сообщества зависит от положения обозначенного равномерного распределения в возрастном ряду биогеоценоза. То есть равномерное увеличение объемов деревьев в поколениях от больших возрастов к малым определяет динамику сообщества как демутиационную (табл. 3), ПП 2, сосна. Равномерное увеличение объемов деревьев в поколениях от молодых возрастов к более старым – как дигрессивную. При близких по значению объемам деревьев в возрастных поколениях – как климаксовую, при этом чем меньше разница в значениях объемов в возрастных поколениях, тем ближе лесное сообщество к состоянию климакса.

Таблица 4. Количество подроста на площади сосновых болот мезотрофного типа по породам в градациях высоты

Порода	Распределение подроста по градациям высоты (м), шт/га								Всего
	До 0.5	0.6–1.0	1.1–1.5	1.6–2.0	2.1– 2.5	2.6–3.0	3.1–3.5	3.6–4.0	
ПП 1									
Сосна	27	27	–	–	–	–	–	–	54
Ель	86	93	86	127	86	47	73	53	651
Береза	180	80	133	133	20	47	27	27	647
Всего	293	200	219	260	106	94	100	80	1352
ПП 2									
Сосна	125	50	–	–	–	–	–	25	200
Ель	125	25	25	25	–	50	75	25	350
Береза	100	200	150	250	300	200	225	500	1925
Всего	350	275	175	275	300	250	300	550	2475

Естественное возобновление по количественным параметрам в лесном сообществе – едва ли не основная структура, обеспечивающая преемственность поколений эдификаторной и других древесных пород биогеоценоза.

В числовых соотношениях пород в структуре подроста определяется формационный тип и динамика развития лесного биогеоценоза в перспективе. В табл. 4 рассмотрены показатели подроста на площади изучаемых сосновых мезотрофных болот. Как правило, при анализе структур естественного возобновления приводится видовой состав и количественная оценка подлесочных пород. В данном случае на площади изучаемых сообществ подлесочные породы не обнаружены или присутствовали на граничных с мезотрофными биогеоценозами местоположениях.

Породный состав естественного возобновления на площади обоих лесных сообществ по видовому составу соответствует породному составу древесного полога древостоя, но по количественному содержанию имеет особенности, способные в процессе развития биогеоценоза изменить его формационный статус. Очевидно, что количество подроста сосны явно недостаточно для формирования во временной динамике полноценных возрастных поколений сосны в возрастных рядах древостоев ПП 1 и ПП 2. Его будет замещать подрост ели и в еще большей степени – березы. В этой связи остается большая неопределенность в том, возможна ли смена формации биогеоценоза на эти породы в будущем. Предсказать такой ход событий на текущий период невозможно: он будет целиком зависеть от колебаний эдафических условий роста лесных сообществ. Именно они рассматриваются как определяющий фактор динамических преобразований структур болотных экосистем, в том числе

в значительной степени это относится к болотам мезотрофного типа, занимающим по водному питанию промежуточное положение между болотами евтрофного и олиготрофного типов.

Характеристики состояния деревьев и древостоев в целом в числе других лесоводственных показателей оценивают качественное, санитарное положение лесных сообществ, возможные перспективы их развития при наличии различных эндогенных и экзогенных воздействий. В нашем случае при отсутствии антропогенных воздействий на болотные экосистемы могут влиять только климатогенные, гидрогенные и биогенные факторы.

На территории пробных площадей все деревья по визуальной оценке состояния крон распределялись по категориям состояния в пределах шестибальной шкалы, принятой в лесопатологии (Правила ..., 2021) (табл. 5).

Из приведенных выше данных следует, что количество деревьев во всех породных секциях древостоя ПП 1 постепенно убывает по мере снижения балловой оценки деревьев, что в общем характерно для коренных лесных сообществ, не испытывающих антропогенных нагрузок, развивающихся по своей эволюционной динамике. В то же время по отдельным породным секциям можно заметить некоторые особенности, корректирующие средние значения состояния для древостоя в целом. В обоих биогеоценозах можно видеть наибольшее количество деревьев категории старого сухостоя по сравнению с другими категориями общего текущего древесного отпада – категории усыхающих, свежего и старого сухостоя. Как правило, сумма деревьев этих категорий в большей степени, чем другие категории, определяет общее состояние биогеоценоза. Состояние деревьев секции сосны в древостое ПП 1 оценивается как ослабленное, в

Таблица 5. Показатели состояния деревьев и древостоев сосновых мезотрофных болот

Порода	Распределение числа деревьев по категориям состояния, экземпляры, %						Всего, экземпляры, %	Средний балл состояния
	1	2	3	4	5	6		
ПП 1								
Сосна	181–50.0	110–30.4	31–8.9	–	–	39–10.7	361–100	2.0
Ель	177–48.2	164–44.6	20–5.4	–	7–1.8	–	368–100	1.6
Береза	12–25.0	6–12.5	23–50	–	–	6–12.5	47–100	2.6
Всего	370–47.1	280–38.0	74–9.0	–	7–0.9	45–5.0	776	2.1
ПП 2								
Сосна	289–54.0	93–17.3	47–8.7	21–4.0	25–4.7	61–11.3	536–100	2.2
Ель	11–60	7–40	–	–	–	–	18–100	1.4
Береза	73–37.1	83–42.6	33–16.7	3–1.8	–	4–1.8	196–100	1.9
Всего	373	183	80	24	25	65	750	1.8

древостое ПП 2 – на 0.2 балла хуже. Для ели и березы средние значения состояния пород в древостое ПП 2 несколько лучше, чем в древостое ПП 1, особенно это касается березы, что отражается на общей оценке древостоя, которая в ПП 1 на 0.3 балла хуже, чем в ПП 2. Тем не менее полученные показатели характеризуют изучаемые сообщества как вполне нормально функционирующие здоровые биогеоценозы.

В древостое ПП 1 влияние грибных возбудителей, связанное с присутствием гнилевых фаутов стволов деревьев, несущественно и выражается в показателе 7% от числа всех деревьев сосны. В древостое ПП 2 влияние этого же фактора так же мало – 6% от числа всех деревьев сосновой секции. Основными возбудителями гнилей сосны в изучаемых биогеоценозах являются базидиальные дереворазрушающие грибы: трутовик Швейница (*Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat.), вызывающий корневые и комлевые гнили деструктивного типа; сосновая губка (*Phellinus pini* (Thore.: Fr.) Ames.), вызывающая преимущественно гнили стволов на разной высоте; сосновая корневая губка (*Heterodasidion annosum* (Fr.) Bref.) как наиболее опасный возбудитель корневых гнилей, способный к очаговому распространению и гибели деревьев на больших площадях. Все губки вызывают коррозионные ситовые гнили. Влияние энтомовредителей на ослабление деревьев сосны не отмечено. Деревья еловой секции не имеют поражения грибными возбудителями гнилей. Все ослабления связано с сопряженным влиянием колебаний климатогенно-гидрогенных факторов.

Древесный отпад в настоящее время привлекает все большее внимание специалистов, изучающих лесные экосистемы в связи с интенсификацией проблем увеличения в атмосфере парниковых

газов. Биомасса древесины валежа в лесных экосистемах, развивающихся в нормальной естественной сукцессионной динамике, составляет значительную часть общего объема древесной фракции биогеоценозов, достигая в некоторых примерах более половины запасов древостоев. Вся эта биомасса в течение разных временных периодов разлагается комплексом гетеротрофных организмов – животными, грибами разных таксономических групп, актиномицетами, бактериями, вирусами и, наконец, прокариотами (Головченко и др., 2023) до элементов и соединений, включающихся в общий круговорот вещества и энергии лесных экосистем – C, CO₂, H₂O и Q (энергия) (Замолотчиков и др., 2003; Замолотчиков и др., 2005; Стороженко, 2007).

При этом породный состав стволов валежа в общем объеме фракции древесного отпада, как правило, соответствует составу древостоя, но в соотношении пород может значительно варьировать, исходя из типологической и формационной структуры лесного сообщества (рис. 2).

В табл. 6 приведены характеристики древесного отпада на площади изучаемых сосновых мезотрофных болот. В нашем случае диаграммы рис. 2 подтверждают этот вывод. Валеж по происхождению имеет следующие величины: ПП 1 – 68.8% бурелом и 31.2% ветровал; ПП 2 – 91% бурелом и 9% ветровал. Можно отметить, что объемы валежа по отношению к запасам древостоев на площади ПП 1 в два раза меньше, чем на ПП 2. Этот факт дает основание предположить, что причиной стали последствия прошедшего на площади ПП 2 примерно 15 лет назад пожара, местами затронувшего корневые системы сосны. Основные объемы валежа в древостоях ПП 1 появились в период от 40 до 50 лет в ретроспективе, причина которого неясна. Вместе с тем можно констатировать, что

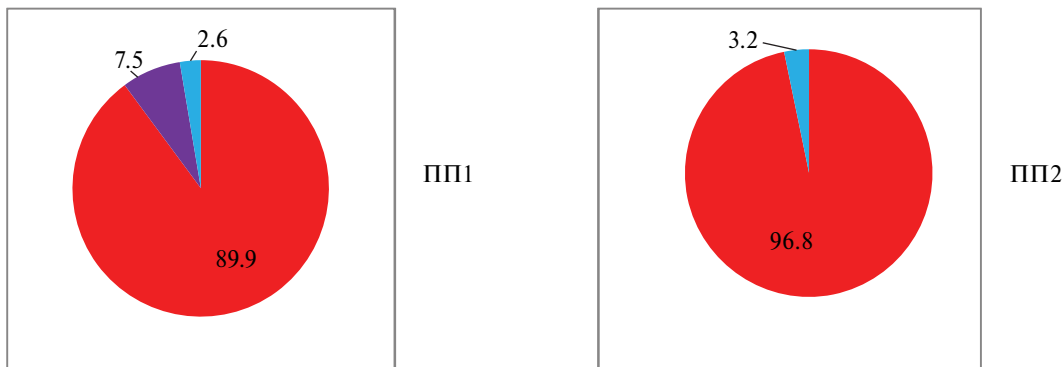


Рис. 2. Участие древесных пород в общем объеме валежа ПП 1 и ПП 2. Обозначения. Цвета древесных пород: красный – сосна, фиолетовый – ель, синий – береза.

отмеченные на обеих ПП объемы древесного отпада имеют весьма скромные величины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сосновые мезотрофные болота относятся к коренным БГЦ лесных болот, имеющим древесный ярус абсолютно разновозрастного типа возрастной структуры, смешанного породного состава с подавляющим превосходством сосны обыкновенной как по числовым, так и по объемным показателям. По лесоводственным и таксационным характеристикам для всех древесных пород, слагающих биогеоценозы мезотрофных лесных болот, экологические условия формирования стволовой биомассы в биогеоценозе ПП 1 благоприятнее, чем в биогеоценозе ПП 2. В то же время можно говорить о структурной устойчивости сообществ в определенном временном пространстве.

Статистический анализ величины связи объемов деревьев с их возрастом в возрастных поколениях для ПП 1 при линейном и экспоненциальном

приближениях соответственно $R^2 = 0.034$ и $R^2 = 0.130$ – связь очень слабая. Для ПП 2 по обоим приближениям $R^2 = 0.930$ – связь очень высокая, тесная, почти функциональная.

Показано, что величина связи объемов и возраста деревьев в возрастных поколениях зависит только от равномерности распределения этих величин в возрастных поколениях возрастных рядов. При этом существует связь равномерности распределения объемов деревьев в возрастных поколениях с динамическим положением лесного сообщества, и она зависит от положения обозначенного равномерного распределения в возрастном ряду биогеоценоза: равномерное возрастание объемов деревьев в поколениях от малых возрастов к большим определяет динамику сообщества как демулационную; равномерное возрастание объемов деревьев от малых величин к большим оценивает динамику сообщества как дигрессивную, чем меньше разница в значениях объемов деревьев в возрастных поколениях возрастного ряда, тем ближе лесное сообщество к состоянию климакса.

Таблица 6. Распределение стволов валежа по стадиям разложения в древостоях сосновых мезотрофных болот

Показатели	Запас древостоя, м³га⁻¹	Количество (%) и объемы (м³га⁻¹) валежа по стадиям разложения					Всего на 1 га	% от запаса
		1 стадия	2 стадия	3 стадия	4 стадия	5 стадия		
ПП 1								
Количество валежа, %	264.5	4.5	8.4	30.5	43.6	13.0	100	19.8
Объем, м³га⁻¹		0.5	0.5	15.5	7.2	1.4	34.4	13.0
ПП 2								
Количество валежа, %	185.9	5	18.5	20.8	18.5	37.2	100	20.3
Объем, м³га⁻¹		3.9	34.3	2.5	2.6	8.0	51.3	27.6

Структура и состав естественного возобновления в обоих сосновых мезотрофных болотных БГЦ предполагает возможность смены сосновой формации на смешанную елово-березовую формацию, но такой сценарий возможен только при значительных климатогенно-гидрогенных колебаниях, влияющих на изменение эдафических условий роста болотных сосняков.

Микогенные и энтомогенные воздействия на состояние деревьев и древостоев не имеют существенного влияния.

Структура переходных торфяных залежей болотных сосняков при всей схожести зависит от их геоморфологического положения и гидрологического режима. В более дренированном сосняке чернично-сфагновом несколько выше зольность, значительно выше степень разложения и плотность торфа, чем в сосняке чернично-багульниково-сфагновом, расположенном в глубокой котловине.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 487 с.
- Вомперский С.Э., Глухов А.И.* Геоморфологическое положение болотных лесов и безлесных болот различного генезиса // Биогеоэкологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидролесомелиорацией. М.: Наука, 1982. 207 с.
- Головченко А.В., Грачева Т.А., Семенова Т.А., Морозов А.А., Самигуллина С.Р., Глухова Т.В., Инишева Л.И.* Мицелиальный компонент эвтрофных торфяных почв в зоне активной деструкции органического детрита // Почвоведение. 2023. № 5. С. 536–549.
- Гусев И.И.* Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесная промышленность, 1964. 76 с.
- Дворецкий М.Л.* Пособие по вариационной статистике. М.: Лесная промышленность, 1971. 103 с.
- Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 172 с.
- Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Честных О.В.* Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу для основных лесобразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. 2003. Т. 1. № 32. С. 119–127.
- Замолодчиков Д.Г., Коровин Г.Н., Уткин, А.И., Честных О.В., Сонген Б.* Углерод в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 212 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Постановление Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047. М., 2020. 23 с.
- Пьявченко Н.И.* Лесное болотоведение. М.: АН СССР, 1963. 192 с.
- Семенский Е.Т.* Технический анализ торфа. М.: Недра, 1966. 231 с.
- Стороженко В.Г.* Датировка разложения валежа ели // Экология. № 6. 1990. С. 66–69.
- Стороженко В.Г.* Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.
- Стороженко В.Г.* Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.
- Стороженко В.Г., Крутов В.И., Руоколайнен А.В., Коткова В.М., Бондарцева М.А.* Атлас-определитель деструктивных грибов лесов Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 195 с.
- Стороженко В.Г., Глухова Т.В.* Структура и состояние древостоя на низинном черноольховом болоте Тверской области // Лесоведение. 2022. № 5. С. 494–503. Doi 10/31857/S0024114822050060
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г.* Справочник таксатора. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.
- Шорохова Е.В., Шорохов А.А.* Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИ лесного хозяйства. Вып. 1. СПб, 1999. С. 17–23.
- Шорохова Е.В.* Запасы и экосистемные функции крупных древесных остатков в таежных лесах: дис. ... доктора биологических наук: 03.02.08. СПб.: СПбЛТУ, 2020. 299 с.
- Niemelä T.* Käävät, puiden sienet. Helsinki University Press, 2005. 319 p.

Structure of Tree Stands and Peat Deposits of Pine Mesotrophic Bogs in the Western Dvina District of the Tver Region

V. G. Storozhenko^{1,*}, T. V. Glukhova¹

¹*Institute of Forest Science of the RAS Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia*

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

The studied indigenous pine mesotrophic bogs are located in the Western Dvina district of the Tver region and have mixed atmospheric and groundwater supply with reduced water runoff. A comparative assessment of two mesotrophic biogeocenoses (blueberry-ledum-sphagnum pine forest (PP 1) and blueberry-sphagnum pine forest (PP 2)) is given by the parameters of age series of forest stands, dynamic successional position, regenerative potential, condition of trees and forest stands, volumes of woody debris, degree of infestation by wood-destroying fungi, characteristics of the composition and structure of peat deposit horizons. Mesotrophic forest bogs (Pyavchenko, 1963) belong to the primary biogeocenoses, have a tree layer of different ages, mixed species composition with an overwhelming dominance of Scots pine in numerical and volumetric characteristics. The closeness of the correlation between the volumes of trees and their age in age generations differs: for biogeocenosis PP 1, the correlation based on the linear and exponential approximations is almost absent, for biogeocenosis PP 2, the correlation is very close, almost functional, $R_2 = 0.93$. This situation occurs due to the degree of uniformity of tree volumes distribution in age series. The structure and composition of natural regeneration in both pine mesotrophic bog biogeocenoses suggests the possibility of the mixed spruce-birch formation replacing the pine formation only under significant climatogenic-hydrogenous fluctuations affecting the change in edaphic conditions of growth of bog communities. The study explains differences in the volumes of wood debris by the stages of deadwood decomposition. The transitional peat deposits of both pine forests are similar in structure, but have differences in their thickness: 5.0 m under the blueberry-ledum-sphagnum pine forest and 3.0 m under the blueberry-sphagnum pine forest. While there are undeniable similarities in structure of peat deposits of the pine forests, some differences in ash content, degree of decomposition and density can still be traced, which can be explained by differing geomorphological positions and hydrological regime of both pine forests. For the first time, quantitative and volumetric characteristics of the tree stands and peat deposit horizons structures of native pine mesotrophic bogs are shown in comparative dynamics.

Keywords: pine mesotrophic bogs, age structures, natural regeneration, tree mortality, successional dynamics, Fibric Histosols Dystric.

REFERENCES

- Arinushkina E.V., *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv* (Handbook on chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 487 p.
- Dvoretiskii M.L., *Posobie po variatsionnoi statistike* (Manual on analysis of variance for foresters), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1971, 104 p.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Golovchenko A.V., Gracheva T.A., Semenova T.A., Morozov A.A., Samigullina S.R., Glukhova T.V., Inisheva L.I., Mitselial'nyi komponent eutrofnikh torfyanikh pochv v zone aktivnoi destruktсии organicheskogo detrita (The mycelial component of eutrophic peat soils in the zone of active organic detritus decomposition), *Pochvovedenie*, 2023, No. 5, pp. 536–549.
- Gusev I.I., *Stroenie i osobennosti taksatsii el'nikov Severa* (Structure and taxation features of spruce forests in the North), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1964, 76 p.
- Niemelä T., *Käävät, puiden sienet*, Helsinki: University Press, 2005, 319 p.
- Pravila canitarnoi bezopasnosti v lesakh* (Rules of sanitary safety in forests), Decree of the Government of the Russian Federation of 09.12.2020 No. 2047, Moscow, 2020, 23 p.
- P'yavchenko N.I., *Lesnoe bolotovedenie* (Forest paludology), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 192 p.
- Semenskii E.P., *Tekhnicheskii analiz torfa* (Technical analysis of peat), Moscow: Nedra, 1966, 231 p.
- Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., *Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony srednei taigi* (Features of the woody debris decomposition classes of spruce, birch and aspen in spruce forests of subdomain of middle taiga), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*, 1999, No. 1, pp. 17–23.

- Shorokhova E.V., *Zapasy i ekosistemnye funktsii krupnykh drevesnykh ostatkov v taezhnykh lesakh: dis. doktora biologicheskikh nauk* (Stocks and ecosystem functions of large woody debris in taiga forests. Doctor's biol. sci. thesis), Saint Petersburg: SPbLTU, 2020, 299 p.
- Storozhenko V.G., *Datirovka razlozheniya valezha eli* (Dating of spruce brushwood decay), *Ekologiya*, 1990, No. 6, pp. 66–69.
- Storozhenko V.G., *Drevesnyi otpad v korenykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011, 122 p.
- Storozhenko V.G., Glukhova T.V., *Struktura i sostoyanie drevostoya na nizinnom chernool'khovom bolote Tverskoi oblasti* (Structure and condition of the lowland black alder swamp stand in the Tver region), *Lesovedenie*, 2022, No. 5, pp. 494–503.
- Storozhenko V.G., Krutov V.I., Ruokolainen A.V., Kotkova V.M., Bondartseva M.A., *Atlas-opredelitel' derevorazrushayushchikh gribov lesov Russkoi ravniny* (Identification guide for wood-destroying fungi of the Russian plain's forests), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 195 p.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivyye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksatora* (Handbook for taxators), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, 854 p.
- Vomperskii S.E., Glukhov A.I., *Geomorfologicheskoe polozhenie bolotnykh lesov i bezlesnykh bolot razlichnogo genezisa* (Geomorphological position of bog forests and treeless bogs of various genesis), In: *Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnoi gidromelioratsiei* (Biogeocenological study of bog forests in connection with experimental hydromelioration), Moscow: Nauka, 1982, pp. 50-56.
- Zamolodchikov D.G., Korovin G.N., Utkin A.I., Chestnykh O.V., Sohngen B., *Uglerod v lesnom fonde i sel'skokhozyaistvennykh ugod'yakh Rossii* (Carbon pool of the forest fund and the farm lands of Russia), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2005, 200 p.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Chestnykh O.V., *Koeffitsienty konversii zapasov nasazhdenii v fitomassu osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Rossii* (Conversion of stand volumes to phytomass: the factors for the dominant forest forming species of Russia), *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo*, 2003, No. 1, pp. 119–127.

УДК 574.42+581.553+592

ВИДОВОЕ И СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ДОЛИНЫ РЕКИ УРУП НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ¹

© 2024 г. Н. Е. Шевченко^а, А. П. Гераськина^{а, *}

^аЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: angersgma@gmail.com

Поступила в редакцию 22.07.2024 г.

После доработки 12.08.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Широколиственные леса долины реки Уруп и ее притоков занимают более 10% лесопокрытой площади Северо-Западного Кавказа и представляют собой один из крупнейших массивов широколиственных лесов региона. Цель данной работы – оценка видового и структурного разнообразия растительности, а также комплексов беспозвоночных-сапрофагов – дождевых червей в широколиственных лесах долины реки Уруп и ее притоков. Полевые исследования проведены с июня по август 2017–2018 гг. Для оценки видового и структурного разнообразия растительности выполнено 74 геоботанических описания с учетом ярусной структуры леса, проведен анализ эколого-ценотической структуры флоры. Во всех типах леса проведены количественные учеты дождевых червей путем ручной раскопки почвенных проб и разбора валежа. По результатам исследования выделено и описано 8 типов леса: дубравы неморальнотравные, осинники неморальнотравные, черноольшаники крупнопоротниковые, грабовые неморальнотравные, грабово-буковые неморальнотравные, буковые горноовсяннищевые, буковые крупнопоротниковые леса и буковые ежевичные. Состав флоры лесов реки Уруп насчитывает 198 видов, из них – 156 видов сосудистых растений и 42 вида мхов. Флористическое разнообразие широколиственных лесов реки Уруп и ее притоков зависит от увлажненности почвы, экспозиции склонов и сомкнутости крон яруса древостоя. Эколого-ценотическая структура флоры долины реки Уруп зависит от положения относительно русла реки и доли *Fagus orientalis* в древостое. В прирусловых участках долины выше доля нитрофильных и околородных видов по сравнению с типами леса, расположенными выше по склону. С увеличением доли *Fagus orientalis* увеличивается доля бореальных видов, появляются скальные виды, уменьшается доля лугово-опушечных видов. В выделенных типах леса выявлено 8 видов дождевых червей сем. Lumbricidae, принадлежащих к четырем морфо-экологическим и трем хорологическим группам. Повсеместно обитают собственно-почвенные дождевые черви, которые составляют не менее 50% от общей биомассы люмбрицид. Наибольший вклад в биомассу вносит крымско-кавказский субэндемик *D. schmidtii*. Разнообразие дождевых червей в широколиственных лесах поддерживается высоким качеством легкоразлагаемого опада (как за счет состава древостоя, так и подроста, подлеска, напочвенного покрова), а также наличием валежа лиственных деревьев, присутствие которого частично компенсирует условия сухих местообитаний, например, в дубравах неморальнотравных и буковых горноовсяннищевых лесах. Наличие валежа в первую очередь способствует сохранению подстилочных видов люмбрицид.

Ключевые слова: типы леса, флористическое и структурное разнообразие, горные леса, дождевые черви, люмбрициды, валеж.

DOI: 10.31857/S0024114824050027 EDN: OXNOIK

¹Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН «Биоразнообразие и экосистемные функции лесов», регистрационный номер НИОКТР 124013000750-1.

Широколиственные леса долины реки Уруп и ее притоков представляют собой один из крупнейших массивов широколиственных лесов

Северо-Западного Кавказа (Шевченко, Браславская, 2021), занимая более 10% лесопокрытой площади региона (Справочник ..., 1995), внося существенный вклад в пространственную структуру лесного покрова, его биоразнообразие и средообразующую роль. В широколиственных лесах долины реки Уруп обитают некоторые редкие и охраняемые виды растений (Зернов, Онипченко, 2011) и позвоночных животных (Белик, 2019). По историческим сведениям, здесь обитали зубры, туры и серны (Динник, 1884; Хе, 2010). В настоящее время отсутствуют сведения по видовому и структурному разнообразию широколиственных лесов долины реки Уруп. Не проводились исследования почвенных беспозвоночных-сапрофагов – связующего звена между растительностью и почвой. Не исследованы состав и структура населения дождевых червей – экосистемных инженеров, выполняющих ряд важнейших функций. Актуальная информация о видовом составе, структуре и экологии этих сообществ необходима для обоснованного планирования охраны и рационального использования лесного покрова в условиях его продолжающейся экстенсивной эксплуатации. Цель работы – оценка видового и структурного разнообразия растительности и комплексов дождевых червей широколиственных лесов долины реки Уруп и ее притоков (Северо-Западный Кавказ).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район распространения широколиственных лесов долины реки Уруп (рис. 1) занимает горные умеренные гумидные ландшафты Карачаево-Черкесской Республики (Северо-Западный Кавказ). Данные ландшафты распространены в диапазоне высот от 600 (700) до 1500 (1600) метров и представлены двумя основными подтипами – нижнегорно-лесным и среднегорно-лесным (Дышеков, 2008).

В системе физико-географического районирования эти территории относятся к Большому Кавказу, к Западной высокогорной провинции (Гвоздецкий, 1963), в системе ботанико-географического районирования – к Северокавказской подпровинции Эвксинской провинции (Растительность..., 1980).

Климат умеренно-теплый, влажный. Среднегодовая температура в нижнем поясе составляет +8–9°C, в верхнем – +6–7°C, годовое количество осадков варьирует от 500 до 900 мм (Агроклиматический..., 1961). Ландшафты района исследования слагаются преимущественно известняками и песчаниками с преобладанием эрозионно-денудационного, карстового и карстово-денудационного типов рельефа. Почвы преимущественно бурые горно-лесные, редко перегнойно-карбонатные (Гвоздецкий, 1963).

В нижнегорно-лесном подтипе ландшафтов (высота от 600 до 1000 метров) преобладают смешанные дубовые, грабовые и грабово-буковые неморальнотравные типы леса с доминированием *Quercus robur*, *Carpinus betulus* с примесью *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides* и *Ulmus glabra*. В среднегорно-ландшафтом поясе (выше 1000 метров) доминируют грабово-буковые и буковые горноовсянницево-крупнопоротниковые и ежевичные типы леса с доминированием *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus* с примесью *Cerasus avium*, *Populus tremula*, *Alnus glutinosa* и *Acer platanoides*.

Геоботанические методы. Сбор и обработка геоботанических материалов, полученных в ходе исследований, проведены по общепринятым методикам (Методические..., 2010). На всех площадках составлен полный флористический список с учетом ярусной структуры леса. Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995), мхов – в соответствии со списком Ignatov et al. (2006).

Для оценки видового и структурного разнообразия хвойно-широколиственных лесов реки Уруп заложено 74 геоботанических описания (рис. 1) в 8 типах леса: 1 – дубравах неморальнотравных (7 описаний), 2 – осинниках неморальнотравных (6), 3 – черноольшаниках крупнопоротниковых (10), 4 – грабовых неморальнотравных (8), 5 – грабово-буковых неморальнотравных (7), 6 – буковых горноовсянницево-крупнопоротниковых лесах (10), 7 – буковых крупнопоротниковых лесах (10), 8 – буковых ежевичных (9).

Видовое разнообразие сообществ оценивали с помощью показателей видового богатства и видовой насыщенности (Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2002; Методические..., 2010). Видовое богатство, или число видов в сообществе, определяли как суммарное число видов на всех площадках анализируемого типа леса. При анализе видовой насыщенности в широколиственных лесах каждый вид учитывали один раз (в том числе виды деревьев и кустарников, несмотря на их присутствие в нескольких ярусах).

Для оценки структурного разнообразия широколиственных лесов реки Уруп проведен анализ их эколого-ценотической структуры. Выделено шесть эколого-ценотических групп: Bg – бореальные виды, Md – лугово-опушечные, Nm – неморальные, Nt – нитрофильные, Wt – околородные, ост. – остальные виды.

Проведена визуальная оценка проективного покрытия (0–100%) и стадий разложения (1–4) валежа (Спирин, Широков, 2002).

Для уточнения экологической интерпретации типов леса выполнена ординация описаний по сходству/различию:

1) флористического состава и характеристик местообитаний при помощи алгоритма DCA

(Detrended Correspondence Analysis); для расчета флористического сходства баллы обилия видов преобразовывали в значения процентов (+ – 1%, 1 – 3%, 2 – 13%, 3 – 38%, 4 – 63%, 5 – 88%), из которых извлекали квадратные корни (Peet, Roberts, 2013), чтобы выровнять веса видов с низким и высоким обилием;

2) оценок в экологических шкалах E. Landolt et al. (2010), наиболее подходящих для анализа растительности горных территорий в Южной Европе; оценки описаний рассчитывали как средние из оценок видов, взвешенных на их обилие, выраженное в процентах (см. выше).

Ординация проведена в программе PC-ORD (McCune, Mefford, 2006), графический модуль которой отображает на ординационной диаграмме тренды тех характеристик местообитаний, у которых хотя бы с одной ординационной осью корреляция (коэффициент Пирсона) превышает 0.4 по абсолютному значению. В матрицу характеристик местообитаний включены оценки описаний по шкалам E. Landolt et al. (L – освещенность; R – кислотность/щелочность; N – богатство азотом; T – теплообеспеченность; K – континентальность; H – гумусированность почвы; F – увлажнение почвы) (2010).

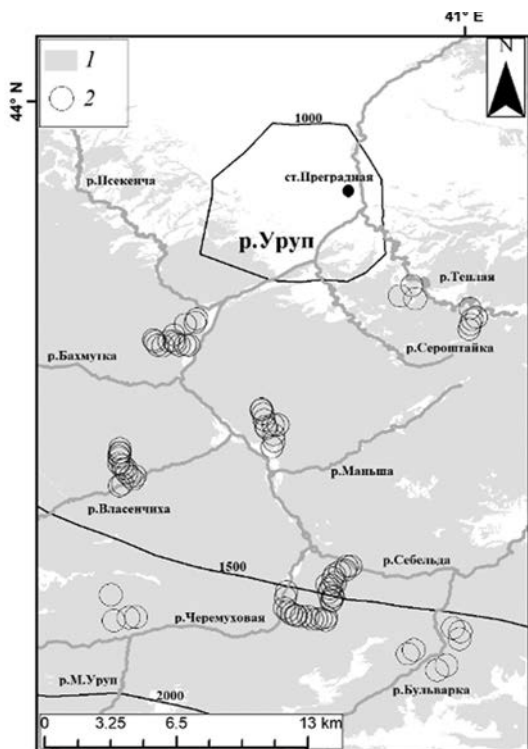


Рис. 1. Картограмма геоботанических и почвенно-зоологических исследований в широколиственных лесах реки Уруп. Примечание. 1 – лесопокрываемая территория; 2 – места заложения геоботанических площадок и отбора почвенно-зоологических проб.

Сообщества типизированы на основе работы «Определитель типов леса Европейской России» (www.cepl.rssi.ru/bio/forest/).

Почвенно-зоологические методы. Во всех типах леса проведены количественные учеты дождевых червей путем ручной раскопки почвенных проб (Гиляров, 1975) и разбора валежа (Гераськина, Шевченко, 2021). В каждом типе леса взято от 15 до 34 почвенных проб размером 25×25 см, глубиной 25–30 см и разобрано от 4 до 12 фрагментов валежа 2–3-й стадий разложения (Спирин, Широков, 2002), длиной 80–100 см, периметром 20–60 см. Поскольку дождевые черви в валеже 2–3-й стадий разложения не проникали внутрь гниющих стволов, а обитали преимущественно под корой или во мхах на стволах, результаты учетов пересчитывали на 1 м² как в почве, так и в валеже; для расчетов численности червей в валеже использовали формулу расчета площади боковой поверхности цилиндра (Гераськина, Шевченко, 2021). Дождевые черви зафиксированы в 96% этаноле. Биомасса определена путем взвешивания зафиксированных особей с наполненным кишечником на электронных весах. Видовой состав установлен по Кадастру и определителю дождевых червей фауны России (Всеволодова-Перель, 1997). Всего разобрано 175 проб почвы и 26 фрагментов валежа, собрано и определено 556 особей дождевых червей. При сравнении выборок для выявления значимых различий использовался непараметрический критерий Краскела–Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дубравы неморальнотравные занимают южные и юго-западные экспозиции склонов долины реки Уруп и ее притоков (реки Власенчиха, Фирсиха, Теплая и Бахмутка). Диапазон высот варьирует от 900 (906) до 1260 (1264) метров. Почвы средние и маломощные, бурые и серые лесные, с хорошо развитой подстилкой (до 3–4 см). На всех описанных площадках имеются следы выборочной рубки, следы пожара отсутствуют. Сомкнутость крон древесного полога – 80–95%. В ярусе древостоя доминирует *Quercus robur* (медиана обилия – 4 балла), в нижнем подъярусе обычны *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*, иногда встречаются *Populus tremula*, *Pyrus caucasica*, *Ulmus glabra* и *Betula pubescens*. Сомкнутость крон подлеска и подроста варьирует от 20 до 40%. В ярусе подроста обычны *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *Fagus orientalis*, *Cerasus avium*, *Fraxinus excelsior* и *Quercus robur*. В подлеске обычны *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Sambucus nigra* и *Viburnum opulus*.

В травяном ярусе общее проективное покрытие (ОПП) варьирует от 25 до 90%, наиболее константны *Galium odoratum*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Carex sylvatica*, *Geranium robertianum*, *Pulmonaria*

mollis, *Alliaria petiolata*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Myosotis amoena*, *Paris incompleta*, *Polygonatum orientale* и *Viburnum opulus*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas* и *Rubus caucasicus*, мелкие экземпляры древесных видов *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior* и *Quercus robur*.

Ярус мхов отсутствует или же его покрытие не превышает 1%, довольно хорошо развит покров эпиксильных мхов (ОПП варьирует от 5 до 15%); разнообразен набор их константных видов *Entodon schleicheri*, *Amblystegium serpens*, *Atrichum flavisetum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Sciurohypnum populeum* и *Thuidium delicatulum*.

Проективное покрытие валежа в этом типе леса самое высокое и составляет 10–20%. Преобладает валеж граба, дуба, березы преимущественно 3-й стадии разложения.

Население дождевых червей представлено семью видами, принадлежащими сем. Lumbricidae. Один из видов – *Dendrobaena schmidtii* (Michaelsen, 1907) – полиморфный, в котором в настоящее время выделяют несколько филогенетических линий (Шеховцов и др., 2020), в данной работе будут рассматриваться почвенно-подстилочная и собственно почвенная формы данного вида.

Общая численность дождевых червей в почве дубрав неморальнотравных составляет 52.2 ± 20.2 экз./м², биомасса – 26.1 ± 3.4 г/м². Комплекс дождевых червей включает подстилочную, почвенно-подстилочную, собственно почвенную и норную группы. Подстилочная группа представлена двумя видами. Это *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) – космополит, встречаемость в пробах почвы (V_n) – 14%, и *D. attemsi* (Michaelsen, 1902) – средиземноморский ареал, V_n – 7%. Доля группы подстилочных видов от общей численности дождевых червей в этом типе леса составляет 5%, биомасса – 1% от общей биомассы (табл. 1). Почвенно-подстилочная группа представлена *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843) – космополитом, встреченным в 28% почвенных проб. Доля почвенно-подстилочных червей от общей численности составляет 23%, биомасса – 27%. Группу собственно почвенных видов составляют два вида: собственно почвенная форма *D. schmidtii*, которая встречена во всех почвенных пробах (V_n – 100%), и *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) – средиземноморский вид, V_n – 43%. Доля собственно почвенных видов составляет 68% от общей численности и 61% от общей биомассы. Норная группа представлена одним видом – *Dendrobaena nassonovi* (Kulagin, 1889) (крымско-кавказский субэндемик), который встречен в 14% почвенных проб и составляет 4% от общей численности и 11% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже граба и березы 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 4.2 ± 2.4 экз./м², биомасса – 0.9 ± 0.5 г/м². Валеж граба и березы населяют подстилочные виды: *D. octaedra*, встречаемость в пробах валежа (V_B) – 25%, и *D. attemsi* – V_B – 10%, а также присутствуют собственно почвенные черви: *D. schmidtii* (V_B – 25%) и *A. jassyensis* (V_B – 15%). В валеже дуба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 20.2 ± 6.4 экз./м², биомасса – 4.1 ± 1.1 г/м². Валеж дуба населяют подстилочные виды: *D. attemsi* (V_B – 60%) и *D. octaedra* (V_B – 25%).

Осинники неморальнотравные распространены на надпойменных террасах долины реки Уруп и ее притоков (реки Теплая, Власенчиха и Бахмутка), в диапазоне высот от 900 (930) до (1264) 1300 метров, на выровненных и крутых склонах. Сообщества данного типа представляют собой молодые послерубочные леса возрастом от 20 до 40 лет. Во всех обследованных сообществах отмечены следы выборочной рубки, следы пожара не выявлены. Почвы мощные и маломощные, бурые лесные, без следов плоскостной эрозии. Сомкнутость крон яруса древостоя варьирует от 80 до 90%. В ярусе древостоя доминирует *Populus tremula* (медиана обилия – 4 балла), содоминирует *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*, в примеси нередко встречаются *Quercus robur* и *Pyrus caucasica*. Сомкнутость крон подроста и подлеска варьирует от 20 до 40%. В подросте обычны *Acer campestre*, *Fagus orientalis*, *Cerasus avium* и *Pyrus caucasica*, в подлеске обычны *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Sambucus nigra* и *Viburnum opulus*.

В травяном ярусе (ОПП от 20 до 80%) обычны *Dentaria bulbifera*, *Euonymus europaea*, *Geranium robertianum*, *Geum rivale*, *Impatiens noli-tangere*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex remota*, *Urtica dioica*, *Salvia glutinosa*, *Urtica dioica* и *Paris incompleta*. Реже встречаются *Pachyphragma macrophyllum*, *Tussilago farfara*, *Luzula pilosa*, *Acer campestre*, *Alliaria petiolata*, *Galium aparine*, *Moehringia trinervia*, *Myosotis amoena* и *Polygonatum orientale*.

Ярус напочвенных мхов часто отсутствует или же его покрытие не превышает 1%, выражена сингузия эпиксильных мхов (ОПП от 3 до 4%), наиболее константны *Anomodon attenuatus*, *Anomodon viticulosus*, *Plagiomnium cuspidatum* и *Porella* sp. Реже встречаются *Brachythecium* sp., *Entodon schleicheri*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides*, *Neckera complanata*, *Orthotrichum* sp., *Pseudoleskeella nervosa*, *Pylaisia polyantha* и *Thuidium delicatulum*.

Проективное покрытие валежа (осина 2-й стадии разложения) составляет 5–10%.

Население дождевых червей включает три вида. Общая численность дождевых червей в почве – 15.7 ± 5.8 экз./м², биомасса – 9.6 ± 4.9 г/м². Подстилочная группа представлена видом *D. octaedra*,

Таблица 1. Характеристики населения дождевых червей хвойно-широколиственных лесов долины реки Уруп

Группы дождевых червей и показатели разнообразия	Тип леса							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Подстилочные	$2.7 \pm 2.5^*$ 0.3 ± 0.3	$1.9 \pm 1.6^*$ 0.6 ± 0.4	7.3 ± 6.5 1.5 ± 0.5	$20.2 \pm 9.6^*$ $3.3 \pm 1.7^*$	$2.9 \pm 2.4^*$ 0.3 ± 0.3	7.0 ± 5.6 1.2 ± 0.5	2.6 ± 1.8 0.2 ± 0.1	7.7 ± 3.6 1.6 ± 0.8
Почвенно-подстилочные	$11.9 \pm 9.5^*$ $7.0 \pm 5.5^*$	0	$10.5 \pm 1.5^*$ 1.6 ± 0.6	$1.8 \pm 1.3^*$ 1.2 ± 2.0	8.0 ± 4.1 3.0 ± 1.4	0	0	0
Собственно почвенные	$35.6 \pm 8.4^*$ $16.0 \pm 6.7^*$	9.8 ± 4.3 3.1 ± 1.6	14.5 ± 5.5 5.5 ± 4.6	$21.4 \pm 7.7^*$ 8.1 ± 4.8	10.0 ± 11.1 6.3 ± 5.3	7.4 ± 3.3 2.7 ± 2.7	5.6 ± 3.9 1.7 ± 1.1	11.4 ± 5.5 5.6 ± 3.1
Норные	2.0 ± 1.2 2.8 ± 2.0	$4.0 \pm 2.0^*$ $5.9 \pm 3.0^*$	0	0	0	0.4 ± 0.4 0.7 ± 0.8	1.1 ± 1.5 1.4 ± 1.0	0
Общая численность	$52.2 \pm 20.2^*$	15.7 ± 5.8	32.3 ± 12.0	43.4 ± 13.4	20.9 ± 9.8	14.8 ± 7.8	$9.3 \pm 5.8^*$	19.1 ± 9.1
Общая биомасса	$26.1 \pm 3.4^*$	9.6 ± 4.9	8.6 ± 4.0	12.6 ± 4.1	9.6 ± 6.7	4.6 ± 2.0	$3.3 \pm 1.0^*$	7.2 ± 3.8
Число видов	6	3	4	4	5	4	5	4
Индекс доминирования Симпсона	0.27	0.43*	0.25	0.28	0.32	0.20*	0.40	0.29
Индекс разнообразия Шеннона	1.52*	0.90	1.41	1.23	0.88	1.48	0.95	1.21

Примечание. Числитель – численность (особи/м², $X \pm SE$), знаменатель – биомасса (г/м², $X \pm SE$), * – показатели значительно различаются в сравнении с другими типами леса (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). 1 – дубравы неморальнотравные; 2 – осинники неморальнотравные; 3 – черноольшаники крупнопоротниковые; 4 – грабовые неморальнотравные; 5 – грабово-буковые неморальнотравные; 6 – буковые горноовсянницевого; 7 – буковые крупнопоротниковые леса; 8 – буковые ежевичные.

который населяет горизонт подстилки и встречен в 40% почвенных проб. Доля подстилочных червей составляет 13% от общей численности и 7% от общей биомассы. Представители почвенно-подстилочных видов не выявлены. Группа собственно почвенных видов представлена *D. schmidti*, который встречен во всех почвенных пробах (B_p – 100%). Доля собственно почвенных червей составляет 62% от общей численности и 32% от общей биомассы. Норная группа представлена видом *D. nassonovi*, который встречен в 20% почвенных проб и составляет 25% от общей численности и 61% от общей биомассы дождевых червей.

В валеже осины 2-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 3.6 ± 2.3 экз./м², биомасса – 0.8 ± 0.2 г/м². Валеж населяет только *D. octaedra* (B_v – 15%).

Черноольшаники крупнопоротниковые распространены в прирусловой пойме долины реки Уруп и ее притоков (реки Черемуховая, Власенчиха и Бахмутка) на месте старых рубок, возраст которых оценивается в 30–70 лет. Диапазон высот – от 800 (890) до 1300 (1316) метров, почвы маломощные, со следами аллювиальных отложений, преимущественно бурые лесные, с развитой подстилкой (до 3–4 см). Во всех обследованных сообществах отмечены следы выборочной рубки, следы пожара не выявлены. Сомкнутость крон древесного яруса – 70–85%. В ярусе древостоя доминирует *Alnus glutinosa* (медиана обилия – 3–4 балла), иногда содоминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия – 2 балла), в примеси встречаются *Acer campestre*, *Populus tremula*, *Pyrus caucasica*, *Salix alba* и *Ulmus glabra*. В ярусе подроста и подлеска

сомкнутость крон варьирует от 15 до 40%. В подросте обычны (с небольшим обилием) *Acer campestre*, *Fagus orientalis*, *Pyrus caucasica*, в подлеске — *Corylus avellana* (иногда доминирует), *Euonymus europaea*, *Sambucus nigra* и *Viburnum opulus*.

Общее проективное покрытие травяного яруса сильно варьирует: от 40 до 90 (100)%. По травяному ярусу можно выделить 2 типа крупнопапоротниковых черноольховых лесов — щитовниковые и страусниковые. Щитовниковые сообщества занимают более дренированные почвы ближе к склонам долины. В них доминирует *Dryopteris filix-mas* (медиана обилия — 2 балла), нередко содоминирует *Rubus caesius* (медиана обилия — 2 балла). Страусниковые сообщества занимают более увлажненные почвы со следами аллювиальных отложений ближе к руслу рек. В них доминирует *Matteuccia struthiopteris* (медиана обилия — 4 балла), иногда содоминирует *Pachyphragma macrophyllum* (медиана обилия — 2 балла). В черноольховых крупнопапоротниковых лесах обычны (с низким баллом обилия) *Geum urbanum*, *Carex sylvatica*, *Galium aparine*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere*, *Moehringia trinervia*, *Matteuchia struteopteris*, *Ranunculus repens*, *Galeopsis tetrahit*, *Geum rivale*, *Urtica dioica*, *Valeriana officinalis*, *Stellaria nemorum* и *Rumex obtusifolius*. Ярус напочвенных мхов почти не выражен, его покрытие не превышает 3–5%, обычно развита синузия эписильных мхов (ОПП от 3 до 5%) на пристволовых повышениях деревьев и упавших стволах; наиболее константны *Amblystegium serpens*, *Anomodon attenuates*, *Atrichum undulatum*, *Entodon schleicheri*, *Haplocladium microphyllum*, *Hypnum cupressiforme*, *Sciurohypnum populeum* и *Thuidium delicatulum*.

Проективное покрытие валежа (ольха черная 2-й стадии разложения) составляет 5–10%.

В этих лесах выявлено четыре вида дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidti* представлен двумя формами. Общая численность дождевых червей в почве — 32.3 ± 12.0 экз./м², биомасса — 8.6 ± 4.0 г/м². Среди подстилочных видов обнаружен *D. octaedra* (В_п — 33%). Доля подстилочных червей составляет 23% от общей численности и 17% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлена почвенно-подстилочная форма *D. schmidti* (В_п — 11%). Доля почвенно-подстилочной группы составляет 33% от общей численности и 19% от общей биомассы. Группу собственно почвенных видов составляют собственно почвенная форма *D. schmidti* (В_п — 78%), *A. jassyensis* (В_п — 25%) и *Octolasion lacteum* (Örley, 1885) — космополит, встречен в 7% почвенных проб. Доля собственно почвенных видов составляет 49% от общей численности и 64% от общей биомассы. Норные черви в черноольшаниках не обнаружены.

В валеже ольхи 2-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 6.2 ± 2.4 экз./м²,

биомасса — 2.1 ± 0.9 г/м². Валеж населяют подстилочный вид *D. octaedra* (В_в — 35%) и собственно почвенная форма *D. schmidti* (В_в — 15%).

Грабовые неморальноотравные леса распространены преимущественно на северных, северо-восточных и северо-западных склонах реки Уруп и ее притоков (реки Фирсиха, Теплая, Бульварка, Власенчиха и Бахмутка) на пологих и крутых склонах, диапазон высот от 800 до 1200 (1216) метров. Почвы маломощные и средние, бурые лесные, со следами плоскостного смыва, толщина подстилки — 2–3 см. На всех описанных площадках имеются следы выборочной рубки, следов и выпаса пожара не обнаружено. Сомкнутость крон древесного яруса — 70–80%. В ярусе древостоя доминирует *Carpinus betulus* (медиана обилия — 4 балла), в примеси обычны *Fagus orientalis* и *Fraxinus excelsior*, реже встречаются *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Pyrus caucasica* и *Ulmus glabra*.

Сомкнутость яруса подроста и подлеска варьирует от 20 до 40%. В подросте нередко доминирует *Fagus orientalis*, обычны *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra*. В подлеске нередко доминирует *Corylus avellana*, обычны *Euonymus europaea* и *Sambucus nigra*.

ОПП травяного яруса варьирует от 35 до 90(100)%. Наиболее константны — *Galium odoratum*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Acer campestre*, *Alliaria petiolate*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Hesperis matronalis*, *Impatiens noli-tangere*, *Myosotis amoena* и *Polygonatum orientale*.

Ярус напочвенных мхов отсутствует или же его покрытие не превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов обычно 5–8%. Наиболее константны — *Anomodon attenuatus*, *Atrichum undulatum*, *Entodon schleicheri*, *Leucodon sciuroides* и *Plagiomnium cuspidatum*, реже встречаются *Anomodon viticulosus*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, *Dicranum montanum*, *Dicranum tauricum*, *Orthotrichum pumilum*, *Porella* sp., *Pseudoleskeella nervosa* и *Pylaisia polyantha*.

Проективное покрытие валежа (граб 3-й стадии разложения) составляет 5–10%.

В грабовых неморальноотравных лесах выявлено четыре вида дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidti* представлен двумя формами. Общая численность дождевых червей в почве составляет 43.4 ± 13.4 экз./м², биомасса — 12.6 ± 4.1 г/м². Среди подстилочных видов обнаружен только *D. octaedra* (В_п — 50%). Доля подстилочных червей составляет 47% от общей численности и 26% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов обитает почвенно-подстилочная форма *D. schmidti* (В_п — 13%). Доля почвенно-подстилочных червей составляет 4% от общей численности и 10% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов представлена

собственно почвенной формой *D. schmidtii* ($B_n - 78\%$) и *A. jassyensis* ($B_n - 25\%$). Доля собственно почвенных видов составляет 49% от общей численности и 64% от общей биомассы. Норные черви не обнаружены.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 10.2 ± 4.4 экз./м², биомасса — 5.1 ± 1.1 г/м². Валеж граба населяют подстилочный вид *D. octaedra* ($B_B - 55\%$), собственно почвенные виды *D. schmidtii* ($B_B - 35\%$) и *A. jassyensis* ($B_B - 15\%$).

Грабово-буковые неморально-травные леса распространены преимущественно на северных, северо-восточных и северо-западных склонах долины реки Уруп и ее притоков (реки Власенчиха, Теплая и Бахмутка), представляют собой послерубочный сукцессионный ряд восстановления буковых лесов. Диапазон высот варьирует от 900 до (1294) 1300 метров. Почвы мощные и средние бурые лесные, с хорошо развитой подстилкой (до 5–8 см). Во всех обследованных сообществах отмечены следы выборочной рубки, следы пожара не выявлены. Сомкнутость крон яруса древостоя варьирует от 80 до 90%. В ярусе древостоя содоминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия — 4 балла) и *Carpinus betulus* (медиана обилия — 3 балла), в примеси обычны *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Fraxinus excelsior* и *Populus tremula*. Сомкнутость яруса подроста и подлеска широко варьирует от 20 до 50% (в местах выпадения старых деревьев *Carpinus betulus*). В подросте доминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия — 2 балла), обычны *Carpinus betulus* и *Acer platanoides*.

В травяном ярусе (ОПП варьирует от 40 до 70%) наиболее константны *Athyrium filix-femina*, *Rubus caucasicus*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Impatiens noli-tangere*, *Myosotis amoena*, *Paris incompleta*, *Polygonatum orientale*, *Polystichum braunii*, *Pulmonaria mollis*, *Solidago virgaurea*, *Carex sylvatica*, *Dentaria bulbifera*, *Galium aparine* и *Stellaria holostea*, мелкие экземпляры древесных видов *Carpinus betulus* и *Fraxinus excelsior*.

Ярус напочвенных мхов часто отсутствует или его покрытие не превышает 1%, довольно хорошо развит покров эпиксильных мхов (ОПП варьирует от 4 до 8%); разнообразен набор константных видов *Sciurohypnum populeum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*, *Anomodon rugelii*, *Anomodon viticulosus*, *Atrichum undulatum*, *Dicranum tauricum*, *Entodon schleicheri*, *Isoetecium alopecuroides*, *Leucodon sciuroides*, *Porella* sp., *Pseudoleskeella nervosa* и *Stereodon pallescens*.

Проективное покрытие валежа (граб 3-й стадии разложения) составляет 5–15%.

В грабово-буковых неморально-травных лесах выявлено пять видов дождевых червей. Общая численность дождевых червей в почве составляет

20.9 ± 9.8 экз./м², биомасса — 9.6 ± 6.7 г/м². Среди подстилочных видов в почве обнаружен только *D. octaedra* ($B_n - 20\%$). Доля подстилочных червей составляет 14% от общей численности и 3% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* встречается в 25% почвенных проб. Доля почвенно-подстилочных червей составляет 40% от общей численности и 31% от общей биомассы. Собственно почвенная форма *D. schmidtii* встречается во всех почвенных пробах ($B_n - 100\%$). Доля собственно почвенной группы составляет 46% от общей численности и 66% от общей биомассы. Норные черви не обнаружены.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 10.2 ± 4.4 экз./м², биомасса — 5.1 ± 1.1 г/м². Валеж граба населяют подстилочный *D. octaedra* ($B_B - 50\%$) и *Vimastus rubidus* (Eisen, 1874) ($B_B - 20\%$) — вид, не обнаруженный в почвенных пробах.

Буковые горноовсянничевые леса широко распространены по юго-западным и юго-восточным склонам верховьев долины реки Уруп и ее притоков (реки Бульварка, Фирсиха, Черемуховая и Власенчиха), представляют собой наиболее сохранившийся и доминирующий тип леса, не подверженный сплошным вырубкам. Диапазон варьирования высот от (1077) 1100 до (1297) 1300 метров. На большинстве описанных площадок следы рубок и пожаров отсутствуют. Почвы средние и маломощные, бурые лесные, без следов плоскостной эрозии, с хорошо развитой подстилкой до 8 см. Сомкнутость яруса древостоя варьирует от 80 до 95%. В ярусе древостоя доминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия — 5 баллов), в примеси в нижнем подъярусе обычен *Carpinus betulus*, редко в старых лесных окнах — *Cerasus avium*, *Quercus robur*, *Acer campestre* и *Alnus glutinosa*. Сомкнутость яруса подроста и подлеска варьирует от 10(15) до (35)40%. В подросте содоминируют *Fagus orientalis* и *Carpinus betulus*, обычен *Acer platanoides*, в подлеске иногда встречаются *Corylus avellana*, *Ribes biebersteinii* и *Sambucus nigra*.

ОПП травяного яруса варьирует от 35 до (90)100%. Доминирует *Festuca drymeja* (медиана обилия — 4 балла), наиболее константны — *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum braunii*, *Rubus caucasicus*, *Galium odoratum*, *Carex sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Dentaria bulbifera*, *Lamium album*, *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea* и *Paris incompleta*, реже встречаются *Impatiens noli-tangere*, *Luzula pilosa*, *Myosotis amoena*, *Polygonatum orientale* и *Viola alba*. Ярус напочвенных мхов почти не выражен, его покрытие не превышает 1–2%, обычно развита синюзия эпиксильных мхов (ОПП от 5 до 10%) на пристовольных повышениях деревьев и упавших стволах; наиболее константны *Anomodon viticulosus*, *Brachythecium rutabulum*, *Entodon schleicheri*, *Plagiomnium cuspidatum* и *Pterigynandrum filiforme*.

Проективное покрытие валежа (бук 3-й стадии разложения) составляет 5–10%.

В этих лесах выявлено четыре вида дождевых червей. Общая численность дождевых червей в почве составляет 14.8 ± 7.8 экз./м², биомасса – 4.6 ± 2.0 г/м². Среди подстилочных видов в почве обнаружены *D. octaedra* (В_п – 23%) и *D. attemsi* (В_п – 7%). Доля подстилочных видов составляет 47% от общей численности и 26% от общей биомассы. Почвенно-подстилочные виды не выявлены. Из группы собственно почвенных видов обнаружена только *D. schmidtii* (В_п – 88%). Доля собственно почвенных видов составляет 50% от общей численности и 59% от общей биомассы. Норный вид *D. nassonovi* встречен в 6% почвенных проб и составляет 3% от общей численности и 15% от общей биомассы.

В валеже бука 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 8.2 ± 2.1 экз./м², биомасса – 4.1 ± 1.5 г/м². Валеж населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (В_в – 25%) и *D. attemsi* (В_в – 10%).

Буковые крупнопоротниковые леса занимают преимущественно северные и северо-восточные склоны долины реки Уруп и ее притоков (реки Бульварка, Фирсиха и Власенчиха) на пологих и некрутых склонах. Диапазон высот варьирует от 1000 (1068) до 1400 (1417) метров. Почвы маломощные и средние бурые лесные, с хорошо развитой подстилкой (до 5–8 см). Во всех обследованных сообществах отмечены следы выборочной рубки, следы пожаров не выявлены. Сомкнутость крон яруса древостоя варьирует от 80 до 95%. В ярусе древостоя содоминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия – 5 баллов), в нижнем подъярусе обычен *Carpinus betulus*, иногда встречается *Quercus robur*. Сомкнутость крон яруса подроста и подлеска варьирует от 10 до 40%. В подросте константны *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *Fagus orientalis* и *Ulmus glabra*, в подлеске обычны *Sambucus nigra*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea* и *Ribes biebersteinii*.

ОПП травяного яруса варьирует от 20 до 90(100)%. В ярусе доминирует *Dryopteris filix-mas* (медиана обилия – 3 балла), константны *Athyrium filix-femina*, *Aruncus vulgaris*, *Rubus caucasicus*, *Galium odoratum*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Dentaria bulbifera*, *Fagus orientalis*, *Fragaria vesca*, *Geranium robertianum*, *Equisetum pratense*, *Impatiens noli-tangere*, *Myosotis amoena*, *Paris incompleta* и *Polygonatum orientale*. Ярус напочвенных мхов часто отсутствует или его покрытие не превышает 3%, довольно хорошо развит покров эпиксильных мхов (ОПП варьирует от 5 до 10%); разнообразен набор константных видов *Anomodon attenuatus*, *Pseudoleskeella nervosa*, реже встречаются *Anomodon viticulosus*, *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Brachythecium sp.*, *Dicarnum scoparium*, *Entodon schleicheri*, *Homalia*

trichomanoides, *Hypnum cupressiforme*, *Isoetecium alopecuroides*, *Leucodon sciurooides*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiomnium rostratum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Platygyrium repens*, *Pterigynandrum filiforme* и *Sciurohypnum populeum*.

Проективное покрытие валежа (бук 3-й стадии разложения) составляет 5–10%.

В этих лесах выявлено пять видов дождевых червей, общая численность которых в почве составляет 9.3 ± 5.8 экз./м², биомасса – 3.3 ± 1.0 г/м². Среди подстилочных видов в горизонте подстилки обнаружены *D. octaedra* (В_п – 10%) и *B. rubidus* (В_п – 3%). Доля подстилочных видов составляет 28% от общей численности и 6% от общей биомассы. Почвенно-подстилочные виды не обнаружены. Из группы собственно почвенных видов встречен только *D. schmidtii* (В_п – 70%). Доля собственно почвенных видов составляет 60% от общей численности и 52% от общей биомассы. Норный вид *D. nassonovi* встречен в 20% почвенных проб и составляет 12% от общей численности и 42% от общей биомассы.

В валеже бука 3-й стадии разложения, имеющегося в этих лесах, численность дождевых червей составляет 10.1 ± 3.8 экз./м², биомасса – 4.1 ± 1.5 г/м². Валеж населяют подстилочные виды *D. octaedra* (В_в – 30%) и *B. rubidus* (В_в – 10%), а также собственно почвенная форма *D. schmidtii* (В_в – 6%). Единично встречен норник *D. nassonovi*.

Буковые ежевичные леса занимают малонарушенные прирусловые надпойменные террасы в верховьях реки Уруп и ее притоков (реки Бульварка, Власенчиха и Фирсиха) на слабонарушенных пологих склонах. Диапазон высот варьирует от 1000 (1060) до (1354) 1360 метров. Почвы средние бурые лесные, с хорошо развитой подстилкой (до 7–8 см). На всех описанных площадках имеются следы выборочной рубки, следы пожара отсутствуют. Сомкнутость крон древесного полога – 90–95%. В ярусе древостоя доминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия – 5 баллов), в нижнем подъярусе обычны *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, иногда встречается *Alnus glutinosa*, *Cerasus avium* и *Fraxinus excelsior*. Сомкнутость яруса подроста и подлеска варьирует от 10 до 30%, в подросте доминирует *Fagus orientalis* (медиана обилия – 2 балла), константны *Acer campestre*, *Acer platanoides*, *Carpinus betulus* и *Pyrus caucasica*, в подлеске константны *Corylus avellana* и *Sambucus nigra*.

В травяном ярусе (ОПП варьирует от 10 до 60%), доминирует *Rubus caucasicus* (медиана обилия – 3 балла), наиболее константны *Dentaria bulbifera*, *Fagus orientalis*, *Paris incompleta*, *Polygonatum orientale*, *Lamium album*, *Polystichum braunii*, *Solidago virgaurea*, *Sambucus nigra*, *Festuca drymeja*, *Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum* и *Pachyphragma macrophyllum*. Ярус напочвенных мхов

часто отсутствует или его покрытие не превышает 1%, довольно хорошо развит покров эпиксильных мхов (ОПП варьирует от 3 до 8%); разнообразен набор константных видов *Anomodon attenuatus*, *Anomodon viticulosus*, *Atrichum undulatum*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides* и *Pseudoleskeella nervosa*.

Проективное покрытие валежа (бук 2-й стадии разложения) составляет 5–10%.

Население дождевых червей представлено четырьмя видами. Общая численность люмбрицид в почве составляет 19.1 ± 9.1 экз./м², биомасса – 7.2 ± 3.8 г/м². Подстилочная группа представлена одним видом – *D. octaedra* (V_n – 22%). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей в этом типе леса – 40%, биомасса – 22% от общей биомассы. Группу собственно почвенных видов составляют собственно почвенная форма *D. schmidtii* (V_n – 78%) и *Aporrectodea jassyensis* (V_n – 11%). Доля собственно почвенных видов – 60% от общей численности и 78% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная и норная группы не обнаружены.

В валеже бука 2-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 8.0 ± 3.2 экз./м², биомасса – 1.1 ± 1.4 г/м². Валеж населяют как подстилочные виды: *B. rubidus* (V_b – 5%, не обнаружен в почвенных пробах), *D. octaedra* (V_b – 15%), так и собственно почвенные: *D. schmidtii* (V_b – 5%) и *A. jassyensis* (V_b – 5%).

Видовое богатство и видовая насыщенность широколиственных лесов реки Уруп и ее притоков

Самые высокие значения флористического разнообразия (рис. 2) и видовой насыщенности (рис. 3) сосудистых растений широколиственных лесов долины реки Уруп отмечены в черноольшаниках крупнопоротниковых (117 видов) и грабовых неморальнотравных (116) типах леса. Оба типа леса занимают хорошо увлажненные участки рельефа: черноольховые крупнопоротниковые сообщества приурочены к прирусловым участкам поймы реки Уруп и ее притоков, а грабовые неморальнотравные – к северным экспозициям надпойменных террас. Почвы в обоих типах леса имеют хорошо развитый профиль, мощный гумусовый горизонт и быстро разлагаемую, богатую элементами питания лесную подстилку. Черноольховые крупнопоротниковые и грабовый неморальнотравный типы леса представляют собой начальную стадию послерубочной восстановительной сукцессии: первые формируются на вырубках букового крупнопоротникового типа леса, а вторые произрастают на вырубках буковых горноовсянничевых и буковых крупнопоротниковых лесов. В обоих типах леса ярус древостоя имеет низкую сомкнутость крон – 70–80%. Все вышеперечисленное создает

наиболее благоприятные условия для произрастания большого числа светолюбивых и влаголюбивых лугово-лесных и опушечных видов растений.

Самый низкий показатель флористического разнообразия (рис. 2) и видовой насыщенности (рис. 3) был отмечен для буковых типов леса: грабово-буковых неморальнотравных (81 вид), буковых крупнопоротниковых (83) и буковых ежевичных (84). Буковые типы леса в среднегорной и низкогорной частях долины реки Уруп и ее притоков представляют собой заключительную стадию демутационной сукцессии. Для буковых типов леса отмечена высокая сомкнутость крон в ярусе древостоя (80–95%) и низкое качество опада *Fagus orientalis*, что подавляет произрастание светолюбивых лугово-опушечных видов в травяном ярусе и ярусе подроста и подлеска. Исключение представляют буковые горноовсянничевые леса, они характеризуются более высоким показателем флористического разнообразия и видовой насыщенности, чем описанные выше типы буковых лесов, поскольку занимают хорошо освещенные южные экспозиции склонов.

Эколого-ценотическая структура широколиственных лесов реки Уруп и ее притоков

В эколого-ценотической структуре (рис. 4) широколиственных лесов долины реки Уруп и ее притоков основное флористическое ядро формируют неморальные, лугово-опушечные и бореальные виды, на их долю приходится от 70 до 80% флоры. Для буковых типов леса (грабово-буковые неморальнотравные, буковые горноовсянничевые, буковые крупнопоротниковые и буковые ежевичные) отмечена значительно более высокая доля бореальных видов (15–25%) по сравнению с другими типами леса (3–5%), в условиях сильного затенения травяного яруса в буковых лесах бореальные теневыносливые виды представлены большим числом видов. В этих типах леса, часто выступают содоминантами напочвенного покрова такие бореальные виды как *Athyrium filix-femina*, *Aruncus vulgaris*, *Equisetum pratense*, *Lamium album*, *Polystichum braunii*, *Solidago virgaurea* и др. Следует отметить, что только во флоре буковых типов были отмечены скальные виды растений, такие как *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polypodium vulgare*, *Sedum caucasicum* и *Sedum stoloniferum*.

Наибольшая доля лугово-опушечных видов (рис. 4) по сравнению с другими типами леса была отмечена в неморальных типах леса без доминирования или при полном отсутствии *Fagus orientalis* (дубравы неморальнотравные; осинники неморальнотравные; черноольшаники крупнопоротниковые и грабовые неморальнотравные), что обусловлено низкой сомкнутостью крон древостоя (70–80%) и хорошим освещением напочвенного

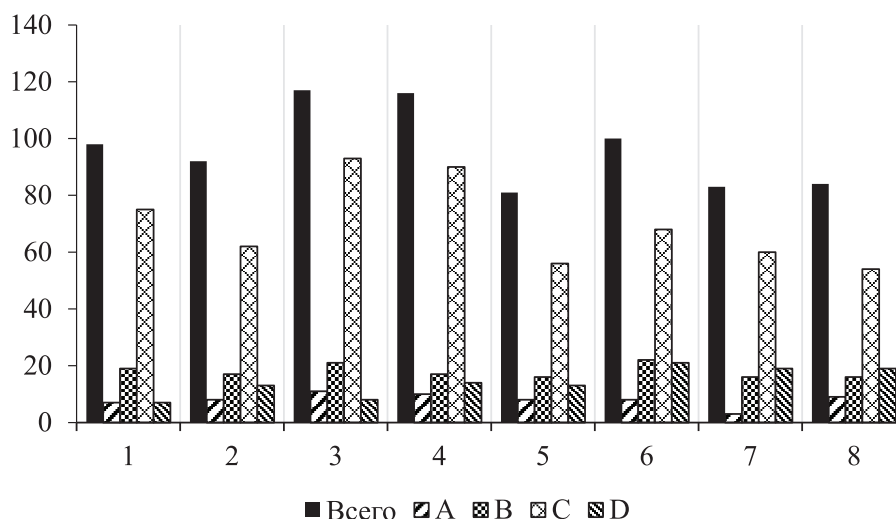


Рис. 2. Видовое богатство растительности широколиственных лесов реки Уруп. Примечание. По оси абсцисс — типы леса (1 — дубравы неморальнотравные; 2 — осинники неморальнотравные; 3 — черноольшаники крупнопоротниковые; 4 — грабовые неморальнотравные; 5 — грабово-буковые неморальнотравные; 6 — буковые горноовсянницевые; 7 — буковые крупнопоротниковые леса; 8 — буковые ежевичные); по оси ординат — число видов; Всего — общее число видов в типе леса; А — число видов в ярусе древостоя, В — подлеска и подроста, С — травяно-кустарничковом, D — мохово-лишайниковом.

покрова. Обычны такие лугово-опушечные виды как *Delphinium schmalhauseni*, *Epilobium montanum*, *Ficaria verna*, *Galium aparine*, *Glechoma hederacea*, *Stachys sylvatica*, *Prunella vulgaris*, *Lathyrus pratensis* и др.

Доля нитрофильных видов (рис. 4) значительно выше по сравнению с другими типами леса в осинниках неморальнотравных (до 15%) и черноольшаниках крупнопоротниковых (до 20%). Как известно, *Populus tremula* и *Alnus glutinosa* являются мощными азотфиксаторами, поэтому почвы под ними отличаются богатством азота и развитым гумусовым горизонтом, что создает благоприятные условия для развития нитрофильной флоры, обычны такие нитрофильные виды как *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Lysimachia vulgaris*, *Impatiens noli-tangere*, *Valeriana officinalis* и др. Кроме высокой доли нитрофильных видов, во флоре осинников неморальнотравных и черноольшаниках крупнопоротниковых по сравнению с другими типами леса значительно выше доля водно-болотных видов (от 10 до 15%, соответственно) (рис. 4). Данные типы леса занимают хорошо увлажненные прирусловые участки и надпойменные террасы долины реки Уруп и ее притоков, часто встречаются такие влаголюбивые виды как *Galeopsis tetrahit*, *Geum rivale*, *Luzula pilosa*, *Ranunculus repens*, *Tussilago farfara* и др.

DCA-ординация широколиственных лесов Уруп по сходству флористического состава и экологическим шкалам Э. Ландольта

На диаграмме DCA-ординации (рис. 5) приведены векторы экологических факторов по экологическим шкалам Э. Ландольта, длина и направление которых отражают степень корреляции факторов с осями, но не являются регрессионными прямыми в строгом смысле. Наибольший коэффициент корреляции Пирсона с первой осью DCA ($p < 0.005$) имеют показатели освещенности (0.89), богатства почвы азотом (0.83), увлажнения почвы (0.83), континентальности (0.68), теплообеспеченности (0.59) и кислотности/щелочности почвы (0.51), со второй осью значимая корреляция имеется у показателя гумусированности почвы (–0.50), с третьей осью значимой корреляции не отмечено.

Многомерная ординация по шкале Э. Ландольта (рис. 5) показала, что осинники неморальнотравные и черноольшаники крупнопоротниковые по флористическому составу приурочены к наиболее увлажненным гумусированным и богатым азотом почвам. По экологическим шкалам эти типы леса характеризуются значительным сходством.

Самые бедные и сухие почвы в долине реки Уруп и ее притоков (по результатам ординации по шкале Э. Ландольта) — дубовые неморальнотравные леса и бучины горноовсянницевые, эти леса приурочены к крутым и пологим южным экспозициям склонов, почвы под данными типами леса маломощные смытые и малогумусированные.

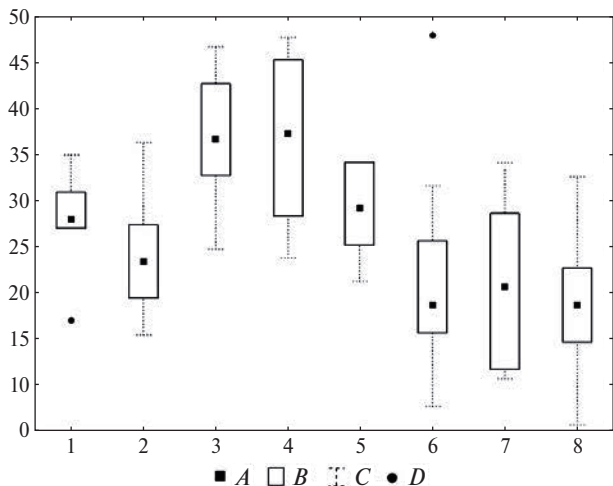


Рис. 3. Видовая насыщенность растительности широколиственных лесов реки Уруп. Примечание. По оси абсцисс – типы леса (1 – дубравы неморальнотравные; 2 – осинники неморальнотравные; 3 – черноольшаники крупнопоротниковые; 4 – грабовые неморальнотравные; 5 – грабово-буковые неморальнотравные; 6 – буковые горноовсянничевые; 7 – буковые крупнопоротниковые леса; 8 – буковые ежевичные); по оси ординат – число видов: *A* – медианы, *B* – диапазоны между квантилями, *C* – диапазоны между минимумом и максимумом, *D* – выбросы.

Бучины крупнопоротниковые и ежевичные имеют самый высокий показатель гумусированности почвы, что объясняется мощной подстилкой под данными типами по сравнению с другими типами леса.

Наибольшая доля светолюбивых и термофильных видов отмечена в дубравах неморальнотравных, осинниках неморальнотравных, черноольшаниках крупнопоротниковых и грабовых неморальнотравных типах леса, что обусловлено низкой сомкнутостью крон яруса древостоя (70–80%) по сравнению с бучинами (85–95%).

Биотопическая приуроченность морфо-экологических групп дождевых червей к типам леса

Всего в широколиственных лесах долины реки Уруп выявлено 8 видов дождевых червей сем. Lumbricidae, принадлежащих к четырем морфо-экологическим группам: подстилочным, почвенно-подстилочным, собственно почвенным, норным – и трем хорологическим группам: крымско-кавказским субэндемикам, средиземноморским видам и космополитам. Выявленное видовое разнообразие в широколиственных лесах более низкое, чем в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа (Рапопорт, Цепкова, 2015; Гераськина, Шевченко, 2021), в которых смешанный опад лиственных и хвойных видов создает благоприятные трофические и топические условия

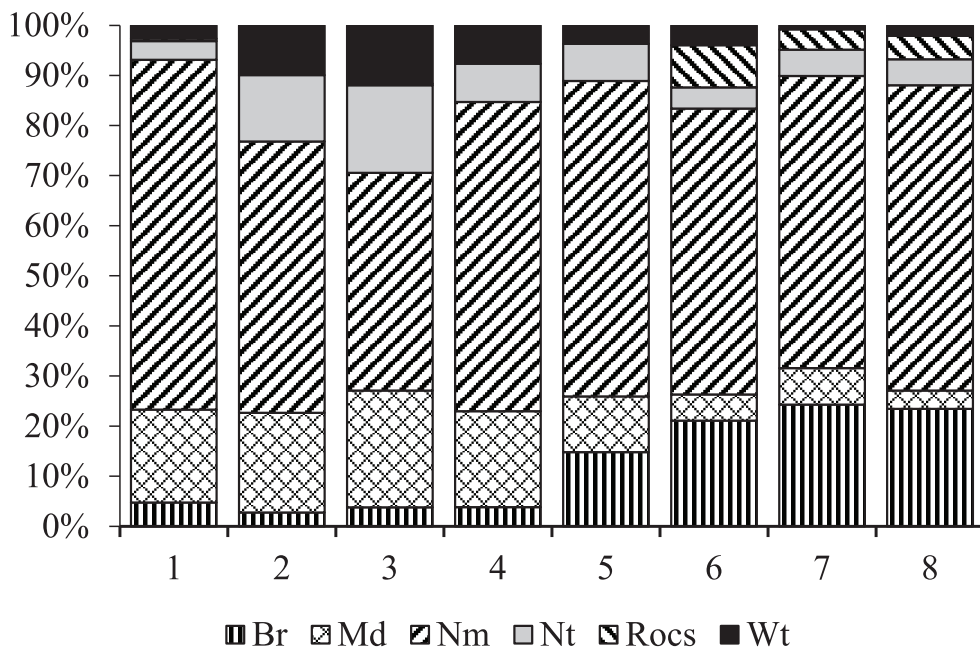


Рис. 4. Эколого-ценотическая структура широколиственных лесов реки Уруп. Примечание. По оси абсцисс – типы леса (1 – дубравы неморальнотравные; 2 – осинники неморальнотравные; 3 – черноольшаники крупнопоротниковые; 4 – грабовые неморальнотравные; 5 – грабово-буковые неморальнотравные; 6 – буковые горноовсянничевые; 7 – буковые крупнопоротниковые леса; 8 – буковые ежевичные); по оси ординат – доля видов в %: Br – бореальные виды, Md – лугово-опушечные, Nm – неморальные, Nt – нитрофильные, Rocs – скальные виды, Wt – околородные.

для большего числа видов дождевых червей (Шевченко, Гераськина, 2023).

Наибольшее разнообразие видов и групп дождевых червей, а также значения численности и биомассы выявлены в дубравах неморальнотравных. Кроме того, для люмбрикофауны этого типа леса рассчитан самый высокий индекс разнообразия Шеннона (табл. 1). Несмотря на то, что опад дуба относится к опад низкого качества (как трофический ресурс для почвенных сапрофагов (Кооч et al., 2017)) и дубравы неморальнотравные более сухие, чем, например, черноольшаники крупнопоротниковые, именно в этих лесах выявлены самые высокие количественные показатели, характеризующие население дождевых червей долины реки Уруп. Это может быть связано с разнообразием в ярусе подроста других лиственных видов: клена, граба, ясеня, легкоразлагаемый опад которых благоприятен для дождевых червей. Кроме того, в этих лесах разнообразие дождевых червей поддерживает валеж дуба, граба и березы, в котором обитают 4 из 7 видов люмбрицид, включая подстилочные и собственно почвенные виды.

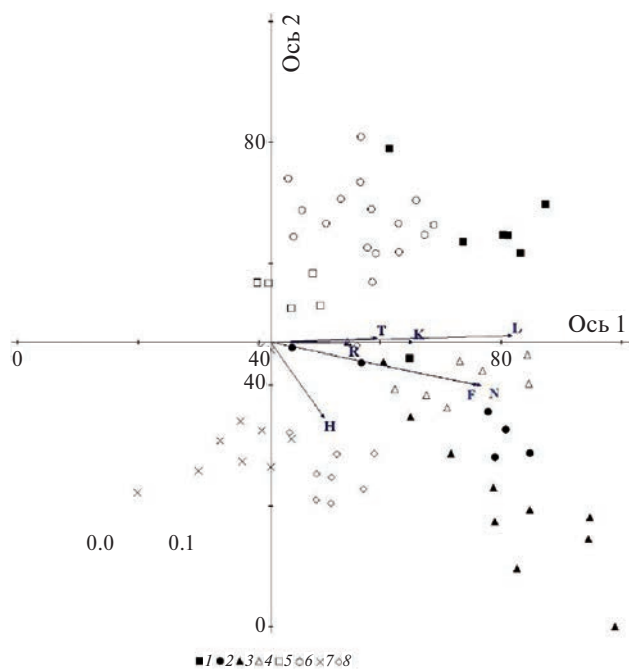


Рис. 5. DCA-ординация широколиственных лесов реки Уруп по сходству флористического состава и экологическим шкалам Э. Ландольта. Примечание. 1 – дубравы неморальнотравные; 2 – осинники неморальнотравные; 3 – черноольшаники крупнопоротниковые; 4 – грабовые неморальнотравные; 5 – грабово-буковые неморальнотравные; 6 – буковые горноовсянницевые; 7 – буковые крупнопоротниковые леса; 8 – буковые ежевичные.

Наименьшее разнообразие видов и групп люмбрицид выявлено в осинниках неморальнотравных. Поскольку опад осины также относится к трудноразлагаемому, и, кроме того, осинники представляют собой молодые послерубочные леса, в которых практически отсутствует валеж, эти факторы отрицательно сказываются на разнообразии люмбрицид.

Наименьшие значения численности и биомассы дождевых червей отмечены в буковых крупнопоротниковых лесах (табл. 1), однако разнообразие видов и групп в этих лесах выше, чем в большинстве изученных типов леса (кроме дубрав неморальнотравных). Более высокие (относительно других типов леса) показатели разнообразия, вероятно, связаны с позднесукцессионным статусом этих лесов, наличием валежа, а низкие значения численности и биомассы – с неблагоприятным в трофическом отношении качеством опада, преобладающего в этих лесах: опад бука и вайи папоротника *Dryopteris filix-mas*. Также и в черноольшанниках крупнопоротниковых в связи с доминированием в травяном покрове папоротников *Dryopteris filix-mas* и *Matteuccia struthiopteris* и отсутствием валежа поздних стадий разложения выявлены более низкие, чем ожидалось показатели разнообразия дождевых червей.

Самый низкий индекс доминирования Симпсона, а также более высокий относительно большинства обследованных типов леса индекс разнообразия Шеннона (табл. 1) выявлены в буковых горноовсянницевых лесах – доминирующем и наиболее сохранившемся типе леса, не подверженном сплошным рубкам, с присутствием валежа поздних стадий разложения и наличием лесных окон, которые за счет большего поступления осадков способствуют поддержанию разнообразия люмбрикофауны (Кооч, Haghverdi, 2014; Shevchenko et al., 2021).

Группа подстилочных дождевых червей приурочена в первую очередь к лесам с преобладанием граба (грабовые неморальнотравные леса), в этом типе леса численность и биомасса подстилочных видов значимо выше в сравнении с другими типами (табл. 1). Основным фактором, способствующим поддержанию высокой численности и биомассы червей, населяющих горизонт подстилки, в этих лесах можно считать легкоразлагаемый опад граба.

Среди подстилочных видов чаще встречается космополит *D. octaedra*, обитает как в подстилке, так и в валеже во всех типах леса. Космополит *B. rubidus* единично встречен только в трех типах леса: грабово-буковых неморальнотравных, буковых крупнопоротниковых и буковых ежевичных лесах, при этом зачастую только в валеже. Из-за отсутствия валежа хвойных видов деревьев, в которых *B. rubidus* чаще обитает (Шевченко,

Гераськина, 2023), вероятно, выявлена такая низкая встречаемость этого вида. В широколиственных лесах Центрального Кавказа также была отмечена низкая встречаемость «бореальных» подстилочных видов: *D. octaedra* отмечен только в грабовых лесах, *B. rubidus* отсутствовал (Рапопорт и др., 2017). Средиземноморский вид *D. attemsi* обитает в двух типах леса: дубравах неморальнотравных и буковых горноовсянницевых лесах — и чаще населяет валеж, чем подстилку, самые высокие значения численности этого вида выявлены в валеже дуба. Приуроченность данного вида к валежу дуба была отмечена и ранее на Северо-Западном Кавказе (Шевченко, Гераськина, 2023).

Группа почвенно-подстилочных видов населяет дубравы неморальнотравные, черноольшаники крупнопоротниковые, грабовые неморальнотравные и грабово-буковые неморальнотравные. Так же, как и подстилочные виды, почвенно-подстилочные приурочены к высокому качеству опада и умеренной влажности почвы. Во всех указанных типах леса обитает почвенно-подстилочная форма крымско-кавказского субэндемика *D. schmidtii*, в дубравах неморальнотравных, помимо *D. schmidtii*, большой вклад в биомассу вносит космополит *L. rubellus*. Наибольшая численность почвенно-подстилочных видов выявлена в хорошо увлажненных черноольховых лесах (табл. 1), в дубравах высокие значения численности почвенно-подстилочных червей могут быть связаны с опадом подроста: клена, граба, ясеня, а также присутствием в подлеске лещины — благоприятного трофического ресурса для этой группы червей (Гераськина, 2020).

Группа собственно почвенных видов населяет все обследованные типы леса, во всех лесах численность и биомасса червей этой группы превышает численность и биомассу других групп (табл. 1). Качество опада, влажность почвы, а также присутствие валежа в меньшей степени имеют значение для поддержания разнообразия собственно почвенных видов дождевых червей, чем для подстилочных и почвенно-подстилочных. Лишь в небольшом числе проб в валеже встречены собственно почвенные виды. Среди группы собственно почвенных червей во всех типах исследуемых лесов наибольший вклад в биомассу вносит крымско-кавказский субэндемик *D. schmidtii*. Средиземноморский *A. jassyensis* встречен значительно реже: в дубравах неморальнотравных, грабовых неморальнотравных и буковых ежевичных лесах. Космополит *O. lacteum* — индикатор переувлажненных почв (Всеволодова-Перель, 1997; Ермолов, 2020) — обнаружен только в черноольшаниках крупнопоротниковых.

Норная группа представлена только крымско-кавказским субэндемиком *D. nassonovi*, который встречен в четырех типах леса: дубравах

и осинниках неморальнотравных, буковых горноовсянницевых и крупнопоротниковых лесах. Наибольшая численность и биомасса норных червей отмечена в осинниках неморальнотравных (табл. 1), приуроченных к наиболее увлажненным, гумусированным и богатым азотом почвам (рис. 5). Известно, что норник *D. nassonovi* обитает в лесах, которые характеризуются богатыми и хорошо дренированными почвами (Рапопорт, Цепкова, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для широколиственных лесов долины реки Уруп и ее притоков по эколого-фитоценотической классификации выделено 8 типов леса: дубравы неморальнотравные, осинники неморальнотравные, черноольшаники крупнопоротниковые, грабовые неморальнотравные, грабово-буковые неморальнотравные, буковые горноовсянницевые, буковые крупнопоротниковые леса и буковые ежевичные.

Флористическое разнообразие широколиственных лесов реки Уруп и ее притоков насчитывает 198 видов, из них — 156 видов сосудистых растений и 42 вида мхов. Наибольшее флористическое разнообразие отмечено для черноольшаников крупнопоротниковых (117 видов) и грабовых неморальнотравных (116) типов леса. Флористическое разнообразие широколиственных лесов реки Уруп и ее притоков зависит от увлажненности почвы, экспозиции склонов и сомкнутости крон яруса древостоя. Установлено, что видовая насыщенность широколиственных типов леса полностью соответствует общему флористическому разнообразию.

Эколого-ценотическое ядро флоры широколиственных типов леса представлено неморальными, лугово-опушечными и бореальными видами растений. Эколого-ценотическая структура флоры долины реки Уруп зависит от положения относительно русла реки и доли *Fagus orientalis* в древостое. В прирусловых участках долины выше доля нитрофильных и околородных видов по сравнению с типами леса, расположенными выше по склону. С увеличением доли *Fagus orientalis* увеличивается доля бореальных видов, появляются скальные виды, уменьшается доля лугово-опушечных видов.

В широколиственных лесах долины реки Уруп и ее притоков выявлено 8 видов дождевых червей, принадлежащих к четырем морфо-экологическим и трем хорологическим группам. Во всех типах леса по численности и биомассе преобладают собственно почвенные виды. Наибольший вклад в биомассу вносит крымско-кавказский субэндемик *D. schmidtii*. Подстилочные, почвенно-подстилочные и норные виды часто малочисленны, за исключением грабовых неморальнотравных лесов. Из группы подстилочных видов космополит

D. octaedra встречен повсеместно; космополит *B. rubidus* и средиземноморский вид *D. attemsi* обитают преимущественно в валеже. Космополиты из групп почвенно-подстилочных червей (*L. rubellus*) и собственно почвенных (*O. lacteum*) населяют только прирусловые участки долины. С продвижением вверх по склону усиливается роль крымско-кавказских субэндемиков (*D. schmidti* и *D. nassonovi*).

Разнообразие дождевых червей в широколиственных лесах поддерживается высоким качеством опада (леса с участием граба; дубовые леса с подростом клена, граба, ясеня, подлеском из лещины; неморальнотравные сообщества) и наличием валежа разных видов деревьев, присутствие которого частично компенсирует условия сухих местообитаний, например, в дубравах неморальнотравных и буковых горноовсянницевых лесах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар, 1961. 467 с.
- Белик В.П. Летняя орнитофауна предгорных районов Северного Кавказа в междуречье Лабы и Кубани // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1799. С. 3333–3407.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Гвоздецкий Н.А. Кавказ. Очерк природы. М.: Географгиз, 1963. 264 с.
- Гераськина А.П. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. №. 2. С. 1–20.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3–16.
- Динник Н.Я. Горы и ущелья Кубанской области // Записки Кавказского отделения ИРГО. 1884. Т. XIII. Вып. 1. С. 307–363.
- Дышеков М.М. Ландшафты Карачаево-Черкесии в условиях современных изменений климата: дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.23. Ставрополь, 2008. 145 с.
- Ермолов С.А. Сообщества дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. №. 2. С. 1–24.
- Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б. Определитель типов леса Европейской России [Электронный ресурс]. URL: www.cepl.rssi.ru/bio/forest/ (дата обращения: 27.02.2023).
- Зернов А.С., Онинченко В.Г. Сосудистые растения Карачаево-Черкесской Республики. М.: Макс Пресс, 2011. 237 с.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Заугольновой Л.Б., Браславской Т.Ю. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
- Методы почвенно-зоологических исследований / Под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1975.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Заугольновой Л.Б. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Рапопорт И.Б., Зенкова И.В., Ценкова Н.Л. Население дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) бассейна реки Карасу (Центральный Кавказ) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 2. С. 172–183.
- Рапопорт И.Б., Ценкова Н.Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 33–39.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоценологические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: Научный и учебно-методический центр, 2002. С. 145–194.
- Спирин В.А., Широков А.И. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. № 3. С. 25–31.
- Справочник лесотаксационных нормативов для Северного Кавказа (утв. приказом Рослесхоза № 10 от 19.01.1995). М., 1995. 90 с.
- Хе В.Х. К истории природоохранных мероприятий по сохранению и восстановлению численности редких видов млекопитающих Кавказа // Фундаментальные исследования. 2010. № 10. С. 25–33.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Шевченко Н.Е., Браславская Т.Ю. Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. I. Порядок *Carpinetalia betuli* P. Fokere 1968 // Растительность России. 2021. № 42. С. 118–145.
- Шевченко Н.Е., Гераськина А.П. Видовое и структурное разнообразие хвойно-широколиственных лесов бассейна реки Пшехи на Северо-Западном Кавказе // Лесоведение. 2023. № 6. С. 637–654.

- Шеховцов С.В., Рапопорт И.Б., Полубоярова Т.В., Гераськина А.П., Голованова Е.В., Пельтек С.Е. Морфотипы и генетическая изменчивость *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. Т. 24. № 1. С. 48–54.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Matatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. The checklist of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. V. 15. P. 1–130.
- Kooch Y., Haghverdi K. Earthworms-good indicators for forest disturbance // *Journal of BioScience and Biotechnology*. 2014. V. 3. № 2. P. 155–162.
- Kooch Y., Samadzadeh B., Hosseini S.M. The effects of broad-leaved tree species on litter quality and soil properties in a plain forest stand // *Catena*. 2017. V. 150. P. 223–229.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schwein-gruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgemuth T. Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern: Haupt-Verlag, 2010. 376 p.
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.10. MjM Software. 2006. Glenden Beach, Oregon.
- Peet R.K., Roberts D.W. Classification of natural and semi-natural vegetation // *Vegetation Ecology*. Second edition. New York: Oxford university Press, 2013. P. 28–70.
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E. The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus // *Ecological Questions*. 2021. V. 32. № 2. P. 93–110.

Species and Structural Diversity of Vegetation and Earthworms Complexes in Broadleaf Forests of the Urup River Valley in the North-Eastern Caucasus

N. E. Shevchenko¹, A. P. Geraskina¹, *

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS,
Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russian Federation

*E-mail: angersgma@gmail.com

Broadleaf forests of the Urup river valley and its tributaries occupy more than 10% of the forested area of the Northwest Caucasus and represent one of the largest broadleaf forest areas in the region. The objective of this work is to assess the species and structural diversity of vegetation, as well as complexes of saprophagous invertebrates, namely earthworms, in the broadleaf forests of the Urup river valley and its tributaries. Field studies were conducted from June to August in 2017–2018. To assess the species and structural diversity of vegetation, 74 geobotanical descriptions were made taking into account the forest layer structure, and an analysis of the ecosystemic structure of the flora was carried out. In all forest types, quantitative assessment of earthworms was carried out by manual excavation of soil samples and deadwood dismantling. Based on the results of the study, 8 forest types were identified and described: nemoral-grass oak forests, nemoral-grass aspen forests, large-fern black alder forests, nemoral-grass hornbeam forests, nemoral-grass hornbeam-beech forests, mountain fescue beech forests, large-fern beech forests and blackberry beech forests. The flora of the Urup river forests includes 198 species, including 156 vascular plant species and 42 moss species. The floristic diversity of the broadleaf forests of the Urup River and its tributaries depends on soil moisture, slope exposure and crown density of the tree stand layer. The ecosystemic structure of the Urup river valley flora depends on its position relative to the river bed and the proportion of *Fagus orientalis* in the stand. The proportion of nitrophilous and near-water species is higher in the riverbed areas of the valley compared to the forest types located higher up the slope. With the increase in the share of *Fagus orientalis*, the share of boreal species increases and rupicolous species make their appearance, while the share of meadow species decreases. In the selected forest types, 8 species of earthworms of the family Lumbricidae were identified, belonging to four morpho-ecological and three chorological groups. Endogeic earthworms are found everywhere, which make up at least 50% of the total biomass of Lumbricidae. The greatest contribution to the biomass is made by the Crimean-Caucasian sub-endemic *D. schmidti*. The diversity of earthworms in broad-leaved forests is maintained by the high quality of easily decomposable litter (both due to the

composition of the stand and the undergrowth, as well as the ground cover) together with the presence of fallen deciduous trees. The latter's presence partially compensates for the conditions of dry habitats, for example, in nemoral-grass oak groves and beech mountain fescue forests. The presence of deadwood primarily contributes to the preservation of epigeic species of Lumbricidae.

Keywords: forest types, floristic and structural diversity, mountain forests, earthworms, Lumbricidae, deadwood.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the State contract with the CEPF RAS "Biodiversity and ecosystem functions of the forests" (No. 124013000750-1).

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnodarskomu krayu* (Agroclimatic guide to the Krasnodar Territory), Krasnodar 1961, 466 p.
- Belik V.P., Letnyaya ornitofauna predgornyykh rayonov Severnogo Kavkaza v mezhdurech'ye Laby i Kubani (Summer avifauna in the foothill areas of the North Caucasus between the Laba and Kuban rivers), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2019, Vol. 28, No. 1799, pp. 3333–3407.
- Cherepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Dinnik N.Y., Gory i ushchel'ya Kubanskoj oblasti (Mountains and gorges of the Kuban region), *Zapiski Kavkazskogo otdeleniya IRGO*, 1884, Vol. XIII, No. 1, pp. 307–363.
- Dyshekov M.M., *Landshafty Karachaevo-Cherkessii v usloviyakh sovremennykh izmenenii klimata: diss. kand. geogr. nauk* (Landscapes of Karachay-Cherkessia in the context of modern climate change. Candidate's geogr. sci. thesis), Stavropol, 2008, 145 p.
- Ermolov S.A., Soobshchestva dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) khvoynykh i melkolistvennykh lesov lesostepnogo Priob'ya (Earthworm communities (Oligochaeta, Lumbricidae) of pine forests and small foliage forests in the forest-steppe Ob region), *Voprosy lesnoj nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1–24.
- Geras'kina A.P., Shevchenko N.E., Otsenka priurochennosti morfo-ekologicheskikh grupp dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) k osnovnym tipam lesa basseina reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Assessment of the restrictions of morpho-ecological groups of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to the basic types of forest in the basin of Big Laba River, Northwestern Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 100, No. 1, pp. 3–16.
- Geras'kina A.P., Vliyanie dozhdevykh chervei raznykh morfo-ekologicheskikh grupp na akumulyatsiyu ugleroda v lesnykh pochvakh (Impact of earthworms of different morpho-ecological groups on carbon accumulation in forest soils), *Voprosy lesnoj nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1–20.
- Gvozdetskii N.A., *Kavkaz. Ocherk prirody* (Caucasus: a sketch of environment), Moscow: Geografiz, 1963, 262 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I., The checklist of mosses of East Europe and North Asia, *Arctoa*. 2006, Vol. 15, pp. 1–130.
- Khe V.K., K istorii prirodookhrannykh meropriyatii po sokhraneniyu i vosstanovleniyu chislennosti redkikh vidov mlekopitayushchikh Kavkaza (To history of nature protection actions for preservation and restoration of number of rare species of mammals of Caucasus), *Fundamental'nye issledovaniya*, 2010, No. 10, pp. 25–33.
- Kooch Y., Haghverdi K., Earthworms-good indicators for forest disturbance, *Journal of BioScience and Biotechnology*, 2014, Vol. 3, No. 2, pp. 155–162.
- Kooch Y., Samadzadeh B., Hosseini S.M., The effects of broad-leaved tree species on litter quality and soil properties in a plain forest stand, *Catena*, 2017, Vol. 150, pp. 223–229.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmli W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgemuth T., *Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*, Bern: Haupt-Verlag, 2010, 376 p.
- McCune B., Mefford M.J., *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 5.10. MjM Software. 2006. Glendon Beach, Oregon.
- Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki* (Methodical approaches to environmental assessment of forest cover in a small

- catchment), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 383 p.
- Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil-zoological research), Moscow: Nauka, 1975, 304 p.
- Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii* (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia), Moscow: Nauchnyi mir, 2000, 186 p.
- Peet R.K., Roberts D.W., Classification of natural and semi-natural vegetation, *Vegetation Ecology*, New York: Oxford university Press, 2013, pp. 28–70.
- Rapoport I., Tsepkova N., Struktura naseleniya i topicheskie preferendy dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v pochvakh etalonnnykh lesnykh formatsii basseinov rek Teberda i Bol'shoi Zelenchuk (Teberdinskii zapovednik, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda Nature Reserve, North-western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No. 6-1, pp. 33–39.
- Rapoport I.B., Zenkova I.V., Tsepkova N.L., Earthworm (*Oligochaeta, Lumbricidae*) populations of the Karasu River basin (Central Caucasus), *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 8, pp. 941–951.
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Shekhovtsov S.V., Rapoport I.B., Poluboyarova T.V., Geras'kina A.P., Golovanova E.V., Pel'tek S.E., Morfotipy i geneticheskaya izmenchivost' *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida) (Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida)), *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2020, Vol. 24, No. 1, pp. 48–54.
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E., The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus, *Ecological Questions*, 2021, Vol. 32, No. 2, pp. 93–110.
- Shevchenko N.E., Braslavskaya T.Y., Shirokolistvennyye lesa Severo-Zapadnogo Kavkaza. I. Poryadok Carpinetalia betuli P. Fukerek 1968 (Broad-leaved forests in the north-Western Caucasus. I. Order Carpinetalia betuli P. fukerek 1968), *Rastitel'nost' Rossii*, 2021, No. 42, pp. 118–145.
- Shevchenko N.E., Geras'kina A.P., Vidovoe i strukturnoe raznoobrazie khvoino-shirokolistvennykh lesov basseina reki Pshekhi na Severo-Zapadnom Kavkaze (Species and structural diversity of coniferous-broadleaved mixed forests of the Pshekha River, North-Western Caucasus), *Lesovedenie.*, 2023, No. 6, pp. 637–654.
- Smirnova O.V., Zaigol'nova L.B., Khanina L.G., Bobrovskii M.V., Toropova N.A., Populyatsionnye i fitotsenoticheskie metody analiza bioraznoobraziya rastitel'nogo pokrova (Population and fitocoenotic methods of estimation of biodiversity of plant cover), In: *Sokhranenie i vosstanovlenie bioraznoobraziya* (Conservation and reclamation of biodiversity), Moscow: Izd-vo NUMTs, 2002, pp. 145–194.
- Spirin V.A., Shirokov A.I., Osobennosti gumifikatsii valezha v nenarushennykh pikhtovo-elovykh lesakh Nizhegorodskoi oblasti (The features of the wood-decay in the virgin abies-fir forests from Nizhny Novgorod Region), *Mikologiya i fitopatologiya*, 2002, Vol. 36, No. 3, pp. 25–31.
- Spravochnik lesotaksatsionnykh normativov dlya Severnogo Kavkaza* (Handbook of forest taxation standards for the North Caucasus), January 19, 1995, Moscow, 90 p.
- Vsevolodova-Perel' T.S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Zaigolnova L.B., Martynenko V.B., *Opredelitel' tipov lesa Evropejskoj Rossii* (Determinant of forest types in European Russia), www.cepl.rssi.ru/bio/forest/index.htm (February 27, 2023).
- Zernov A.S., Onipchenko V.G., *Sosudistye rasteniya Karachaevo-Cherkesskoj Respubliki* (Vascular plants of the Karachay-Cherkess Republic), Moscow: Maks Press, 2011, 237 p.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРЕННЫХ ПРИТУНДРОВЫХ ЕЛЬНИКОВ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ПЕЧОРЫ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ¹

© 2024 г. А. В. Манов^{а, *}, И. Н. Кутявин^а

^аИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

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

Поступила в редакцию 10.06.2024 г.

После доработки 14.08.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

В работе представлены результаты комплексного исследования структурной организации коренных притундровых ельников бассейна реки Печоры на северо-западе Республики Коми. Проанализированы основные компоненты структуры еловых фитоценозов, включая размерную, возрастную и пространственные характеристики древостоев и подроста. Установлено, что древостои притундровых ельников характеризуются высокой степенью изменчивости таксационных показателей деревьев. Коэффициенты вариации диаметров и высот стволов достигают 55 и 40% соответственно даже в пределах одной породы – ели сибирской. Анализ возрастной структуры древостоев выявил два типа: относительно разновозрастные с преобладанием поколений восходящего ряда и абсолютно разновозрастные с групповым смешением деревьев разного возраста. Последние соответствуют климаксовым фитоценозам с непрерывным самовоспроизводством. Оценка пространственной структуры с использованием методов точечного процесса показала, что деревья в древостоях распределены преимущественно случайно, без выраженной агрегированности. Однако подрост образует скопления, особенно за счет порослевого возобновления березы. В вертикальной структуре полога притундровых ельников наблюдаются как «диффузные» типы строения (деревья разнятся по высоте, но схожи по протяженности кроны), так и «регулярные понизу» типы (деревья разнятся по высоте, но основания их крон находятся на одном уровне). Полученные данные вносят вклад в понимание механизмов функционирования малонарушенных лесных сообществ Крайнего Севера в условиях меняющегося климата.

Ключевые слова: притундровые ельники, коренные леса, структура древостоев, структура подроста, размерная структура, возрастная структура, пространственная структура, бассейн реки Печоры.

DOI: 10.31857/S0024114824050036 EDN: OXHUOW

Большинство исследований лесных экосистем начинается с анализа структуры фитоценозов, так как она является одним из ключевых показателей, отражающих развитие растительного сообщества. Понятие «структура» включает в себя состав подчиненных элементов и систем (размерная,

возрастная структура), их пространственное размещение (пространственная структура) и различные взаимоотношения между ними (функциональная структура), все это в динамике изменений как в пространстве, так и во времени (Мазинг, 1973; Корчагин, 1976; Цветков, 2004).

Бассейн реки Печоры в континентальной Европе является уникальным благодаря обширной переходной зоне от тайги к тундре. Притундровая зона Печорского бассейна простирается на полосе шириной от 90 до 250 км. Здесь сохранились уникальные участки спонтанной темнохвойной тайги с особой типологической и

¹Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России». № гос. регистрации 122040100031-8. (2022–2024).

популяционно-генетической структурой, находящиеся в динамическом равновесии на протяжении длительного времени.

Площадь лесопокрываемых земель лесотундровой (притундровой) зоны Республики Коми на начало 2021 г. составила 6.1 млн га, из которых 82% занимают спелые и перестойные насаждения. Материалами анализа лесного фонда послужили сводки из государственного лесного реестра пяти лесничеств лесничеств и национального парка «Югыд ва».

Современная структура древостоев и пространственное распределение лесов в притундровой зоне Печорского региона в основном определяется климатом и почвенными условиями. Крупные пожары в бассейне реки Печоры, покрытом преимущественно еловыми лесами, сравнительно редки. Также отсутствуют значительные случаи гибели деревьев от болезней и вредителей. Воздействие северных оленей на леса региона невелико и характерно для лишайниковых боров, а летние пастбища расположены в тундре. Значительные площади этих лесов остаются малонарушенными, антропогенная нагрузка в основном сосредоточена вокруг населенных пунктов и месторождений полезных ископаемых в центральной и восточной частях региона.

Из-за суровых почвенно-климатических условий леса в этом регионе характеризуются ограниченным видовым разнообразием древесной растительности. Доминирующее положение занимает ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), формирующая обширные массивы монодоминантных лесов и редколесий в высоких широтах европейского Северо-Востока (Коренные...2006).

Цель работы – оценка размерной, возрастной и пространственной структуры древостоев и подроста, а также взаимосвязей в размещении древесных растений в коренных ельниках на подзолистых и болотно-подзолистых почвах в условиях притундровой зоны.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследования расположен в бассейне нижнего течения реки Печоры на северо-западе Республики Коми (65.92° N, 52.56° E), где отмечается низкая промышленная активность, что сказывается на минимальной антропогенной нагрузке на леса. В качестве объектов исследования были выбраны ельники разных типов леса, почв и увлажнения, занимающие плоские участки рельефа местности. Они формируют древостои V–V6 класса бонитета, смешанные по составу и сложные по строению.

Согласно руководству (Чертовской и др., 1977), деревья с диаметром ствола ≥ 6 см на высоте 1.3 м относили к древостою, а остальные древесные

растения высотой ≥ 0.25 м, способные в будущем образовать древостой, считали подростом. Древостои изучаемых ельников состоят из ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с разным соотношением сопутствующих пород: лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.). Под пологом древостоев формируется подрост разной высоты, состоит из тех же пород, что и древостой. Однако в составе подроста отсутствует лиственница. Ее возобновление возможно только после сильных пожаров, которые обеспечивают минерализацию почвы (Семенов и др., 1998; Ярославцев, 2012). Подлесок редкий, в нем встречается можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.), шиповник (*Rosa* sp.), рябина обыкновенная кустовой формы (*Sorbus aucuparia* L.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), ивы (*Salix* sp.) и береза карликовая (*Betula nana* L.). Выделяется травяно-кустарничковый ярус, где господствуют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), морошка (*Rubus chamaemorus* L.) и голубика (*Vaccinium uliginosum* L.). Моховой покров хорошо развит, преобладают сфагнум (*Sphagnum* sp.), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.) и политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.). Изучаемые растительные сообщества формируются на типичных для притундровой зоны подзолистых и болотно-подзолистых почвах с выраженными процессами оглеения, а также на торфяных почвах с мощностью оторфованного органогенного горизонта 50–60 см (Коренные..., 2006). Они, естественные по происхождению, представляют собой коренные лесные фитоценозы, развивающиеся в соответствии с законами природы без вмешательства человека. Краткая характеристика древостоев и подроста представлена в табл. 1.

В исследуемом районе в 2004–2006 гг. было заложено 12 пробных площадей в ельниках, из которых 5 являются постоянными. На этих постоянных пробных площадях (ППП) в 2022 г. проведена повторная таксация с учетом горизонтального и вертикального строения древесного полога. Сбор полевого материала на ППП проводили согласно практическим руководствам (Чертовской и др., 1977, Методы..., 2002). ППП имели прямоугольную форму и площадь 0.12 га. Тип леса определяли в соответствии с унифицированной классификацией типов таежных лесов В.Н. Сукачева, приведенной Г.С. Войновым для равнинной части северо-восточного лесотаксационного района (Лесотаксационный..., 2012). На каждой ППП проведен сплошной пересчет всех деревьев и подростов по породе, диаметру (кроме подростов), высоте и состоянию. Одновременно с измерением высоты деревьев измеряли протяженность их кроны как

Таблица 1. Характеристика опытных участков в ельниках

Тип леса (№ ППП)	Древостой					Подрост	
	состав	амплитуда возраста (средний возраст), лет	густота, шт. га ⁻¹	сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹	состав	густота, шт. га ⁻¹
Травяно-зеленомошный (ППП 6)	7ЕЗБ	95–252 (164)	1450	40.1	320	10Е	217
Сфагновый (ППП 7)	7ЕЗС ед.Б	32–277 (158)	783	5.8	22	6Е4С ед.Б	3317
Морошково-сфагновый (ППП 8)	7ЕЗБ	78–278 (166)	1108	13.2	67	5Е5Б ед.С	900
Зеленомошный (ППП 10)	5Е5Лц ед.Б	48–322 (141)	933	22.4	174	7БЗЕ+С	1100
Кустарничково-зеленомошный (ППП 12)	9Е1Б	59–229 (167)	1250	14.6	81	5Е5Б	1672

разницу между высотой ствола и высотой первой живой ветви. Возраст деревьев определяли путем подсчета годичных слоев по кернам, отобранным возрастным буром у основания ствола у 20–30% всех пород в границах ППП. Расположение древесных растений на площади определяли при помощи прибора для инвентаризации леса Postex Laser (Haglöf Sweden) в прямоугольных координатах (X, Y) с точностью 0.01 м.

Степень дифференциации растительных сообществ была изучена с учетом изменчивости диаметров, высоты деревьев, протяженности их крон, а также высоты подроста. Для этого использованы основные статистические показатели описательной статистики, такие как коэффициент вариации (CV), асимметрия (A) и эксцесс (E). Используя метод одиночной связи в кластерном анализе с применением пакета pvclust (Suzuki, Shimodaira, 2006) в программной среде R, проводили оценку сходства и различия строения древостоев по диаметру ствола и подроста по высоте.

Возрастная структура древостоев в еловых фитоценозах была оценена с использованием числовых и объемных показателей, распределенных по 20-летним градам возрастa. Тип возрастной структуры древостоев классифицировали по С.А. Дыренкову (1984). Автор предлагает разделять абсолютно и условно одновозрастные древостои, абсолютно разновозрастные с равномерным и групповым смещением деревьев, представляющим различные поколения, относительно разновозрастные древостои с преобладанием поколений восходящего и нисходящего ряда, а также относительно разновозрастные с разрывом поколений.

Для оценки пространственной структуры древесного яруса анализировали горизонтальную и вертикальную структуру сообществ. Статистическую обработку пространственных данных проводили с использованием статистического пакета spatstat (Baddeley, Turner, 2005) в программной среде вычислений R (R Core Team ..., 2022). Анализ горизонтальной структуры основывался на степени равномерности размещения деревьев на плоскости (двумерное пространство), которое рассматривается как точечный процесс, где «точки» представляют собой положения оснований стволов деревьев относительно координат X, Y (Gavrikov et al., 1993). Дополнительная информация о размерах, видах и других характеристиках растений описывается маркированным точечным процессом. Однородный процесс Пуассона служит простой математической моделью пространственных точечных процессов, где «точки» располагаются случайным образом. Классический анализ точечных процессов основан на проверке нулевой гипотезы о полной пространственной случайности (ППС) (Stoyan, Penttinen, 2000).

Для выявления пространственных зависимостей использовали простую и легко интерпретируемую парную корреляционную функцию $g(r)$, которая отражает свойства второго порядка точечных процессов (Gavrikov, Stoyan, 1995). Функция $g(r)$ основана на подсчете пар точек, расстояние (r) между которыми не превышает определенное значение. Для проверки гипотезы о ППС использовали метод Монте-Карло. Он заключается в оценке значимости различий между эмпирическим значением $\hat{g}(r)$ -функции и теоретическим $g(r)$. Доверительные интервалы (95% и 5%) для

принятия гипотезы о ППС были рассчитаны на основе 999 генераций однородного процесса Пуассона (Wiegand, Moloney, 2004). Большое количество генераций позволяет снизить вероятность ошибки первого рода (Grabarnik et al., 2011). Точечный процесс определяли как агрегированный, случайный или регулярный в зависимости от того, было ли значение $\hat{g}(r)$ выше, равно или ниже доверительных интервалов.

Для анализа пространственных отношений между древесными растениями использовали кросс-корреляционную функцию $g_{ij}(r)$, которая, как и парная корреляционная функция, зависит от расстояния (r) между «точками». Ее значения позволяют проверить гипотезу о независимости или случайности маркирования точечных процессов (Stoyan, Penttinen, 2000). Методы оценки функции $g_{ij}(r)$ аналогичны методам оценки функции $g(r)$.

Исследование вертикальной структуры древостоев проводили по методике В.В. Плотникова (1979). Автор предложил способ обработки данных пробных площадей, при котором измеряли высоту деревьев и длину их крон, что связано с вертикальной дифференциацией сообществ. Суть метода в том, что, если пересечь вертикальный профиль древостоя горизонтальными плоскостями на определенных интервалах, можно получить информацию о его структуре. Основной характеристикой может быть численность особей с общим признаком. Дерево с большей длиной кроны будет учтено в большем количестве плоскостей, чем дерево той же высоты, но с меньшей длиной кроны. Вертикальную структуру фитоценоза можно анализировать с разной детализацией и представить в виде «коэффициентов заполнения». Эти коэффициенты показывают численность особей на пробной площади в разных диапазонах высоты над уровнем почвы. Мы вычисляли коэффициент заполнения, подсчитывая деревья с пересекающими горизонтальными плоскости кронами. Результаты представляли в виде графиков для сравнения с типами вертикальной структуры древостоев, предложенными В.В. Плотниковым (1979). Он выделяет пять типов вертикальной структуры: «абсолютно регулярную», «регулярную поверху», «регулярную понизу», «диффузную» и «симметричную».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерная структура. Размеры стволов деревьев являются одним из наиболее изменчивых показателей компонентов структуры древостоев даже в одновозрастных насаждениях (Факторы..., 1983; Pretzsch, Schütze, 2016). Во всех изученных типах притундровых еловых лесов наблюдается значительная изменчивость деревьев по диаметру (коэффициент вариации (CV) = 32.3–54.6%) и высоте (CV = 25.7–39.6%). При рассмотрении

только деревьев ели их изменчивость по диаметру (CV = 29.6–41.9%) и высоте (CV = 23.3–39.6%) оказывается меньше, чем в целом по древостою, но по-прежнему остается значительной. Общей закономерностью для древостоев притундровых ельников является преобладание тонкомерных деревьев, что подтверждается положительной асимметрией ($A > 0$) в распределении диаметров стволов. Эта кривая может быть как островершинной ($E > 0$), когда деревья сконцентрированы возле одного размера, так и плосковершинной ($E < 0$), где отмечается протяженность ряда распределения. В наиболее продуктивном ельнике травяно-зеленомошном преобладают деревья выше средней высоты дерева ($A < 0$), а в остальных типах – ниже средней высоты дерева ($A > 0$). Ряды распределения деревьев по высоте имеют одну выраженную острую ($E > 0$) или плоскую ($E < 0$) вершину (табл. 2). В таких лесах высотные ярусы не выражены.

В еловых лесах под пологом древостоев формируется подрост различного состава и густоты, в основном представленный крупными (>1.5 м) особями. Этот подрост характеризуется значительной вариабельностью высоты (CV = 55.3–69.1%). Вариационный ряд по еловому подросту несколько короче (CV = 46.8–65.0%). Численно преобладают растения, чья высота ниже средней высоты подраста ($A > 0$). Распределение подраста по высоте может иметь одну вершину и быть как высоковершинным ($E > 0$), так и низковершинным ($E < 0$) (табл. 2).

По итогам кластерного анализа выявлена однородная группа ельников с аналогичным строением древостоев по диаметру ствола, в которую вошли насаждения с невысокой продуктивностью (ППП 7, 8, 10 и 12). Древостой ельника травяно-зеленомошного (ППП 6) отличается от этой группы, в нем сосредоточен запас древесины, превышающий все остальные типы ельников в 2 или более раз (рис. 1, а). Подрост в рассматриваемых сообществах характеризуется слабой согласованностью в распределении особей по высоте (рис. 1, б).

Возрастная структура. Древостои коренных ельников в притундровой зоне характеризуются широким возрастным рядом с асимметричным распределением (рис. 2). Разница в возрасте между деревьями ели колеблется от 48 до 278 лет. Сопутствующие древесные породы в этих ельниках могут как уступать по возрасту господствующей ели, так и превосходить ее. Так, в ельнике сфагновом (ППП 7) возраст деревьев сосны варьирует от 32 до 183 лет, а в ельнике зеленомошном (ППП 10) лиственница достигает возраста от 248–322 лет. Кроме того, в притундровых ельниках практически всегда присутствует береза, возраст деревьев которой на исследуемых ППП колеблется от 51 года до 183 лет. Подрост также разновозрастный. Согласно ранее полученным данным (Манов, 2009),

Таблица 2. Статистика рядов распределения деревьев и подроста по основным морфометрическим параметрам

Параметр	№ ППП	$M \pm m_M$	Me	CV	A	E	
Диаметр деревьев на высоте 1.3 м, см	6	17.7 ± 0.5	<u>17.3</u>	<u>35.1</u>	<u>0.3</u>	<u>-0.9</u>	
		16.7 ± 0.6	14.8	37.6	0.6	-0.7	
	7	9.3 ± 0.4	<u>8.4</u>	<u>33.6</u>	<u>1.7</u>	<u>3.1</u>	
		8.9 ± 0.4	8.4	29.6	1.8	5.3	
	8	11.8 ± 0.3	<u>44.4</u>	<u>32.3</u>	<u>0.5</u>	<u>-0.4</u>	
		12.1 ± 0.4	11.6	30.4	0.3	-0.9	
	10	15.4 ± 1.1	<u>12.7</u>	<u>54.6</u>	<u>1.2</u>	<u>0.7</u>	
		13.7 ± 0.9	12.4	41.3	0.6	-0.7	
	12	11.3 ± 0.6	<u>11.3</u>	<u>40.3</u>	<u>1.8</u>	<u>4.7</u>	
		11.6 ± 0.8	10.6	41.9	1.7	4.3	
	Высота деревьев, м	6	14.6 ± 0.3	<u>15.8</u>	<u>30.4</u>	<u>-0.4</u>	<u>-0.8</u>
			13.8 ± 0.4	13.1	34.9	-0.04	-1.1
7		5.9 ± 0.2	<u>5.7</u>	<u>25.7</u>	<u>1.0</u>	<u>1.4</u>	
		5.7 ± 0.2	5.6	23.3	0.6	0.2	
8		8.9 ± 0.2	<u>9.0</u>	<u>27.8</u>	<u>0.2</u>	<u>-0.8</u>	
		8.9 ± 0.3	9.0	29.0	0.1	-1.0	
10		11.2 ± 0.6	<u>10.5</u>	<u>39.6</u>	<u>0.7</u>	<u>-0.1</u>	
		10.5 ± 0.5	10.6	33.3	0.4	-0.6	
12		8.7 ± 0.4	<u>8.5</u>	<u>36.1</u>	<u>0.6</u>	<u>0.5</u>	
		8.6 ± 0.5	8.2	39.6	0.6	0.2	
Высота подроста, м		6	2.0 ± 0.2	1.6	63.3	1.1	1.2
			2.0 ± 0.1	<u>1.6</u>	<u>64.1</u>	<u>0.6</u>	<u>-0.4</u>
	7	1.8 ± 0.1	1.7	61.9	0.6	-0.5	
		2.7 ± 0.2	<u>2.5</u>	<u>69.1</u>	<u>1.3</u>	<u>2.2</u>	
	8	2.4 ± 0.2	2.4	46.8	0.2	-0.7	
		2.8 ± 0.2	<u>2.5</u>	<u>55.3</u>	<u>0.2</u>	<u>-0.7</u>	
	10	2.9 ± 0.4	2.5	53.1	0.3	-0.3	
		2.1 ± 0.2	<u>1.7</u>	<u>68.5</u>	<u>1.0</u>	<u>0.4</u>	
	12	2.3 ± 0.3	1.7	65.0	1.2	0.9	

Примечание. В числителе – все породы, в знаменателе – ель. $M \pm m_M$ – среднее значение и основная ошибка среднего значения; Me – медиана; CV – коэффициент вариации, %; A – асимметрия; E – эксцесс.

возраст ели этой стадии развития колеблется от 10 до 125 лет, преобладают экземпляры в диапазоне 30–80 лет.

В ельниках травяно-зеленомошном (ППП 6) и морошково-сфагновом (ППП 8) наблюдается один четко выраженный максимум в распределении деревьев по 20-летним градациям возраста (рис 2, а, в). Используя классификацию С.А. Дыренкова (1984), эти ельники можно отнести к относительно разновозрастным древостоям с преобладанием поколений восходящего ряда (древостои находятся в фазе демутации). Здесь одно из 40-летних поколений составляет 50–90% общего запаса древесины, при этом ценопопуляция может достигать возраста 200 лет и более. В остальных ельниках – сфагновом (ППП 7), зеленомошном (ППП 10)

и кустарничково-зеленомошном (ППП 12) – наблюдается абсолютно разновозрастная структура древостоев с групповым смешением деревьев (рис. 2, б, г, д). Эти ельники соответствуют климаксовым фитоценозам с непрерывным самовоспроизводством (Дыренков, 1984). Разрывы в возрастных рядах в абсолютно разновозрастных древостоях образованы поколениями сопутствующих ели пород: в ельнике сфагновом (ППП 7) молодое поколение (40–80 лет) деревьев представлено сосной, в ельнике кустарничково-зеленомошном (ППП 12) – березой, а старое поколение (280–320 лет) в ельнике зеленомошном (ППП 10) сформировано лиственницей.

Горизонтальная структура. Большинство исследователей сходятся во мнении, что размещение

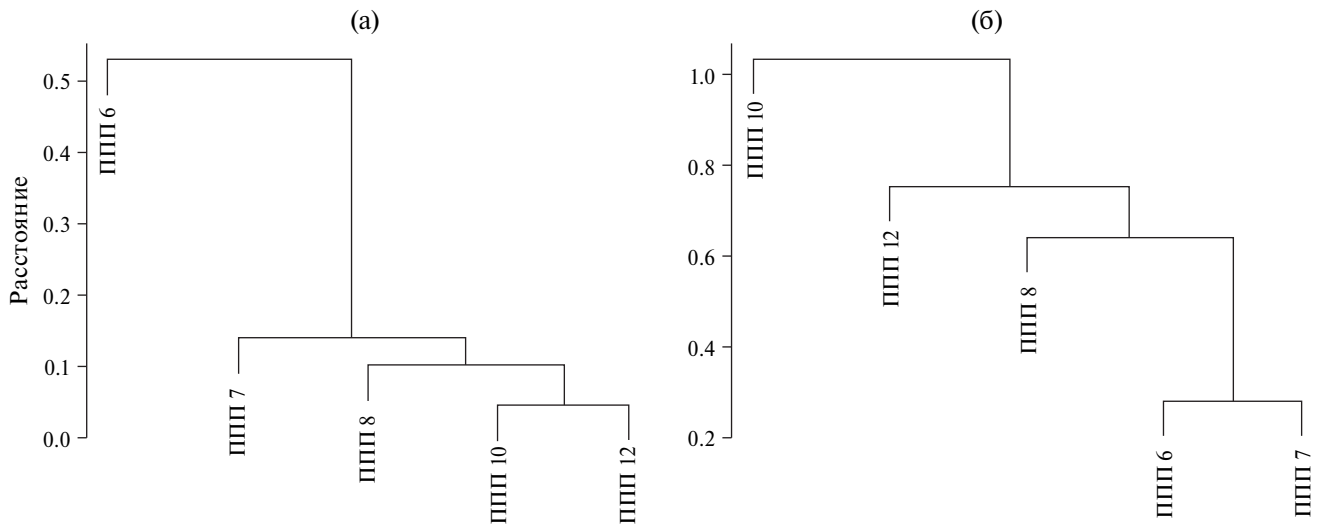


Рис. 1. Диаграмма кластеризации рядов распределения деревьев по диаметру ствола (а) и подроста по высоте (б) на ППП.

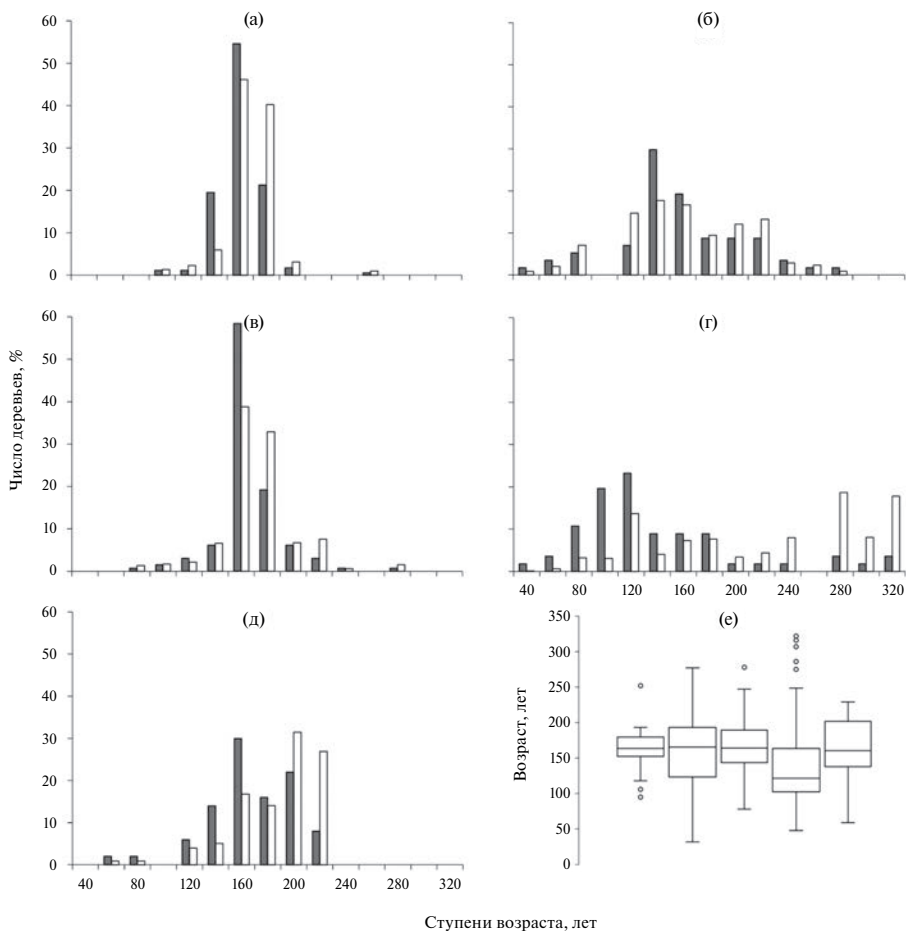


Рис. 2. Распределение числа стволов (темные столбцы) и запаса древесины (светлые столбцы) по 20-летним ступеням возраста в притундровых ельниках: а – травяно-зеленомошном (ППП 6); б – сфагновом (ППП 7); в – морошково-сфагновом (ППП 8); г – зеленомошном (ППП 10); д – кустарничково-зеленомошном (ППП 12). На диаграмме (е) представлена статистика рядов распределения деревьев по возрасту на ППП в порядке возрастания их нумерации.

деревьев в естественных фитоценозах меняется с возрастом (Ипатов, Тархова, 1975; Плотников, 1979; Проскураков, 1983; Бузыкин и др., 1985; Стороженов, 2007; Бондарев, Секретенко, 2024; и др.). На начальной стадии заселения территории, ввиду неравномерного распределения семян, мозаичности почвенных условий и наличия травянистой растительности, размещение древесных растений будет носить групповой характер. По мере роста и развития древостоя, под влиянием конкурентных взаимоотношений между деревьями их распределение на площади постепенно становится более равномерным, приближаясь к случайному типу размещения. На более поздних этапах формирования древостоя возможен переход к равномерному размещению, что также обусловлено конкуренцией между соседними растениями (Кузьмичев, 2013). Статистический анализ пространственных моделей

точечных процессов показал, что эмпирическая парная корреляционная функция $\hat{g}(r)$ не выходит за пределы доверительного интервала, принимаемая нулевую гипотезу о пуассоновском процессе (ППС). Это указывает на то, что деревья в коренных притундровых ельниках распределены преимущественно случайно на исследуемых ППП (рис. 3, а–л). В ельнике морошково-сфагновом (ППП 8) наблюдаются небольшие группы деревьев, образованные порослевой березой, на расстояниях до 1 м друг от друга (рис. 3, в). Также скопление деревьев слабо проявляется в ельнике зеленомошном (ППП 10) в радиусе двух метров (рис. 3, г). Размещение деревьев ели в горизонтальной проекции древостоев характеризуется случайным распределением (рис. 3, е–л). В то же время в рассматриваемых ельниках отмечается несоответствие однородному пуассоновскому процессу, проявляющееся

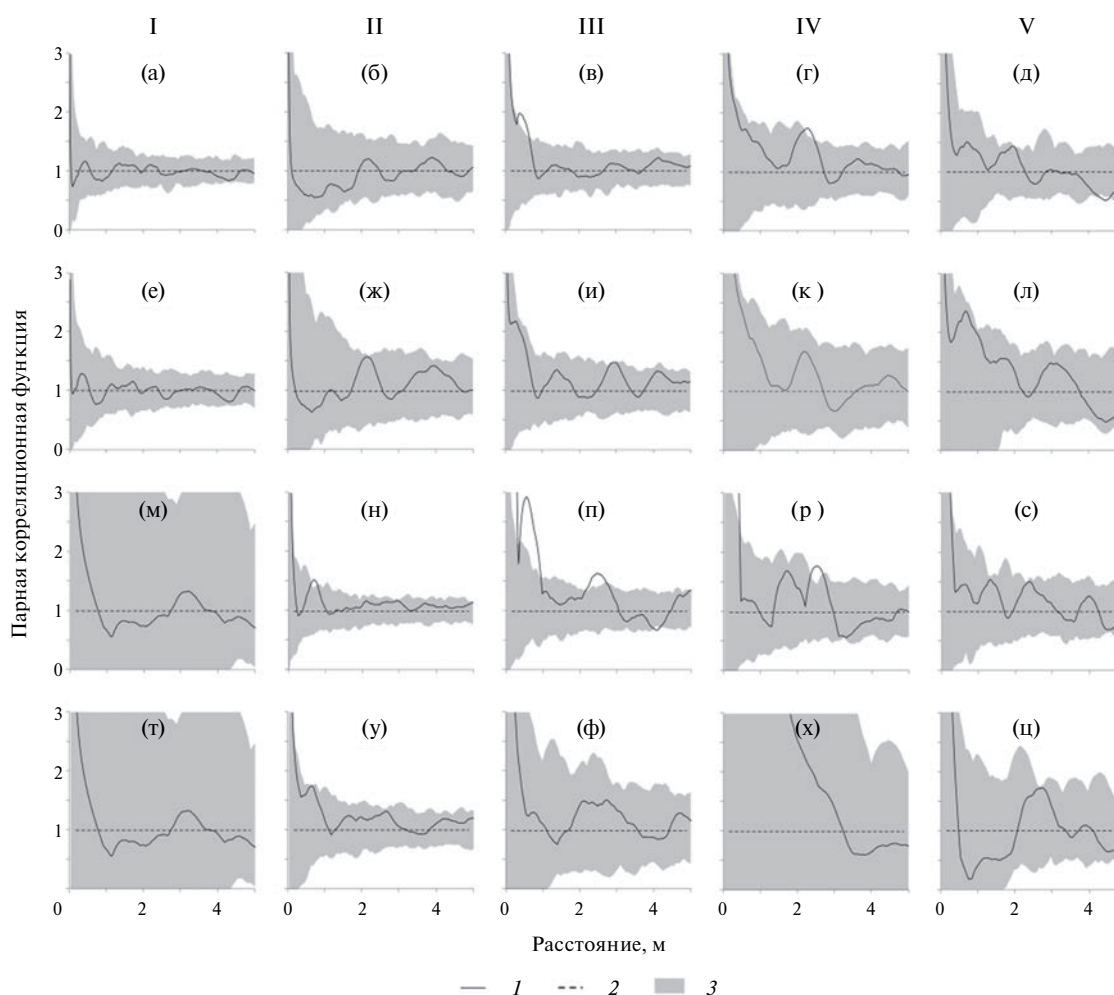


Рис. 3. Проверка нулевой гипотезы о случайности точечного процесса. 1 – эмпирическая парная корреляционная функция $\hat{g}(r)$; 2 – поведение функции $g(r)$ в случае ППС; 3 – область принятия гипотезы о ППС, полученная с помощью 999 генераций однородного процесса Пуассона для: а–д – всех пород деревьев; е–л – деревьев ели; м–с – всех пород подроста; т–ц – подроста ели. Здесь и на следующем рисунке обозначение колонок: I – ельник травяно-зеленомошный (ППП 6); II – ельник сфагновый (ППП 7); III – ельник морошково-сфагновый (ППП 8); IV – ельник зеленомошный (ППП 10); V – ельник кустарничково-зеленомошный (ППП 12).

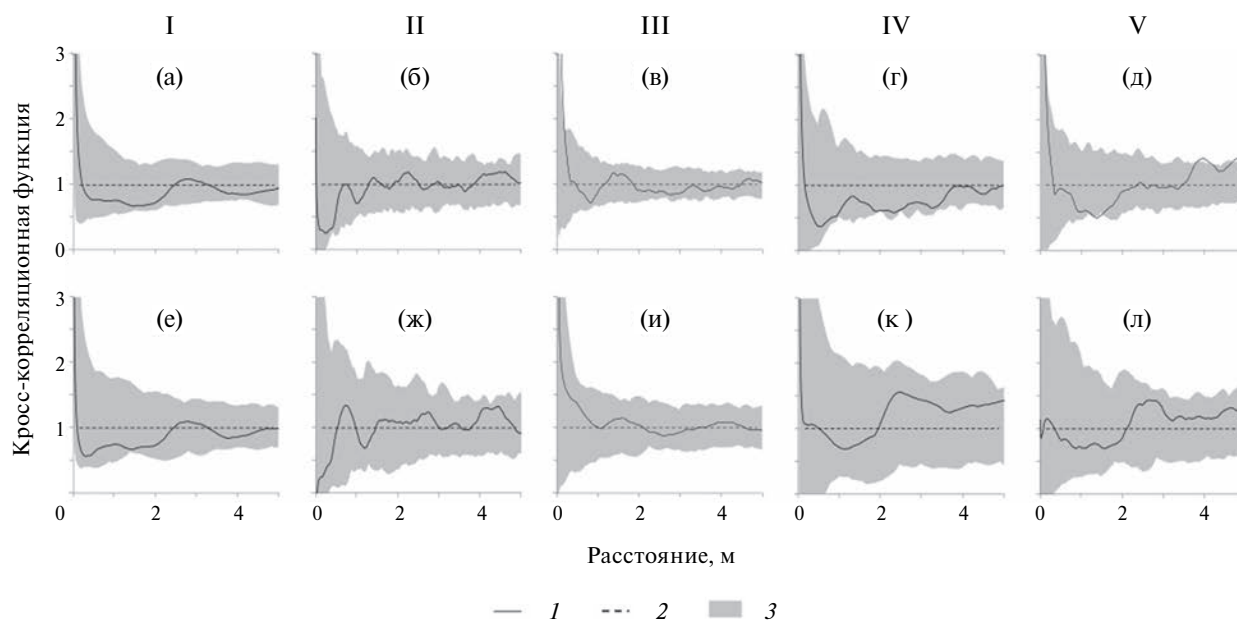


Рис. 4. Проверка нулевой гипотезы о случайности маркирования точечного процесса. 1 – эмпирическая кросс-корреляционная функция $\hat{g}_{ij}(r)$; 2 – поведение функции $g_{ij}(r)$ в случае ППС; 3 – область принятия гипотезы о ППС, полученная с помощью 999 генераций однородного процесса Пуассона для каждой пары категорий древесных растений: а–д – деревья/подрост всех пород; е–л – деревьев/подрост ели.

в групповом размещении подроста. Радиус скопления подроста может варьировать до 4 метров в зависимости от условий произрастания (рис. 3, н–р). Эта агрегированность древесных растений обусловлена порослевым происхождением березы. Подрост ели отличается случайным характером размещения на площади (рис. 3, т–ц).

Дополнительно проведенный с помощью кросс-корреляционной функции $\hat{g}_{ij}(r)$ анализ взаимоотношений между деревьями и подростом демонстрирует случайность маркирования точечных процессов при их совместном размещении на площади (рис. 4, а–д). Пространственные корреляции между древесными растениями прослеживаются лишь на малых расстояниях (до 0.5 м) в ельнике морошково-сфагновом (ППП 8). Здесь чаще наблюдается возобновление березы, образующей биогруппы вокруг материнских деревьев (рис. 4, в). При этом совместное размещение деревьев и подроста ели на площади не зависит друг от друга (рис. 4, е–л).

Вертикальная структура. Анализ вертикальной структуры древостоев притундровых ельников проводили с учетом высоты деревьев и протяженности их крон. Особенности вертикального строения древесного полога в значительной степени зависят от таких факторов, как его сомкнутость, сложность строения древостоя, а также состояния деревьев (Галенко, 2001). В исследованных притундровых ельниках высота прикрепления живых

сучьев кроны (высота поднятия кроны) на стволах деревьев ели варьирует от 0.5 до 11.5 м от шейки корня, в среднем составляя 3.5 м. У березы живая крона начинается на высоте 0.9–14.3 м (в среднем 5.0 м), что превышает показатели по ели. Первые живые сучья молодого поколения сосны в ельнике сфагновом (ППП 7) в среднем располагаются на высоте 2.6 м, а у старого поколения лиственницы в ельнике зеленомошном (ППП 10) – на высоте 9.6 м (табл. 3). С ухудшением условий произрастания высота прикрепления живых сучьев снижается.

При средних высотах ели, варьирующих от 8.9 до 16.7 м в зависимости от типа леса, средняя протяженность их кроны составляет 2.4–8.3 м, или 27.0–49.7% (в среднем 41.0%), общей длины ствола. Протяженность кроны березы больше, чем кроны ели, она располагается в интервале 40.1–62.7% (в среднем 55.6%) высоты березы. Средняя протяженность кроны сосны в ельнике сфагновом (ППП 7) – 2.8 м, а лиственницы в ельнике зеленомошном (ППП 10) – 10.1 м (табл. 3).

Согласно распределению коэффициентов заполнения крон в притундровых еловых лесах Печорского бассейна, было установлено два типа вертикальной структуры древостоев. Наиболее продуктивный древостой ельника травяно-зеленомошного (ППП 6) характеризуется растянутым пологом в вертикальном направлении, когда деревья разнятся по высоте, но схожи по протяженности кроны (рис. 5, а). Такие древостои называют

Таблица 3. Высота поднятия и длина кроны деревьев различных пород в ельниках

Тип леса	Высота поднятия кроны, м			Длина кроны, м		
	ель	береза	другие породы	ель	береза	другие породы
Травяно-зеленомошный (ППП 6)	$\frac{1.8 - 11.5}{5.7}$	$\frac{7.1 - 14.3}{10.4}$	0	$\frac{1.7 - 16.8}{8.3}$	$\frac{4.1 - 10.6}{6.9}$	0
Сфагновый (ППП 7)	$\frac{0.8 - 6.1}{1.8}$	2.5	$\frac{0.8 - 5.1}{2.6}$	$\frac{0.5 - 6.9}{2.4}$	$\frac{1.8 - 4.6}{3.6}$	$\frac{1.0 - 6.7}{2.8}$
Морошково-сфагновый (ППП 8)	$\frac{2.0 - 7.3}{3.6}$	$\frac{0.9 - 8.4}{4.4}$	0	$\frac{1.0 - 10.4}{4.9}$	$\frac{2.4 - 7.6}{5.2}$	0
Зеленомошный (ППП 10)	$\frac{0.5 - 6.8}{3.1}$	$\frac{2.0 - 5.7}{3.5}$	$\frac{7.8 - 12.4}{9.6}$	$\frac{1.0 - 12.8}{6.3}$	$\frac{1.8 - 6.8}{3.7}$	$\frac{8.6 - 12.4}{10.1}$
Кустарничково-зеленомошный (ППП 12)	$\frac{1.3 - 5.7}{3.3}$	$\frac{2.7 - 5.1}{3.8}$	0	$\frac{1.6 - 12.7}{4.9}$	$\frac{1.6 - 9.0}{4.7}$	0

Примечание. В числителе – интервал значений, в знаменателе – среднее значение.

«неярусными» и относят к «диффузной» структуре по классификации В.В. Плотникова (1979). Преобладающим типом вертикальной структуры изученных древостоев является «регулярная понизу» (рис. 5, б–д). При такой структуре деревья, формирующие полог, значительно различаются по высоте, но основания их крон располагаются преимущественно на одном уровне от поверхности почвы.

Результаты исследования показали, что коренные ельники в притундровой зоне характеризуются

высокой степенью изменчивости как диаметров, так и высот деревьев. Это согласуется с выводами предыдущих исследований, проведенных в ельниках Крайнего Севера. Согласно работам С.В. Ярославцева (1992) и Б.А. Семенова с соавторами (1998), коэффициент колебания диаметров еловой части древостоев может превышать 24% и достигать 48%, а в редких случаях даже 90%. Кроме того, коэффициент варьирования высот деревьев изменяется в пределах от 24 до 46%.

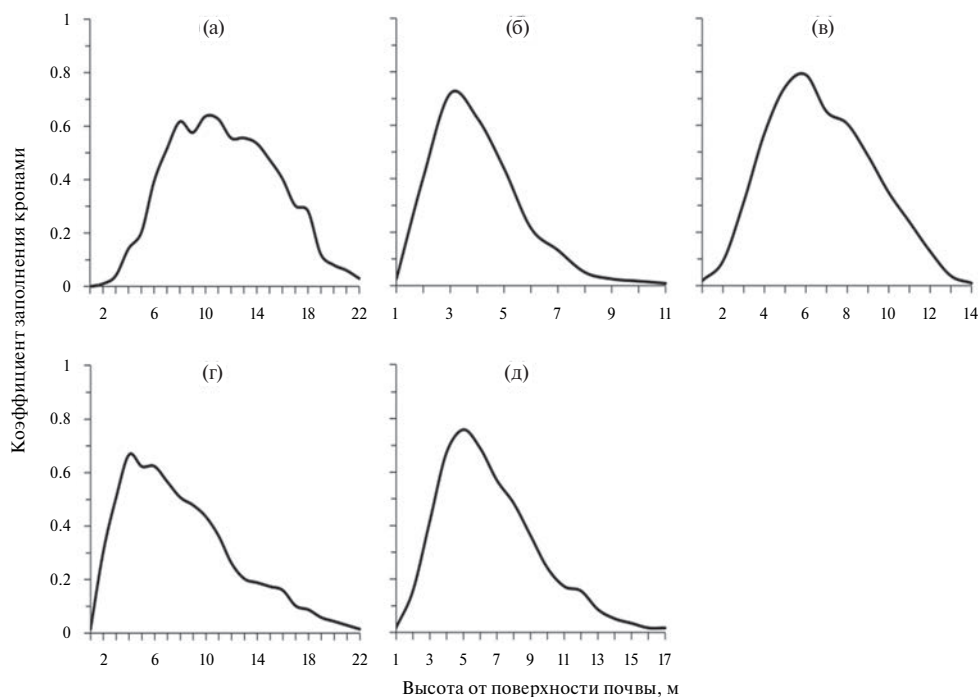


Рис. 5. Распределение коэффициентов заполнения пространства кронами деревьев в притундровых ельниках: а – травяно-зеленомошном (ППП 6); б – сфагновом (ППП 7); в – морошково-сфагновом (ППП 8); г – зеленомошном (ППП 10); д – кустарничково-зеленомошном (ППП 12).

Исследователи отмечают, что малонарушенные притундровые ельники европейской части России характеризуются разновозрастной структурой входящих в их состав древесных пород (Гусев, 1978; Ярославцев, 1986; Чертовской и др., 1987; Семенов, 1998; и др.). Это во многом связано с тем, что ельники реже подвержены воздействию пожаров по сравнению со светлохвойными лесами из сосны и лиственницы. Ключевым фактором устойчивости этих лесов является сбалансированность и взаимосвязанность всех этапов развития лесного сообщества, регулируемых биотическими и абиотическими факторами (Стороженко, 2022).

В отличие от более сомкнутых древостоев и подростов ельников северной и средней тайги Печорского региона, древесный полог притундровых ельников характеризуется разреженным и менее агрегированным распределением деревьев (Манов, Кутявин, 2018, 2021). Это связано с низкой всхожестью семян ели, а также развитым травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым покровом. Таким образом, ель в данных условиях произрастания практически не испытывает конкуренции с соседними деревьями за свет и почвенное минеральное питание. По мнению К.А. Harper et al. (2011), в результате адаптации лесных сообществ к современным изменениям климата горизонтальная структура древостоев в субарктических лесах, включая экотон лес-тундра, будет становиться более агрегированной.

Изучение строения ельников по длине крон на Крайнем Севере европейской части России проводилось ранее С.В. Ярославцевым (1985) и Б.А. Семеновым с соавторами (1998). Согласно их исследованиям, в разновозрастных ельниках средняя протяженность кроны деревьев ели составляет 68.9 и 76.9% соответственно, что заметно выше полученных нами результатов (41.0%). Аналогичная тенденция наблюдалась и для березы: 66.9% против 55.6%. Мы предполагаем, что основная причина различий в средних показателях длины кроны заключается в разном соотношении возрастных групп деревьев в насаждениях. С увеличением возраста древостоев в связи с отмиранием нижних сучьев крона деревьев приподнимается над поверхностью. В ельниках, изученных нами, средняя высота прикрепления первых живых сучьев у ели составляет 3.5 м, березы – 4.9 м, что значительно превышает данные, приводимые в литературе (Семенов и др., 1998), – 1.7 и 2.7 м соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что коренные притундровые ельники на северо-западе Республики Коми характеризуются высокой степенью дифференциации древесных растений по размерным и возрастным параметрам. В

горизонтальной плоскости деревья в древостоях распределены преимущественно случайным образом, без выраженной агрегированности. В вертикальной структуре полога наблюдаются как «диффузные» типы строения (с деревьями разной высоты и схожей протяженностью крон), так и более распространенные «регулярные понизу» типы (с деревьями разной высоты, но одинаковым уровнем оснований крон). Такая структурная организация древостоев обеспечивает высокую устойчивость притундровых ельников к негативным природным факторам и способствует их длительному самоподдерживанию в переходном экотоне лес-тундра европейского Северо-Востока. Полученные в ходе исследования данные вносят вклад в понимание адаптивных механизмов функционирования малонарушенных лесных экосистем Крайнего Севера в условиях меняющегося климата.

Авторы выражают глубокую благодарность доктору биологических наук Капитолине Степановне Бобковой, под руководством которой были заложены объекты исследования и начаты работы на них.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарев А.И., Секретенко О.П. Особенности горизонтальной структуры древесного яруса ценопопуляции *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в лесотундровом экотоне на полуострове Таймыр // Экология. 2024. № 1. С. 22–33.
- Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.
- Галенко Э.П. Радиационный режим соснового фитосенноза как элемент энергообмена // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 91–102.
- Гусев И.И. Продуктивность ельников Севера. Л.: ЛГУ, 1978. 232 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237–1250.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Изд-во АН СССР, 1976. С. 5–320.
- Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Лесотаксационный справочник по северо-востоку европейской части Российской Федерации:

- (нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей и Республики Коми). Архангельск: СевНИИЛХ: Правда Севера, 2012. 672 с.
- Мазинг В.В.* Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 71–78.
- Манов А.В., Кутявин И.Н.* Горизонтальная структура древостоев и подростов северотаежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье // Лесной журнал. 2018. № 6. С. 78–88.
- Манов А.В., Кутявин И.Н.* Пространственные взаимосвязи в размещении древесных растений в среднетаежных коренных ельниках верховьев реки Печоры // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 82–95.
- Манов А.В.* Структура, динамика роста и продуктивность древостоев притундровых ельников Печорского бассейна: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Архангельск: АГТУ, 2009. 18 с.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Плотников В.В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.
- Проскуряков М.А.* Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.
- Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П.* Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: СевНИИЛХ, 1998. 332 с.
- Стороженко В.Г.* Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с.
- Стороженко В.Г.* Формирование возрастных структур коренных таежных ельников Европейской России // Лесоведение 2022. № 1. С. 3–12.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.
- Цветков В.Ф.* Лесной биогеоценоз. Архангельск: АГТУ, 2004. 268 с.
- Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Шамин А.А.* Практическое пособие по исследованию притундровых лесов. Архангельск: АИЛЛХ, 1977. 35 с.
- Чертовской В.Г., Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Смолоногов Е.П., Вегерин А.М., Мироненко О.Н., Тихменев Е.А., Листов А.А.* Притундровые леса. М.: Агропромиздат, 1987. 168 с.
- Ярославцев С.В.* Закономерности строения и нормативы таксации ельников Крайнего Севера: автореф. дис. ... кандидата с.-х. наук: 06.03.02. Киев, 1985. 18 с.
- Ярославцев С.В.* Возрастное строение ельников Крайнего Севера // Лесной журнал. 1986. № 3. С. 9–13.
- Ярославцев С.В.* Особенности строения ельников Крайнего Севера // Лесной журнал. 1992. № 4. С. 29–32.
- Ярославцев С.В.* Характеристика естественного возобновления в притундровых ельниках Европейского Севера // Современные проблемы притундровых лесов: Мат-лы Всероссийской конференции с международным участием. Архангельск: САФУ им. М.В. Ломоносова, 2012. С. 284–288.
- Baddeley A., Turner R.* Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns // Journal of Statistical Software. 2005. V. 12. № 6. P. 1–42.
- Gavrikov V.L., Stoyan D.* The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies // Environmental and Ecological Statistics. 1995. V. 2. № 4. P. 331–344.
- Gavrikov V.L., Grabarnik P.Ya., Stoyan D.* Trunk-top relations in a Siberian pine forest // Biometrical Journal. 1993. V. 35. № 4. P. 487–498.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D.* Correct testing of mark independence for marked point patterns // Ecological Modelling. 2011. V. 222. № 23–24. P. 3888–3894.
- Harper K.A., Danby R.K., De Fields D.L., Lewis K.P., Trant A.J., Starzomski B.M., Savidge R., Hermanutz L.* Tree spatial pattern within the forest–tundra ecotone: a comparison of sites across Canada // Canadian Journal of Forest Research. 2011. V. 41. № 3. P. 479–489. doi: 10.1139/X10-221
- Pretzsch H., Schütze G.* Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands // European Journal of Forest Research. 2016. V. 135. № 1. P. 1–22.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022.
- Stoyan D., Penttinen A.* Recent applications of point process methods in forestry statistics // Statistical Science. 2000. V. 15. № 1. P. 61–78.
- Suzuki R., Shimodaira H.* Pvclust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering // Bioinformatics. 2006. V. 22. № 12. P. 1540–1542. doi: 10.1093/bioinformatics/btl117
- Wiegand T., Moloney K.A.* Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos. 2004. V. 104. № 2. P. 209–229.

Structural Organisation of Native Sub-Tundra Spruce Forests in the Pechora River Basin in the South-West of the Komi Republic

A. V. Manov¹, *, I. N. Kutyavin¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, Kommunisticheskaya st. 28, Syktyvkar, 167982 Russian Federation*

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

The paper presents the results of a comprehensive study of the structural organisation of indigenous sub-tundra's spruce forests in the Pechora River basin in the northwest of the Komi Republic. The main components of the spruce phytocoenoses' structure were analysed, including the size, age and spatial characteristics of the tree layer and the undergrowth. It has been established that stands of sub-tundra spruce forests are characterised by a high degree of variability in trees' inventory indicators. The coefficients of variation in trunk diameters and heights reach 55 and 40%, respectively, even within a single species – Siberian spruce. Analysis of the age structure of tree stands revealed two types: relatively uneven-aged with a predominance of ascending series' generations and absolutely uneven-aged with a group mixture of trees of different ages. The latter correspond to climax phytocoenoses with continuous self-reproduction. Spatial structure assessment conducted using the point process methods showed that trees in the stands are distributed mainly randomly, without pronounced aggregation. However, the undergrowth formed clusters, especially due to the seedling regeneration of birch. In the vertical structure of the canopy of sub-tundra spruce forests, both "diffuse" types of structure (trees vary in height, but are similar in the total height of the crown) and "regular at the bottom" types (trees vary in height, but the bases of their crowns are at the same level) are observed. The data obtained contribute to the understanding of the mechanisms of intact forest communities' functioning in the Far North under the conditions of a changing climate.

Keywords: sub-tundra spruce forests, native forests, tree stands structure, undergrowth structure, age structure, spatial structure, Pechora river basin.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Biology, Komi SC, UB of the RAS "Zonal patterns of dynamics of structure and productivity of primary and anthropogenically-affected phytocoenoses in forest and swamp ecosystems of the European North-West of the Russian Federation (No. 122040100031-8. (2022-2024)).

REFERENCES

- Baddeley A., Turner R., Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns, *Journal of Statistical Software*, 2005, Vol. 12, No. 6, pp. 1–42.
- Bondarev A.I., Sekretenko O.P., Osobennosti gorizonta'noi struktury drevesnogo yarusy tsenopopulyatsii *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. v lesotundrovom ekotone na poluostrove Taimyr (Horizontal pattern of trees in the cenopopulation of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. in the forest tundra ecotone on the Taimyr Peninsula), *Ekologiya*, 2024, No. 1, pp. 22–33.
- Buzykin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebopros R.G., *Analiz struktury drevesnykh tsenozov* (Analysis of the wooded coenoses), Novosibirsk: Nauka, 1985, 94 p.
- Chertovskoi V.G., Semenov B.A., Shamin A.A., *Prakticheskoe posobie po issledovaniyu predtundrovyykh lesov* (A practical guide to studying pre-tundra forests), Arkhangelsk: AILiLKh, 1977, 35 p.
- Chertovskoi V.G., Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Smolonogov E.P., Vegerin A.M., Mironenko O.N., Tikhmenev E.A., Listov A.A., *Predtundrovye lesa* (Pre-tundra forests), Moscow: Agropromizdat, 1987, 168 p.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Faktory regulyatsii ekosistem elovykh lesov* (Controlling factors in spruce forest ecosystems), Leningrad: Nauka, 1983, 318 p.
- Galenko E.P., Radiatsionnyi rezhim osnovnogo fitotsenoza kak element energoobmena (Radiation regime of pine phytocenosis as an element of energy exchange), In: *Bioproduktsionnyi protsess v lesnykh ekosistemakh Severa* (Bioproduction process in forest ecosystems of the North), Saint Petersburg: Nauka, 2001, pp. 91–102.
- Gavrikov V.L., Grabarnik P.Ya., Stoyan D., Trunk-top relations in a Siberian pine forest, *Biometrical Journal*, 1993, Vol. 35, No. 4, pp. 487–498.
- Gavrikov V.L., Stoyan D., The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies, *Environmental and Ecological Statistics*, 1995, Vol. 2, No. 4, pp. 331–344.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D., Correct testing of mark independence for marked point patterns,

- Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 23–24, pp. 3888–3894.
- Gusev I.I., *Produktivnost' el'nikov Severa* (Productivity of spruce forests of the North), Leningrad: LGU, 1978, 232 p.
- Harper K.A., Danby R.K., De Fields D.L., Lewis K.P., Trant A.J., Starzomski B.M., Savidge R., Hermanutz L., Tree spatial pattern within the forest–tundra ecotone: a comparison of sites across Canada, *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, Vol. 41, No. 3, pp. 479–489. DOI: 10.1139/X10-221
- Ipatov V.S., Tarkhova T.N., Kolichestvennyi analiz tsenoticheskikh effektov v razmeshchenii derev'ev po territorii (Coenotic contribution to distribution patterns of trees: a quantitative study), *Botanicheskii zhurnal*, 1975, Vol. 60, No. 9, pp. 1237–1250.
- Korchagin A.A., Stroenie rastitel'nykh soobshchestv (Structure of plant communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1976, Vol. 5, pp. 5–319.
- Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint-Petersburg: Nauka, 2006, 337 p.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* (Patterns in dynamics of forest stands: principles and models), Novosibirsk: Nauka, 2013, 207 p.
- Lesotaksatsionnyi spravochnik po severo-vostoku evropeiskoi chasti Rossiiskoi Federatsii* (Handbook on the forest taxation in northeast of European part of the Russian Federation), Arkhangelsk: SevNIILKh: Pravda Severa, 2012, 672 p.
- Manov A.V., Kutyavin I.N., Gorizonta'naya struktura drevostoev i podrosta severotaezhnykh korennykh el'nikov chernichno-sfagnovykh v Priural'e (Horizontal structure of forest stands and new growth of Northern taiga virgin blueberry-sphagnum spruce forests in Cisurals), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal.*, 2018, No. 6, pp. 78–88.
- Manov A.V., Kutyavin I.N., Prostranstvennye vzaimosvyazi v razmeshchenii drevesnykh rastenii v srednetaezhnykh korennykh el'nikakh verkhov'ev reki Pechory (Spatial interrelations in the placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce forests of the upper reaches of the Pechora River), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2021, No. 2, pp. 82–95.
- Manov A.V., *Struktura, dinamika rosta i produktivnost' drevostoev pritundrovnykh el'nikov Pechorskogo basseina. Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk* (Structure, growth dynamics and productivity of forest stands of tundra spruce forests of the Pechora basin. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Arkhangelsk: AGTU, 2009, 18 p.
- Mazing V.V., Chto takoe struktura biogeotsenoza (What is the structure of biogeocoenosis?), In: *Problemy biogeotsenologii* (Challenges in biogeocoenology), Moscow: Nauka, 1973, pp. 71–78.
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Plotnikov V.V., *Evolutsiya struktury rastitel'nykh soobshchestv* (Evolution of structure of plant communities), Moscow: Nauka, 1979, 276 p.
- Pretzsch H., Schütze G., Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands, *European Journal of Forest Research*, 2016, Vol. 135, No. 1, pp. 1–22.
- Proskuryakov M.A., *Gorizonta'naya struktura gornykh temnokhvoinykh lesov* (Horizontal structure of montane dark coniferous forests), Alma-Ata: Nauka, 1983, 215 p.
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022.
- Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Chibisov G.A., Elizarov F.P., *Pritundrovye lesa Evropeiskoi chasti Rossii: priroda i vedenie khozyaistva* (Tundra forests in European part of Russia: environment and management), Arkhangelsk: Izd-vo SevNIILKh, 1998, 332 p.
- Storozhenko V.G., Formirovanie vozrastnykh struktur korennykh taezhnykh el'nikov Evropeiskoi Rossii (Formation of age structures of indigenous taiga spruce forests in European Russia), *Lesovedenie*, 2022, No. 1, pp. 3–12.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Stoyan D., Penttinen A., Recent applications of point process methods in forestry statistics, *Statistical Science*, 2000, Vol. 15, No. 1, pp. 61–78.
- Suzuki R., Shimodaira H., Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering, *Bioinformatics*, 2006, Vol. 22, No. 12, pp. 1540–1542. DOI: 10.1093/bioinformatics/btl117
- Tsvetkov V.F., *Lesnoi biogeotsenoz* (Forest biogeocoenosis), Arkhangelsk: Izd-vo AGTU, 2004, 267 p.
- Wiegand T., Moloney K.A., Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology, *Oikos*, 2004, Vol. 104, No. 2, pp. 209–229.
- Yaroslavtsev S.V., Kharakteristika estestvennogo vobnovleniya v pritundrovnykh el'nikakh Evropeiskogo Severa (Characteristics of natural regeneration in tundra spruce forests of the European North), *Sovremennye problemy pritundrovnykh lesov* (Modern problems of sub-tundra forests), Arkhangelsk, Proc. of the All-Russian Conf. with international participation, Arkhangelsk: SAFU im. M.V. Lomonosova, pp. 284–288.
- Yaroslavtsev S.V., Osobennosti stroeniya el'nikov Krainego Severa (Features of the structure of spruce forests in the Far North), *Lesnoi zhurnal*, 1992, No. 4, pp. 29–32.
- Yaroslavtsev S.V., Vozrastnoe stroenie el'nikov Krainego Severa (Age structure of spruce forests of the Far North), *Lesnoi zhurnal*, 1986, No. 3, pp. 9–13.
- Yaroslavtsev S.V., *Zakonomernosti stroeniya i normativy taksatsii el'nikov Krainego Severa. Avtoref. diss. kandidata s.-kh. nauk*: (Patterns of structure and taxation standards of spruce forests in the Far North. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Kiev, 1985, 18 p.

УДК 630*443.3

ЕСТЕСТВЕННОЕ СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ДРЕВОСТОЯХ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. Б. П. Чураков^{а, *}, Р. А. Чураков^а

^аУльяновский государственный университет, ул. Л. Толстого, д. 42, Ульяновск, 432017 Россия

*E-mail: churakovbp@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.02.2023 г.

После доработки 29.07.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Одним из важнейших факторов устойчивости и стабильности лесов является наличие в них естественного возобновления. В дубовых лесах отсутствие естественного семенного возобновления коренной породы — одна из главных причин катастрофического сокращения площади. Поэтому очень актуальными и своевременными являются исследования процессов возобновления дуба в различных лесорастительных условиях и влияния на них разных факторов окружающей среды. Изучение семенного возобновления дуба в древостоях с разными типами леса, полнотой и составом в Ульяновской области проведено впервые. Целью данной работы является изучение естественного семенного возобновления дуба черешчатого в древостоях Ульяновской области в разных типах леса, с различной полнотой и долей участия дуба в составе древостоя. В статье приводятся результаты изучения возобновления дуба черешчатого в дубравах Ульяновской области в зависимости от некоторых таксационных характеристик дубовых древостоев (тип леса, полнота и породный состав). Установлено, что тип леса, породный состав и полнота древостоев оказывают влияние на количество самосева дуба. Наибольшее его количество выявлено в дубняках снытьево-ясенниковых, в дубняках с полнотой 0.6 и в древостоях с участием дуба не менее 10 единиц.

Ключевые слова: тип леса, полнота, породный состав древостоев, естественное лесовозобновление, таксационные характеристики, дуб черешчатый.

DOI: 10.31857/S0024114824050042 EDN: OXNBXS

Периодические процессы деградации и усыхания дубовых насаждений приводят к катастрофическому снижению площади этих ценнейших во всех отношениях лесных экосистем (Delatour, 1983; Oleksyn, Przybyl, 1987; Tomiczek, 1987; Foster, Boose, 1992; Ragazzi et al., 1998; Яковлев, Яковлев, 1999; Рубцов, Уткина, 2008; и др.). Одним из важнейших факторов устойчивости и сохранности лесов является наличие в них естественного лесовозобновления (Енькова, 1976; Осипов, Гопиус, 2001; Ерусалимский, 2009; Михно и др., 2010; Селочник, 2015; Стороженко и др., 2018; Чеботарев и др., 2019; и др.).

Естественное семенное возобновление леса имеет определенные преимущества с точки зрения конкурентности и повышенной устойчивости к неблагоприятным факторам среды по сравнению с лесными культурами (Зленко, Головина, 2018). Отсутствие естественного семенного возобновления,

наряду с долговременным и многократным порослевым возобновлением, является одной из причин сокращения площади дубовых лесов (Чураков, Алеева, 2001; Царалунга, Харченко, 2003; Селочник, 2008). Это связано как со снижением репродуктивной способности порослевых деревьев, так и с отсутствием соответствующего ухода за появляющимся самосевом дуба (Большевцев, 1965; Шаталов, 1991; Корчагин, Рыжков, 2001; Селочник, 2015; Ярыш, 2018; Чураков, Чураков, 2021; и др.). Михно с соавторами (2010) считают, что основным фактором, определяющим деградацию дубрав, является неспособность дуба восстанавливаться естественным путем под пологом материнского насаждения. Однако, по нашим данным (Чураков, Чураков, 2021), в древостоях с участием 7–8 единиц дуба количество самосева было больше, чем в сосняках с участием 1–2 единиц дуба. Но это может быть связано с недостаточным количеством желудей в сосняках.

В связи с вышеизложенным очень актуальными и своевременными являются исследования процессов естественного семенного возобновления дуба в разных лесорастительных условиях и влияния на эти процессы различных факторов.

Целью данной работы является изучение естественного семенного возобновления дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в древостоях Ульяновской области в разных типах леса, с различной полнотой и долей участия дуба в составе насаждения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Изучение влияния некоторых таксационных характеристик (тип леса, состав и полнота древостоя) на естественное семенное возобновление дуба проводили в насаждениях Славкинского участкового лесничества Ульяновской области в трех типах леса: дубняках мелкотравных (МТР), злаково-мелкотравных (ЗМТР) и снытьево-ясменниковых (СНЯС). По классификации В.В. Благовещенского (2005) все изученные типы дубняков относятся к ассоциации дубовые леса травяные (*Querceta herbosa*).

Мелкотравные дубняки расположены на серых лесных суглинистых почвах. Древостой в основном дубовый, невысокого бонитета (III, IV, V). К дубу могут примешиваться клен платановидный (*Acer platanoides* L.) и липа мелколистная (*Tilia cordata* L.). Подлесок обычно средней густоты и состоит из бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* Scop.), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) и вишни степной (*Cerasus fruticosa* (Pall.) Woronow). В травяном ярусе встречаются звездчатка злаковидная (*Stellaria graminea* L.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.), будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.), фиалка трехцветная (*Viola tricolor* L.) и др.

Злаково-мелкотравные дубняки чаще всего расположены на серых лесных супесчаных почвах. Насаждения представлены в основном порослевым дубом низкого бонитета с полнотой 0.5–0.6. Подлесок состоит из бересклета бородавчатого, лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.), ракитника русского (*Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Woloszcz.). В травяном покрове преобладают злаки.

Снытьево-ясменниковые дубняки занимают темно-серые лесные, легкосуглинистые или тяжелосупесчаные почвы и характеризуются простой структурой фитоценоза. В составе древостоя наряду с низкостебельным дубом встречается осина (*Populus tremula* L.) и единично сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Порослевые древостои дуба III–IV классов бонитета с полнотой 0.7. Ярус подлеска четко не выражен, единично встречаются бересклет бородавчатый, крушина ломкая

(*Frangula alnus* Mill.), лещина обыкновенная, рябина обыкновенная. В напочвенном покрове преобладает сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и ясменник пахучий (*Asperula odorata* L.).

Таксационная характеристика этих насаждений представлена в табл. 1.

В каждом типе дубняков (МТР, ЗМТР, СНЯС) для каждого состава (10Д, 9ДН) и полноты древостоя (0.4, 0.5, 0.6) закладывали по 6 пробных площадей размером 20 x 20 м, на которых проводили учет естественного возобновления дуба в возрасте до 3 лет. Всего было заложено 108 проб. На этих же пробных площадях проводили учет пораженных мучнистой росой (*Microsphaera alphitoides* Gr.) дубков, т.е. подсчитывали количество пораженных экземпляров от общего числа самосева. Результаты учета обрабатывали с использованием компьютерной программы Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Учет естественного возобновления дуба, в зависимости от некоторых таксационных характеристик материнского древостоя, проводили в сентябре 2022 г. В табл. 2 представлены данные по количеству учетного естественного семенного возобновления дуба в древостое IV класса бонитета и VIII класса возраста.

Анализ данных табл. 2 показывает, что в обследованных дубовых древостоях наибольшее количество самосева дуба отмечено в дубняках снытьево-ясменниковых (392 шт./га), наименьшее – в дубняках злаково-мелкотравных (229 шт./га). Это согласуется с результатами исследований В.В. Благовещенского (2005), в которых отмечается, что в дубняках и липняках со снытью и осокой волосистой (*Carex pilosa* Scop.), где разрежен травяной покров, создаются более благоприятные условия для естественного возобновления дуба. В среднем по всем типам дубняков наибольшее количество естественного возобновления дуба наблюдается в древостоях с полнотой 0.6 (346 шт./га), наименьшее – в древостоях с полнотой 0.4 (271 шт./га). Одной из причин отсутствия семенного подростка дуба в Казанских нагорных дубравах еще А.А. Хитрово (1909) считал чрезвычайную густоту второго древесного яруса и подлеска. Что касается состава древостоя, то в основном во всех типах леса наибольшее количество самосева наблюдается в древостоях с участием дуба в составе не менее 10 единиц. На важнейшую роль исходного состава древостоя и типа леса в появлении и судьбе естественного возобновления леса указывают Б.А. Монгуш и др. (2018).

Помимо естественного возобновления дуба, на пробных площадях присутствовал самосев и других лиственных пород, некоторые породы значительно

Таблица 1. Таксационная характеристика дубовых насаждений IV класса бонитета

№ кв.	№ выд.	Площ., га	Сос-тав	Воз-раст	H _{ср.}	D _{ср.}	Тип леса	Полнота	Запас, м ³ /га
2	31	5.4	10ДН	80	15	28	МТР	0.5	100
3	20	4.5	10ДН	85	17	24	МТР	0.6	150
5	8	13.1	10ДН	80	15	24	МТР	0.4	70
Итого		23.0							
8	1	18.3	9ДН 1С	85 80	18 21	28 24	МТР	0.6	120 10
77	13	27.0	9ДН 1Ос	80 70	16 19	20 20	МТР	0.5	90 10
5	28	7.7	9ДН 1Кл	90 40	16 12	24 18	МТР	0.4	70 10
Итого		53.0							
92	24	3.2	10ДН	85	16	18	ЗМТР	0.4	80
93	9	6.1	10ДН	85	18	22	ЗМТР	0.5	110
90	23	5.2	10ДН	80	16	20	ЗМТР	0.6	110
Итого		14.5							
78	2	26.9	9ДН 1Ос	85 70	18 20	20 22	ЗМТР	0.4	100 10
90	26	2.2	9ДН 1Б	75 65	15 18	18 22	ЗМТР	0.5	40 10
93	19	5.7	9ДН 1Б	85 70	16 19	20 22	ЗМТР	0.6	100 10
Итого		34.8							
35	11	4.2	10ДН	85	18	22	СНЯС	0.4	130
76	9	5.1	10ДН	80	18	20	СНЯС	0.5	120
65	11	6.0	10ДН	85	18	22	СНЯС	0.6	120
Итого		15.3							
39	12	4.4	9ДН 1Ос	80 60	16 16	20 18	СНЯС	0.4	110 10
36	24	5.0	9ДН 1Б	80 75	18 21	20 22	СНЯС	0.5	130 20
36	26	3.6	9ДН 1Б	80 75	18 21	20 22	СНЯС	0.6	130 10
Итого		13.0							

Таблица 2. Количество естественного семенного возобновления дуба черешчатого

Тип леса	Состав	К-во самосева (шт.) при полноте $X \pm S_x$						Среднее, шт.	
		0.4		0.5		0.6		на пробе	на га
		на пробе	на га	на пробе	на га	на пробе	на га		
МТР	10ДН	10 ± 0.7	250	12 ± 0.9	300	14 ± 1.0	350	12	300
МТР	9ДН	11 ± 1.1	275	10 ± 0.9	250	15 ± 1.2	375	12	300
Среднее		10	262	11	275	15	362	12	300
ЗМТР	10ДН	6 ± 0.9	150	10 ± 0.8	250	12 ± 1.1	300	9	233
ЗМТР	9ДН	8 ± 1.1	200	9 ± 0.8	225	10 ± 0.9	250	9	225
Среднее		7	175	9	237	11	275	9	229
СНЯС	10ДН	16 ± 1.2	400	17 ± 1.2	425	18 ± 1.4	450	17	425
СНЯС	9ДН	14 ± 1.3	350	15 ± 0.9	375	14 ± 1.1	350	14	358
Среднее		15	375	16	400	16	400	16	392
Среднее	10ДН	11	267	13	325	15	367	13	320
Среднее	9ДН	11	275	11	283	13	325	12	294
Среднее		11	271	12	304	14	346	12	307

Таблица 3. Двухфакторный дисперсионный анализ зависимости количества самосева дуба от типа леса и полноты древостоя

Источник вариации	SS	df	MS	F	P-значение	F- критическое
Строки	138.3	5	27.6	15.2	0.0002	3.3
Столбцы	27.1	2	13.6	7.4	0.0104	4.1
Погрешность	18.2	10	1.8			
Итого	183.6	17				

превосходили по количеству самосев дуба. Этот самосев в процессе исследований не учитывали. По данным П.А. Чеботарева и др. (2019), обилие подроста сопутствующих дубу пород превосходит самосев дуба в спелых насаждениях в 572 раза, а в перестойных – в 197 раз.

Влияние типа леса и полноты древостоя на количество самосева дуба подтверждают также и результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа без повторений (табл. 3).

Результаты дисперсионного анализа дают основание говорить о том, что тип леса ($15.2 > 3.3$) и полнота древостоя ($7.4 > 4.1$) влияют на количество самосева дуба.

В табл. 4 представлены результаты учета пораженного мучнистой росой естественного возобновления дуба.

Анализ данных табл. 4 указывает на то, что наибольшая относительная зараженность самосева дуба мучнистой росой отмечена в дубняке

Таблица 4. Зараженность самосева дуба мучнистой росой

Тип леса	Состав	К-во пораженного самосева (шт.) при полноте $X \pm S_x$						Среднее		
		0.4		0.5		0.6				
		на пробе	на га	на пробе	на га	на пробе	на га	на пробе	на га	%
МТР	10ДН	6 ± 0.8	150	8 ± 1.1	200	11 ± 1.2	275	8	208	69
МТР	9ДН	5 ± 0.9	125	7 ± 0.8	175	9 ± 1.0	225	7	175	58
Сред.		5	137	8	188	10	250	8	192	64
ЗМТР	10ДН	3 ± 0.9	75	7 ± 0.9	175	9 ± 0.8	225	6	158	68
ЗМТР	9ДН	4 ± 0.7	100	4 ± 0.6	100	6 ± 0.7	150	5	117	52
Сред.		3	87	6	137	8	187	6	137	60
СНЯС	10ДН	7 ± 0.8	175	10 ± 1.0	250	11 ± 1.0	275	9	233	55
СНЯС	9ДН	8 ± 0.9	200	9 ± 0.8	225	8 ± 0.8	200	8	208	58
Среднее	10ДН	5	133	8	208	10	258	9	200	62
Среднее	9ДН	6	142	7	167	8	192	7	167	57

Таблица 5. Двухфакторный дисперсионный анализ зависимости зараженности самосева дуба от типа леса и полноты древостоя

Источник вариации	SS	df	MS	F	P-значение	F- критическое
Строки	42.66667	5	8.533333	5.953488	0.008295	3.325835
Столбцы	37	2	18.5	12.90698	0.001697	4.102821
Погрешность	14.33333	10	1.433333			
Итого	94	17				

МТР (64%), наименьшая – в дубняке СНЯС (56%). Относительная зараженность дубков болезнью в древостоях с долей участия дуба в 10 единиц выше (63%), чем в древостоях с участием дуба в 9 единиц (56%). Суммарная, по всем типам леса, относительная зараженность самосева в древостоях с полнотой 0.6 и с участием дуба в 10 единиц составила 70%, с участием дуба в 9 единиц – 57%; в древостоях с полнотой 0.4 соответственно 50% и 52%. То есть по мере увеличения полноты древостоя зараженность самосева повышается.

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ без повторений (табл. 5) подтверждает зависимость зараженности самосева дуба мучнистой росой от типа леса ($5.953488 > 3.325835$) и полноты древостоя ($12.90698 > 4.102821$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Наибольшее количество самосева дуба отмечено в дубняках снытьево-ясенниковых (392 шт./га), наименьшее – в дубняках злаково-мелкотравных (229 шт./га).
2. По всем типам дубняков наибольшее количество естественного возобновления дуба наблюдается в древостоях с полнотой 0.6, наименьшее – в древостоях с полнотой 0.4.
3. Во всех типах леса в основном наибольшее количество самосева наблюдается в древостоях с участием дуба в составе не менее 10 единиц.
4. Наибольшая относительная зараженность самосева дуба мучнистой росой отмечена в дубняке МТР (64%), наименьшая – в дубняке СНЯС (56%).
5. Относительная зараженность дубков болезнью в древостоях с долей участия дуба в 10 единиц

выше (62%), чем в древостоях с участием дуба в 9 единиц (56%).

б. С увеличением полноты насаждений растет зараженность дубков мучнистой росой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский В.В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: УлГУ, 2005. 715 с.

Болычевцев В.Г. Особенности возобновления и роста дуба в северной части его массивного распределения: автореф. дисс. ... канд. с-х. наук: 06.03.02. М., 1965. 15 с.

Енькова Е.И. Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. 213 с.

Ерусалимский В.И. Естественное возобновление на вырубках в дубравах хвойно-широколиственных лесов // Леса степной зоны европейской части России и ведение хозяйства в них. ВНИИЛМ, 2009. С. 77–81.

Зленко Л.В., Головина А.Н. Оценка успешности естественного лесовозобновления в разных типах леса // Сборник научных трудов ГНБС. 2018. Т. 147. С. 33–34.

Корчагин О.М., Рыжков О.В. Результаты 4-летних наблюдений за ходом естественного возобновления в лесных экосистемах с коротким периодом заповедания // Лесные стационарные исследования. Тула: Гриф и К, 2001. С. 215–216.

Михно В.Б., Харченко Н.Н., Царалунга В.В., Корчагин О.М., Матвеев С.М., Мельников Е.Е., Заплетин В.Ю. Деградация дубрав Центрального Черноземья. Воронеж: ВГЛТУ, 2010. 604 с.

Монгуш Б.А., Смирнов А.П., Смирнов А.А. Естественное возобновление на вырубках Ленинградской области в связи с исходным типом леса и плодородием лесной почвы // Сборник научных трудов ГНБС. 2018. Т. 147. С. 50–51.

Осинов В.В., Гоцуис Ю.А. Наблюдения за формированием молодого поколения дуба из самосева в сравнении с обычными культурами // Лесные стационарные исследования. Тула: Гриф и К, 2001. С. 423–426.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф и К, 2008. 302 с.

Селочник Н.Н. Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52–60.

Селочник Н.Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.-СПб., 2015. 216 с.

Стороженко В.Г., Быков А.В., Бухарева О.А., Петров А.В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 172 с.

Хитрово А.А. Естественное возобновление Казанских нагорных дубрав // Докл. XI Съезду лесовладельцев и лесохозяев в г. Туле в 1909 г. СПб., 1909. С. 34–38.

Царалунга В.В., Харченко А.А. Санитарные рубки в дубравах: обоснование и оптимизация. М.: МГУЛ, 2003. 240 с.

Чеботарев П.А., Чеботарева В.В., Стороженко В.Г. Гнилевые фауны спелых и перестойных дубовых древостоев Теллермановского опытного лесничества // Лесоведение. 2019. № 1. С. 49–56.

Чураков Б.П., Алеева Л.Р. Влияние отдельных представителей патогенной микобиоты на порослевое возобновление дуба черешчатого // Лесные стационарные исследования. Тула: Гриф и К, 2001. С. 320–321.

Чураков Б.П., Чураков Р.А. Семенное возобновление дуба черешчатого в дубравах и сосняках Ульяновской области // Лесоведение. 2021. Т. 4. № 4. С. 363–371.

Шаталов В.Г. Принципы ведения хозяйства в пойменных дубравах Европейской части страны // Тез. Всесоюз. конф. «Научн. основы ведения лесн. хоз-ва в дубравах». Воронеж, 1991. С. 13–15.

Яковлев А.С., Яковлев И.А. Культуры дуба в Среднем Поволжье (к 100-летию создания первых лесных культур Б.И. Гузовского) // Известия вузов. Лесной журнал. 1999. № 6. С. 58–64.

Ярыш В.Л. Анализ подроста в насаждениях дуба пушистого на территории Карадагского заповедника // Сборник научных трудов ГНБС. 2018. Т. 147. С. 73–75.

Delatour C. Les deperissements de chênes en Europe // Revue Forestière Française. 1983. № 35. P. 265–282.

Foster D.R., Boose E.R. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in Central New England, USA // The Journal of Ecology. 1992. V. 80. P. 79–89.

Oleksyn J., Przybyl K. Oak decline in the Soviet Union – scale and hypothesis // Journal of Forest Pathology. 1987. V. 17. № 6. P. 321–336.

Ragazzi A., Moricca S., Dellavalle I. Status of oak decline studies in Italy and some views of European situation // Paper presented at the IUFRO workshop Working Party SW 7.02.06. Disease environment interaction in forest decline. Viena, Austria, 1998. P. 57–64.

Tomiczek C. Oak decline and in Austrian Europe // Journal of Arboriculture. 1987. № 2. P. 71–73.

Natural Seed Regeneration of Pedunculate Oak Forests in Ulyanovsk Region in Stands of Various Forest Types, Density and Composition

B.P. Churakov¹, *, R.A. Churakov¹

¹*Ulyanovsk State University, L. Tolstogo st., 42, Ulyanovsk, 432017 Russian Federation*

**E-mail: churakovbp@yandex.ru*

One of the most important factors for the sustainability and stability of forests is the presence of natural regeneration in them. In oak forests, the lack of natural seed regeneration of the native species is one of the main reasons for the catastrophic reduction in the area of such forests. Therefore, it is very relevant and timely to study the processes of natural oak regeneration in various forest growing conditions and the influence of various environmental factors on them. The study of the natural seed renewal of oak in stands of different forest types, density and compositions in the Ulyanovsk region was conducted for the first time. The purpose of this work is to study the natural seed renewal of pedunculate oak in the forest stands of the Ulyanovsk region in different types of forest, with different density and proportion of oak participation in the composition of the stand. The article presents the results of studying the natural seed renewal of the pedunculate oak in the oak forests of the Ulyanovsk region, depending on some inventory factors.

Keywords: forest type, density, species composition of forest stands, inventory characteristics, pedunculate oak.

REFERENCES

- Blagoveshchenskii V.V., *Rastitel'nost' Privolzhskoi vozvyshechnosti v svyazi s ee istoriei i ratsional'nym ispol'zovaniem* (Vegetation of the Volga Upland in connection with its history and rational use), Ulyanovsk: Ulyanovskii Gosudarstvennyi Universitet, 2005, 715 p.
- Bolychevtsev V.G., *Osobennosti vozobnovleniya i rosta duba v severnoi chasti ego massivnogo raspredeleniya. Avtoref. diss. kand. s-kh. nauk* (Features of the renewal and growth of oak in the northern part of its massive distribution. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Moscow: Izd-vo MLTI, 1965, 15 p.
- Chebotaev P.A., Chebotareva V.V., Storozhenko V.G., Gnilevye fauty spelykh i perestoinykh dubovykh drevostoev Tellermanovskogo opytного lesnichestva (Decay defects of mature and old-growth oak stands Tellerman experimental forestry), *Lesovedenie*, 2019, No. 1, pp. 49–56.
- Churakov B.P., Aleeva L.R., Vliyanie otdel'nykh predstavitelei patogennoi mikrobioty na poroslovoe vozobnovlenie duba chereshchatogo (The influence of individual representatives of pathogenic mycobiota on the growth renewal of oak petiolate), In: *Lesnye statsionarnye issledovaniya* (Forest stationary research), Tula: Grif i K, 2001, pp. 320–321.
- Churakov B.P., Churakov R.A., Semennoe vozobnovlenie duba chereshchatogo v dubravakh i sosnyakakh Ulyanovskoi oblasti (Seed renewal of petiolate oak in oak and pine forests of the Ulyanovsk Region), *Lesovedenie*, 2021, No. 4, pp. 363–371.
- Delatour C., Les deperissements de chênes en Europe, *Revue Forestière Française*, 1983, No. 35, pp. 265–282.
- En'kova E.I., *Tellermanovskii les i ego vosstanovlenie* (Recovery of Tellerman forest), Voronezh: Izd-vo VGU, 1976, 214 p.
- Erusalimskii V.I., Estestvennoe vozobnovlenie na vyrubkakh v dubravakh zony khvoino-shirokolistvennykh lesov (Natural reforestation on cuts in oak stands of the mixed forests zone), In: *Les stepnoi zony evropeiskoi chasti Rossii i vedenie khozyaistva v nikh* (Forests of the steppe zone of European Russia and forest management), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2009, pp. 77–81.
- Foster D.R., Boose E.R., Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in Central New England, USA, *The Journal of Ecology*, 1992, Vol. 80, pp. 79–89.
- Khitrovo A.A., Estestvennoe vozobnovlenie Kazanskikh nagornykh dubrav (Natural renewal of Kazan upland oak forests), In: *Dokl. XI S'ezdu lesovladel'tsev i lesokhozyaev v g. Tule v 1909 g* (Reports to the XI Congress of Forest Owners and Forest Managers in Tula in 1909), Saint Petersburg, 1909, pp. 34–38.
- Korchagin O.M., Ryzhkov O.V., Rezul'taty 4-letnikh nablyudenii za khodom estestvennogo vozobnovleniya v lesnykh ekosistemakh s korotkim periodom zapovedaniya (Results of 4-year observations of the course of natural renewal in forest ecosystems with a short period of conservation), In: *Lesnye statsionarnye issledovaniya* (Forest stationary research), Tula: Grif i K, 2001, pp. 215–216.
- Mikhno V.B., Kharchenko N.N., Tsaralunga V.V., Korchagin O.M., Matveev S.M., Mel'nikov E.E., Zapletin V.Yu., *Degradatsiya dubrav Tsentral'nogo Chernozem'ya* (Oak forests decline in Central Black Earth Region), Voronezh: VGLTA, 2010, 605 p.

- Mongush B.A., Smirnov A.P., Smirnov A.A., Estestvennoe vozobnovlenie na vyrubkakh Leningradskoi oblasti v svyazi s iskhodnym tipom lesa i plodorodiem lesnoi pochvy (Natural renewal in the cuttings of the Leningrad region in connection with the initial type of forest and soil fertility), *Sbornik nauchnykh trudov GNBS*, 2018, Vol. 147, pp. 50–51.
- Oleksyn J., Przybyl K., Oak decline in the Soviet Union – scale and hypothesis, *Journal of Forest Pathology*, 1987, Vol. 17, No. 6, pp. 321–336.
- Osipov V.V., Gopius Y.A., Nablyudeniya nad formirovaniem molodogo pokoleniya duba iz ego samoseva v sravnenii s obychnymi kul'turami (Observations of young generation of oaks formed of natural seeding compared to conventional plantations), *Stationary forest studies: methods, results and perspectives*, Proc. Conf., Moscow, 18–20 September 2001, Tula: Grif i Ko, 2001, pp. 423–426.
- Ragazzi A., Moricca S., Dellavalle I., Status of oak decline studies in Italy and some views of European situation, *Disease environment interaction in forest decline*, Paper presented at the IUFRO workshop Working Party SW 7.02.06, Viena, Austria, 1998, pp. 57–64.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaktsii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.
- Selochnik N.N., Faktory degradatsii lesnykh ekosistem (Factors of decline of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2008, No. 5, pp. 51–60.
- Selochnik N.N., *Sostoyanie dubrav srednerusskoi lesostepi i ikh gribnye soobshchestva* (The state of oak forests of the Central Russian forest-steppe and their fungal communities), Moscow, St. Petersburg: Institut lesovedeniya RAN, 2015, 216 p.
- Shatalov V.G., Printsipy vedeniya khozyaistva v poimennykh dubravakh Evropeiskoi chasti strany (Principles of forest management in floodplain oak groves of the European part of the country), *Nauchn. osnovy vedeniya lesn. khoz-va v dubravakh* (Scientific foundations of forest management in oak forests), Voronezh, Proc. of All-Union Conf., Voronezh, pp. 13–15.
- Storozhenko V.G., Bykov A.V., Bukhareva O.A., Petrov A.V., *Ustoichivost' lesov. Teoriya i praktika biogeotse-noticheskikh issledovaniy* (Sustainability of forests. Theory and practice of biogeocoenotic studies), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 171 p.
- Tomiczek C., Oak decline and in Austrian Europe, *Journal of Arboriculture*, 1987, No. 2, pp. 71–73.
- Tsaralunga V.V., *Sanitarnye rubki v dubravakh: obosnovanie i optimizatsiya* (Salvage fellings in oak forests: the merits and optimization), Moscow: MGUL, 2003, 240 p.
- Yakovlev A.S., Yakovlev I.A., Kul'tury duba v Srednem Povolzh'e (k 100-letiyu sozdaniya pervykh lesnykh kul'tur B.I. Guzovskogo) (Oak cultures in the Middle Volga region (to the 100th anniversary of the creation of the first forest cultures by B.I. Guzovsky)), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 1999, No. 6, pp. 58–64.
- Yarysh V.L., Analiz podrosta v nasazhdeniyakh duba pushistogo na territorii Karadagskogo zapovednika (Analysis of undergrowth in pubescent oak plantations on the territory of the Karadag Nature Reserve), *Sbornik nauchnykh trudov GNBS*, 2018, No. 147, pp. 73–75.
- Zlenko L.V., Golovina A.N., Otsenka uspekhov estestvennogo lesovozobnovleniya v raznykh tipakh lesa (Assessment of the success of natural reforestation in different types of forests), *Sbornik nauchnykh trudov GNBS*, 2018, Vol. 147, pp. 33–34.

УДК 630*181

ВЛИЯНИЕ ВАРИАЦИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И ГОРОДСКОГО «ОСТРОВА ТЕПЛА» НА СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЮГА ПРИМОРЬЯ¹

© 2024 г. А. А. Марченко^а, А. В. Иванов^{б, в, *}

^аПриморская государственная сельскохозяйственная академия, пр-кт Блюхера, д. 44, Уссурийск, 692510 Россия

^бИнститут геологии и природопользования ДВО РАН, пер. Релочный, д. 1, Благовещенск, 675011 Россия

^вДальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства,
ул. Волочаевская, д. 71, Хабаровск, 680020 Россия

*E-mail aleksandr86@mail.ru

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 20.04.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

Показано влияние вариаций температуры, осадков и эффекта городского теплового острова на сезонное развитие древесных растений. Определены сдвиги фенодат у древесных растений, вызванные изменениями температуры и связанные с эффектом городского теплового острова. Синхронные фенологические наблюдения проводились в 2019–2021 гг. в Уссурийском лесничестве и г. Уссурийске (Приморский край). По данным метеостанции Тимирязевский отмечен значимый тренд увеличения среднегодовой температуры в период с 2011 по 2023 гг. с темпом $0.15\text{ }^{\circ}\text{C год}^{-1}$. Сравнение температурного режима в городе и в лесу подтверждает наличие эффекта городского теплового острова. Разница в среднемесячных температурах между городом и лесом колебалась в 2019 г. в интервале $0.2\text{--}2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, в 2020 г. – $0.1\text{--}1.9\text{ }^{\circ}\text{C}$. Температура каждого месяца в городе была выше, чем в лесу. Различия в метеорологических показателях леса и города приводят к соответствующему сдвигу в сроках наступления фенофаз у растений. По результатам сравнения фенологического развития 8 видов древесных растений в городе и в лесу установлено, что среднее значение сдвига даты наступления фенологических фаз в городе на более ранние сроки относительно леса составляет 5.2 дня, а у теплолюбивых, южных видов, – 7.7 дня. Различия в суммах эффективных температур для наступления определенной фазы при этом находятся в пределах $1\text{--}80\text{ }^{\circ}\text{C}$. Черемуха обыкновенная является лучшим биоиндикатором климатических изменений в условиях Южного Приморья, это вид с наиболее тесной связью суммы эффективных температур и весенних фенологических фаз. С использованием опубликованных данных фенологических наблюдений на исследуемой территории определен средний сдвиг фенодат у растений за 85 лет, который в среднем составил 7 дней. Продолжительность вегетационного периода в Южном Приморье определяется среднегодовой температурой воздуха. Получена линейная зависимость, показывающая, что при увеличении температуры на 1, вегетационный период удлиняется на 4.4 суток, и это в первую очередь связано со смещением начала периода вегетации на более ранние сроки.

Ключевые слова: фенология, городской остров тепла, изменения климата, вегетационные период.

DOI: 10.31857/S0024114824050057 EDN: OXDUIP

¹Работа выполнена при поддержке ВИП ГЗ "Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6) и темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Биоразнообразии и экосистемные функции лесов» (рег. № 124013000750-1).

Изменения климата оказывают влияние на структуры и процессы биосферы. Фенологические сдвиги – смещения сроков сезонного развития растений – являются доступными и надежными индикаторами отклика растений на глобальные изменения климата (Walther et al., 2002). В частности, реакция растительности на современное потепление заключается в более раннем наступлении

весенних фенологических фаз и запаздывании осенних (Menzel et al., 2020; Rosbakh et al., 2021; Сандалов и др., 2022).

В связи с возросшим интересом к проблеме глобального изменения климата работы в области фенологии растений получили новый импульс к развитию (Парилова и др., 2006; Семенов и др., 2006; Gaira et al., 2014; Garamszegi, Kern, 2014; Каменева и др., 2018). Сезонное развитие растений рассматривается как надежный биоиндикатор изменения климата и погодных вариаций (Gordo, Sanz, 2010; Каменева и др., 2018). Весенние фенологические события более чувствительны к состоянию атмосферы, чем осенние, поэтому претерпевают наибольшие изменения (Gordo, Sanz, 2010; Каменева и др., 2018).

Температура — основной движитель многих процессов роста и развития у растений. Чаще всего более высокая температура ускоряет развитие растений и приводит к довольно раннему переходу их к следующей стадии онтогенеза. Растения чутко реагируют на сезонность внешней среды, в которой находятся, и сдвиги в сроках деятельности растений дают наиболее очевидные свидетельства того, что виды и экосистемы испытывают влияние глобальных внешних изменений. Сдвиги фенологического развития наблюдаются в разных масштабах — от более раннего цветения отдельных особей и популяций до более раннего позеленения земной поверхности, наблюдаемого из космоса (Badeck et al., 2004).

На локальном уровне изменения дат наступления и продолжительности фенофаз у растений отражаются на всех сторонах жизнедеятельности человека — от сельскохозяйственного землепользования и животноводства до рекреации (Янцер, 2015). В масштабах планеты эти изменения приводят к увеличению первичной продукции экосистем суши, которое наиболее сильно проявляется в Северном полушарии (Dang et al., 2023).

В процессе урбанизации возникает эффект городского теплового острова (UHI, urban heat island), связанный с более высокими температурами в городах на фоне загородных территорий. Эффект возникает в связи с заменой естественного грунтового покрытия непроницаемыми материалами, такими как бетон, асфальт и металл, имеющими специфические тепловые свойства (Walker et al., 2015; Jochner, Menzel, 2015). Города, характеризующиеся наличием городского острова тепла и повышенной концентрацией CO₂, часто используются в качестве природных лабораторий для понимания реакций растительности на глобальные изменения климата (Zhou et al., 2016; Yang, Zhao, 2023). «Поскольку параметры окружающей среды в городах на десятилетия опережают прогнозируемые средние мировые показатели, городские районы

являются идеальными местами для изучения реакции растительности на будущее изменение климата» (Ruan et al., 2019).

Взаимодействие растительности с городской средой, особенности фенологического развития растений в городе на фоне загородных территорий остаются окончательно не изученными ввиду сложности и многофакторности взаимосвязей (Wang et al., 2022). Для всестороннего понимания причин конкретных фенологических событий у древесных растений (включая различия между естественными экосистемами и урбоэкосистемами) необходимо учитывать специфику конкретных видов, географическое положение, особенности климата определенного сезона, интенсивность урбанизации, концентрацию CO₂, накопление азота и др.

Цель настоящей работы — установить сдвиги наступления фенологических фаз у древесных растений, вызванные изменениями показателей погоды и климата и связанные с эффектом городского теплового острова.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Наблюдения за деревьями проводились в Уссурийском лесничестве на территории лесного участка Приморского государственного аграрно-технологического университета (ПГАТУ) и в условиях г. Уссурийска (Приморский край). Климат района муссонный, характеризуется, по данным метеостанции Тимирязевский (N 43.8568, E 131.9539), следующими показателями (за 2023 г.): среднегодовой температурой — 5.96 ± 0.27 °C, средней температурой января — -17.37 ± 0.35 °C, июля — 21.42 ± 0.21 °C, суммой осадков — 1096 мм, безморозный периодом (с температурой воздуха >0 °C) — 228 дней. Лето теплое и влажное, первые заморозки наступают в начале октября, а морозная погода устанавливается в ноябре. Зимы холодные, снежный покров обычно незначительный. Минимальные температуры преобладают во второй половине декабря и первой половине января. Леса в районе исследования смешанные хвойно-широколиственные и широколиственные (Ivanov et al., 2022).

На участке ПГАТУ (лес) и в Уссурийске (город) для наблюдений были выбраны модельные деревья восьми видов (табл. 1). В городе дополнительно наблюдали еще за шестью видами (Марченко, Иванов, 2021). Деревья отбирали хорошего роста, с равномерно развитой кроной, не имеющие признаков ослабления и повреждения. В лесном насаждении выбирали деревья, произрастающие в наиболее освещенных условиях с низко опущенной кроной; участок наблюдений располагался на выровненной террасе в 200 м от р. Комаровки, в окрестностях лесного питомника ПГАТУ. На каждом дереве в нижней части кроны выбирали модельную ветвь, которую маркировали лентой или

(для высоко расположенных ветвей) отмечали на фото. Наблюдения в лесу и в городе выполняли синхронно (в один день) с частотой один раз в 3 дня в весеннее время и один раз в 7–10 дней летом и осенью. Для объективного определения фенофаз модельные ветви фотографировали. У вегетативных органов (почки, листья, побеги) фиксировали следующие фенологические фазы: зимний покой, сокодвижение, набухание почек, раскрытие почек, развитие листьев, интенсивный рост побега, одревеснение побега – у генеративных определяли набухание почек, цветение, образование плодов, созревание плодов, опадение плодов (Елагин, 1975; Булыгин, 1979). Одновременные наблюдения в лесу и в городе проводили в 2019–2021 гг. Наблюдения в городских условиях продолжались с 2013 до 2021 гг.

Для характеристики климата г. Уссурийска использовали метеоданные станции Тимирязевский, расположенной в 7 км от центра города. Данные по температуре воздуха на лесном участке регистрировали температурным логгером, который непрерывно записывал их с частотой одно измерение в 4 часа. Регистратор был установлен на высоте 1.5 м от поверхности почвы на открытом месте под сомкнутыми кронами древостоя. Для характеристики сезонных событий дополнительно использовали показатель суммы эффективных температур, вычисляемый на каждую дату как кумулятивная сумма среднесуточных температур воздуха, начиная с момента устойчивого перехода температуры через 0 °С.

Для сравнения температур между городом и лесом дополнительно использовался ГИС-продукт CHELSA – набор растровых изображений со значениями усредненных среднемесячных температур земной поверхности за период 1979 – 2013 гг. и пространственным разрешением 1 км на пиксель⁻¹.

Продолжительность вегетационного периода в лесном массиве дополнительно оценивали по архивам космических снимков Landsat и Sentinel на ресурсе sentinel-hub.com/explore/eobrowser. Начало и окончание периода вегетации определяли в визуальных каналах по массовой смене цвета пикселей с бурого на салатный (развертывание листьев весной) и наоборот (осенью).

Обработку и графическое представление данных выполняли в MS Excel и R-Studio.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика среднегодовой температуры. Данные по температуре воздуха метеостанции Тимирязевский представляют собой непрерывный ряд с частотой 8 значений в сутки за период 2011–2023 гг. За этот период получены среднегодовые значения температуры воздуха (рис. 1), которые образуют

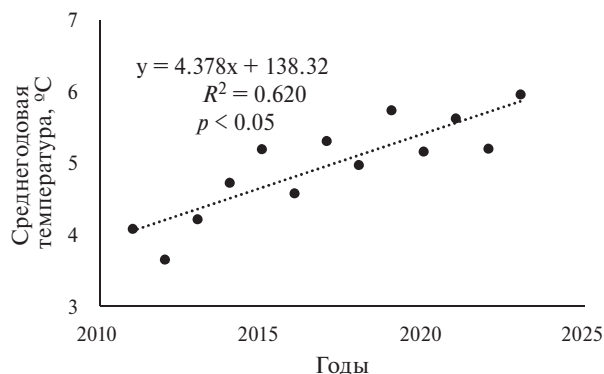


Рис. 1. Тренд увеличения среднегодовой температуры воздуха за период 2011–2023 гг. (по данным метеостанции Тимирязевский (R^2 – коэффициент детерминации, p – уровень значимости)).

значимый тренд роста: среднегодовая температура воздуха в Уссурийском городском округе за 12 лет увеличивалась с темпом 0.15 °С в год (рис. 1). Различия между годами в сумме температур на конец лета доходят до 200 °С.

Закономерностей в распределении суммы осадков по годам не прослеживается. В целом по сравнению с другими регионами Дальнего Востока Приморский край является наиболее влагообеспеченным регионом: сумма осадков в Уссурийском городском округе колеблется в пределах 500–1100 мм/год со средним значением 774 мм/год.

Влияние городского острова тепла на фенологическое развитие деревьев. Различия в среднемесячных температурах между городом и лесом (по данным непосредственных измерений) колебались в 2019 г. от 0.2 в декабре до 2.5 °С в сентябре. В 2020 г. различия составляли 0.1–1.9 °С, при этом разница в среднесуточных температурах за отдельные даты доходила до 5 °С. В январе и феврале 2020 г., в отличие от других месяцев 2019–2020 гг., в городе было холоднее, чем в лесу. Это, вероятно, связано с расположением Уссурийска на равнине и свободным проникновением сюда холодных воздушных масс зимой по Приханкайской низменности. Для Москвы (крупнейший остров тепла России) и Московской области различия в температурах июня и июля составляли в 2021 г. 3 и 2 °С соответственно.

На рис. 2 представлены диаграммы размаха среднесуточных температур по месяцам 2019 (А) и 2020 (Б) гг. для двух точек наблюдений (город и лес). В целом температура каждого месяца в городе выше, чем в лесу (за исключением января и февраля 2020 г.), что наглядно иллюстрирует эффект городского острова тепла для Уссурийска. Сумма эффективных температур на конец лета между городом и лесом в 2019 г. различалась на 255 °С.

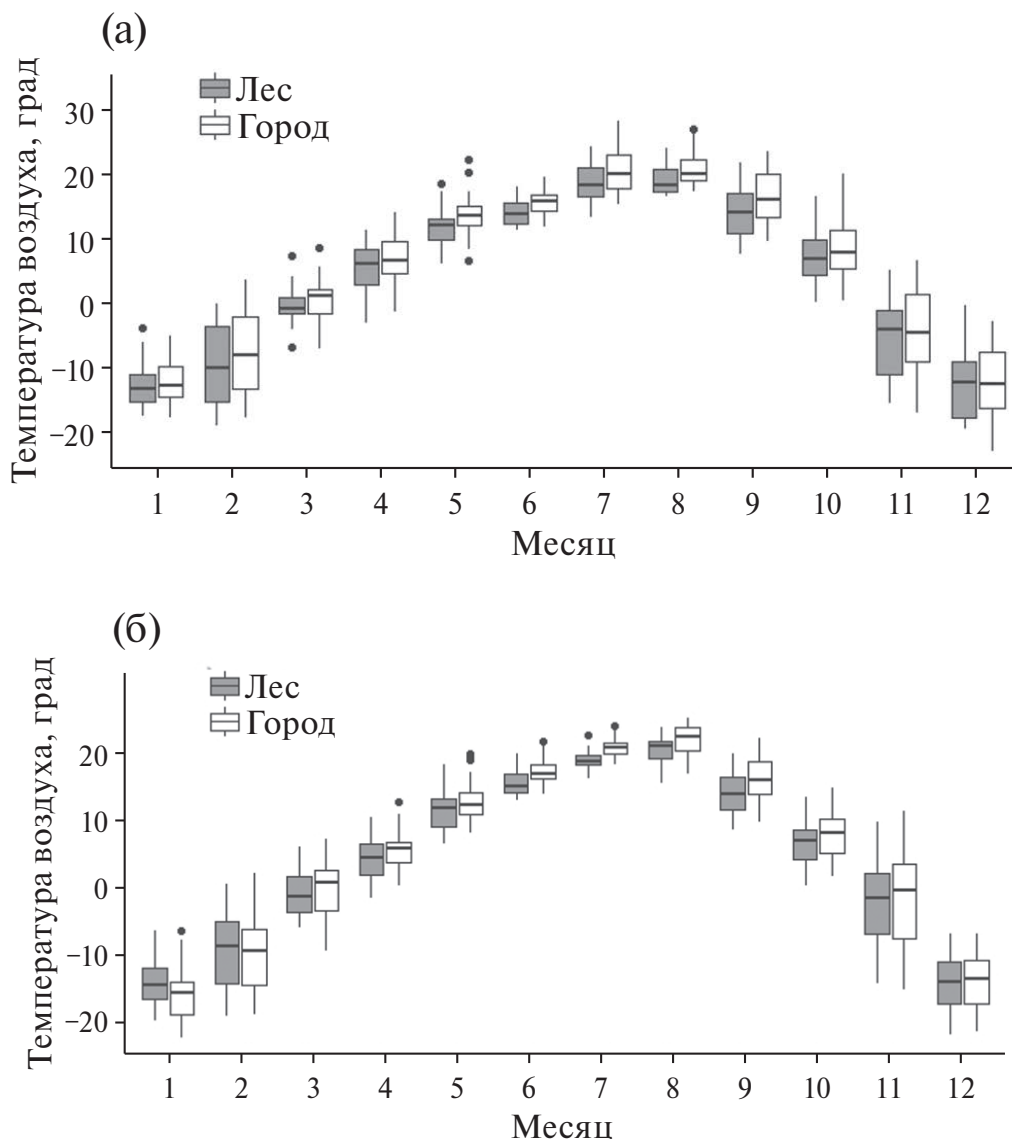


Рис. 2. Диаграммы размаха месячных температур в городе и в лесу в 2019 (А) и 2020 (Б) гг. Прямоугольники показывают диапазон от 25-го до 75-го процента данных, черные горизонтальные линии внутри — медианы, планки составляют 1.5 межквартильного размаха, точками обозначены «выбросы».

Для дополнительного сравнения температур в городе и в лесу использовали дистанционные данные климатического проекта CHELSA (Climatologies..., 2024). Был создан векторный слой из двух полигонов — г. Уссурийска и лесного массива вокруг с. Каменушка. На 12 растровых слоях, соответствующих 12 месяцам, для этих полигонов рассчитали средние значения температуры по всем пикселям (размер 1×1 км), попавшим в полигоны. За период 1979–2013 гг. по всем месяцам, за исключением ноября, различия составили 0.19 – 1.16 °С, в ноябре лесной массив был в среднем холоднее на 3.68 °С. Температурный контраст между г. Уссурийском и окружающим его лесным массивом за период 2011–2023 гг. оказался существенно сильнее,

чем за период 1979–2013 гг. Такое положение подтверждается найденными для всей территории России трендами потепления, которые усиливаются в XXI в. (Третий оценочный доклад ..., 2022).

Различия в температурном режиме между городом и лесом приводят к соответствующему сдвигу в сроках наступления фенологических фаз у растений. Для сезонов 2019–2021 гг. зафиксированы сроки наступления весенних фенофаз и сумм эффективных температур, необходимые для восьми видов. В табл. 1 приведены фенодаты, величина сдвига (разница между датами наступления одной фенофазы в городе и в лесу) и разница в суммах эффективных температур, рассчитанных для каждого фенологического события.

Таблица 1. Сравнительная характеристика фенологического развития восьми видов деревьев в лесу и в городских условиях

ФАЗА	Город	Лес	Сдвиг, сут.	$\Delta\Sigma t_{эф}$, °C	Город	Лес	Сдвиг, сут.	$\Delta\Sigma t_{эф}$, °C	Город	Лес	Сдвиг, сут.	$\Delta\Sigma t_{эф}$, °C
	2019				2020				2021			
Ильм мелколистный												
1	19 апр.	26 апр.	7	32.9	28 апр.	27 апр.	-1	-64.2	22 апр.	23 апр.	1	-34.3
2	28 апр.	1 май	3	-18.3	30 апр.	1 май	1	-49.2	24 апр.	25 апр.	1	-58.0
3	1 май	3 май	2	-30.9	3 май	4 май	1	-56.4	26 апр.	28 апр.	2	-52.0
4	5 май	8 май	3	-29.8	14 май	16 май	2	-52.4	10 май	12 май	2	-51.8
Лиственница Каяндера												
1	8 апр.	14 апр.	6	7.5	25 апр.	24 апр.	-1	-54.8	13 апр.	16 апр.	3	-17.4
2	13 апр.	19 апр.	6	17.9	27 апр.	28 апр.	1	-48.0	15 апр.	19 апр.	4	-6.8
3	25 апр.	26 апр.	1	-31.6	30 апр.	30 апр.	0	-62.1	17 апр.	22 апр.	5	5.5
4	5 июнь	15 июнь	10	32.9	5 июнь	14 июнь	9	38.6	10 июнь	16 июнь	6	-21.06
Аралия высокая												
1	15 апр.	26 апр.	7	64.8	26 апр.	3 май	7	18.1	18 апр.	22 апр.	4	-1.7
2	24 апр.	5 мая	11	65.6	30 апр.	8 май	8	31.0	21 апр.	26 апр.	5	-7.6
3	30 апр.	10 май	10	51.5	2 май	12 май	10	47.2	24 апр.	8 май	14	78.1
4	7 май	15 май	8	33.2	9 май	20 май	11	48.4	5 май	15 май	10	39.1
Маакия амурская												
1	30 апр.	10 май	10	51.5	2 май	10 май	8	24.3	3 май	10 май	7	8.0
2	4 май	15 май	11	64.7	8 май	13 май	5	-12.3	6 май	12 май	6	-9.5
3	9 май	20 май	11	79.7	11 май	15 май	4	-26.9	11 май	16 май	5	-14.4
4	18 май	25 май	7	33.9	20 май	22 май	2	-67.9	20 май	21 май	1	-68.2
Виноград амурский												
1	30 апр.				2 май	8 май	6	-0.7	1 май	8 май	7	14.2
4	18 май				22 май	26 май	4	44.16	20 май	22 май	-2	-50.4
Береза плосколистная												
1	16 апр.	26 апр.	10	46.6	27 апр.	30 апр.	3	-29.6	20 апр.	23 апр.	3	-11.3
2	22 апр.	2 май	10	41.9	1 май	3 май	2	-33.1	24 апр.	27 апр.	3	-24.8
3	28 апр.	7 май	9	36.2	4 май	6 май	2	-45.4	28 апр.	4 май	6	0.5
4	11 июнь	22 июнь	11	36.5	14 июнь	21 июнь	7	-30.5	12 июнь	20 июнь	8	-4.0
Липа амурская												
1	28 апр.	7 май	9	44.2	29 апр.	6 май	7	16.1	25 апр.	5 май	10	38.5
2	3 май	10 май	7	28.8	3 май	10 май	7	13.5	28 апр.	8 май	10	43.0
3	7 май	14 май	7	27.7	6 май	14 май	8	28.5	4 май	12 май	8	14.7
4	13 май	20 май	7	40.6	11 май	20 май	9	20.1	15 май	20 май	12	-2.02
5	8 июль	15 июль	7	-31.3	25 июнь	5 июль	10	16.9	22 июнь	5 июль	13	87.75
Черемуха обыкновенная												
1	3 апр.	14 апр.	11	29.2	20 апр.				7 апр.	10 апр.	3	-21.0
2	10 апр.	17 апр.	7	24.9	24 апр.				10 апр.	13 апр.	3	-15.1
3	18 апр.	20 апр.	2	-24.6	27 апр.				15 апр.	18 апр.	3	-17.8
4	24 апр.	28 апр.	4	-9.2	4 май	3 май	-1	-70.9	26 апр.	28 апр.	2	-32.3
5	8 май	13 май	5	-8.6	9 май	12 май	3	-34.0	29 апр.	10 май	11	49.0

Обозначения: $\Delta\Sigma t_{эф}$ – разница в суммах эффективных температур между городом и лесом. Фенологические фазы: 1 – начало сокодвижения (весеннего «плача»), 2 – набухание почек, 3 – начало развития листьев, 4 – начало роста побега, 5 – массовое цветение.

Даты наступления фенологических фаз по годам сильно отличаются. Например, начало сокодвижения у аралии высокой (*Aralia elata* (Miq.) Seem.) в 2020 г. началось на 15 дней позже, чем в 2019 г. Поздние фазы развития по годам происходят более синхронно, чем ранние.

Среднее значение сдвига даты наступления фенологических фаз в городе на более ранние сроки относительно леса, по данным табл. 1, составляет 5.2 дня. При этом у теплолюбивых, южных видов (маакия амурская (*Maackia amurensis* Rupr.), аралия высокая), эта величина существенно больше — 7.7 дня. Полученные величины сдвига фенофаз в городе относительно леса близки к определенным в Европе (1–11 дней в Мадриде) (Galan Diaz, 2023). В обзоре о фенологии растений в городах Северного полушария максимальная разница между началом вегетации в городе и на загородной территории в азиатском регионе составила 20 дней (Ruan, 2019). Различия в суммах эффективных температур, необходимых для начала фенофаз, указанных в табл. 1 по всему массиву данных, составляют 7–80 °С со средним значением 30 °С. В целом сумма эффективных температур для конкретной фазы в городе и в лесу изменяется незначительно, что указывает на отсутствие зависимости между этим показателем и особенностями погоды и климата конкретного года. Например, для начала развития хвои у лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Мауг) в лесу в 2020 г. потребовалась сумма эффективных температур 154.5, а в 2021 г. — 163.6, при этом в 2021 г. фаза наступила на 8 дней позже. Отрицательные и положительные разности сумм эффективных температур в табл. 1 возникают, вероятно, как следствие влияния на фенологическое развитие других факторов (осадки, облачность, влажность почвы). Важным результатом здесь является иллюстрация относительно

малых различий в абсолютных значениях $\Sigma t_{эф}$ между лесом и городом на фоне значительных сдвигов в датах. Ключевую роль температуры в фенологическом развитии деревьев в регионе исследования иллюстрируют многолетние данные по климатической обусловленности фенофаз у черемухи обыкновенной (*Padus avium* Mill.) в г. Уссурийске (рис. 3).

Сдвиги фенодат по годам у черемухи доходили до двух недель, при этом большинство фенологических фаз начиналось в разные годы при близких суммах эффективных температур. Количество осадков, напротив, было сильно различным на дату наступления конкретной фенофазы в разные годы. Древесные растения в Южном Приморье начинают рост и развитие независимо от частоты и обилия осадков и, следовательно, влажности почвы. Количество тепла является хотя и не единственным, но ключевым предиктором весенних фенологических фаз у растений в регионе исследования. В аридных регионах (Китай) главным фактором, запускающим весенние фенофазы, становятся осадки (Wang, 2022).

Из всех наблюдаемых пород у черемухи обыкновенной — вида с самым ранним фенологическим развитием — наиболее тесная связь суммы эффективных температур и наступления той или иной весенней фенофазы. Факт более высокой чувствительности к температуре раннесезонных видов растений описан и в других исследованиях (Wolkovich et al., 2012). Поэтому черемуха, по сравнению с остальными древесными породами, является лучшим биоиндикатором климатических изменений в условиях Южного Приморья и, учитывая ее повсеместное распространение, рекомендуется к включению в списки наблюдаемых видов в городах в будущем.

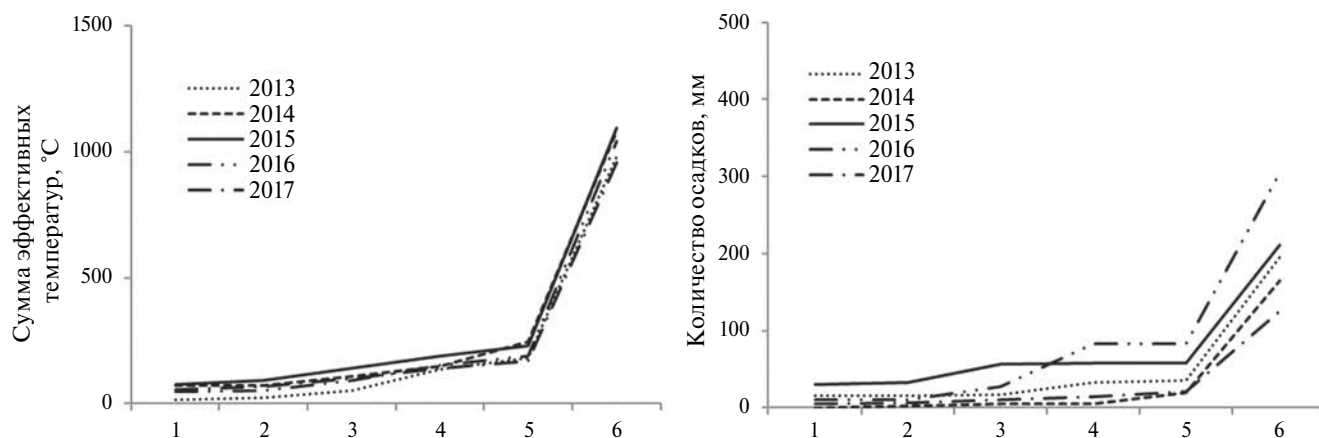


Рис. 3. Суммы эффективных температур и суммы осадков на даты начала шести фенологических фаз черемухи обыкновенной (1 — начало сокодвижения, 2 — набухание почек, 3 — раскрытие почек, 4 — разветвление листьев, 5 — начало роста побегов, 6 — одревеснение побегов).

Ранее на основе данных фенологических наблюдений нами была составлена шкала теплолюбия древесных пород, которая в целом хорошо согласовывалась с другими шкалами теплолюбия (Иванов, Цыганова, 2014). Данные новых наблюдений позволяют расширить и уточнить эту шкалу. Ряд древесных пород, начинающийся с самой теплолюбивой, выглядит следующим образом: виноград амурский (*Vitis amurensis* Rupr.), маакия амурская, абрикос маньчжурский (*Prunus mandshurica* (Maxim.) Koehne), ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai), аралия высокая, пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.), липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.), ильм мелколистный (*Ulmus parvifolia* Jacq.), береза даурская (*Betula dahurica* Pall.), береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukacz.), лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.), черемуха обыкновенная. Этот ряд согласуется и с взаимным расположением северных границ ареалов видов: например, виды, типичные только для Приморья, начинают вегетацию позже (Иванов, Цыганова, 2014).

Многолетние изменения фенологического развития анализировали, используя публикации по фенологии одних и тех же видов и территорий исследования. По результатам наблюдений Т.Ю. Епифановой (2003), в 1997–2002 г. цветение абрикоса в Уссурийске начиналось 5 мая; средняя дата, по нашим наблюдениям, 28 апреля; начало роста побегов, соответственно, 1 июня и 15 мая. Средний сдвиг фенодат у абрикоса через 17 лет составил 10 дней.

В публикации Т.В. Самойловой (1936) приводятся данные о фенологическом развитии 84 видов древесных и кустарниковых растений в сезон 1934

г. Наблюдения проводили на маршруте, расположенном в 10 км от места наших наблюдений в лесу (с. Каменушка). Четыре вида в списках наблюдений Т.В. Самойловой и нашем – общие (ильм японский (*Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg.), черемуха обыкновенная, липа амурская и аралия высокая), что дает возможность описать изменения в их фенологическом развитии за период 85 лет. Для сравнения мы использовали среднее значение фенодат по нашим наблюдениям за 2019–2021 гг.

Набухание почек сместилось на более ранние сроки: у ильма – на 9 дней, аралии – 4 дня, липы – 3 дня, черемухи – 5 дней. Для фазы начала развития листьев смещение составило: у ильма – 16 дней, аралии – 4 дня, черемухи – 2 дня. Начало развития у липы, наоборот, сместилось на поздние сроки на 4 дня. Цветение черемухи стало происходить на 9 дней раньше, аралии и липы – на 13 и 6 дней. Средний сдвиг приведенных фенологических событий за 85 лет составил 7 дней.

Сроки наступления весенних фенофаз у растений в Южном Приморье за последние 20 лет гораздо сильнее смещаются в раннюю сторону, чем за последние 85 лет. Такой результат, вероятно, отражает темпы глобального потепления, которое во второй половине XX в. происходило более быстрыми темпами.

Изменение продолжительности вегетационного периода. Для определения продолжительности вегетационного периода использовали данные дистанционного зондирования. Используя ресурс sentinel-hub.com/explore/eobrowsegi, снимки спутников Landsat и Sentinel, для лесного массива дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) в Уссурийском лесничестве определяли даты начала

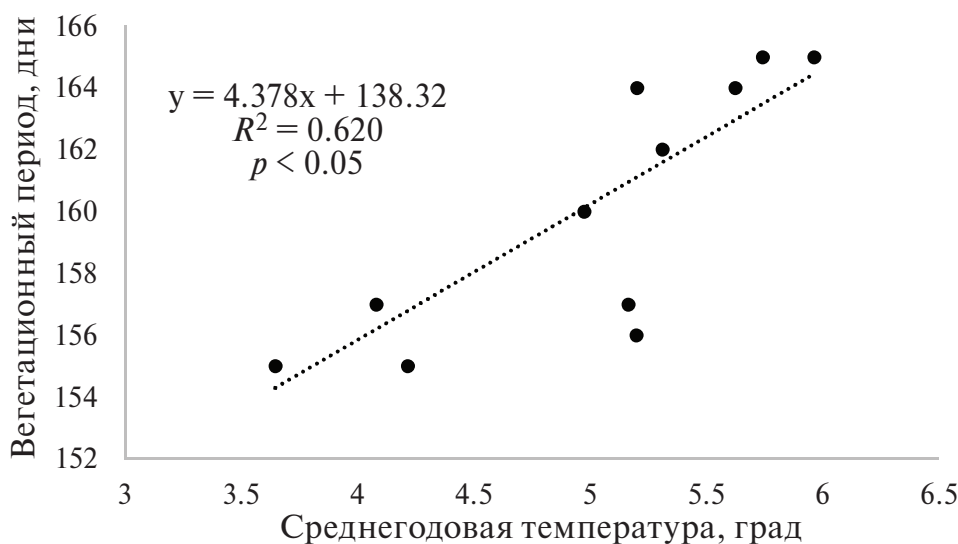


Рис. 4. Зависимость продолжительности вегетационного периода от среднегодовой температуры воздуха для пригородных лесов г. Уссурийска (R^2 – коэффициент детерминации, p – уровень значимости).

и окончания вегетации, индикаторами которых являются изменения цвета пикселей в визуальных каналах с бурой на салатную (весной) и наоборот (осенью). Для определения связи между среднегодовой температурой и продолжительностью вегетационного периода построен график (рис. 4).

Получен значимый тренд увеличения вегетационного периода у дубняков в зависимости от среднегодовой температуры воздуха. С повышением температуры на 1 °С вегетационный период удлиняется на 4.4 суток, и это, прежде всего, связано со смещением его начала на более ранние сроки. Выявлен значимый тренд смещения начала вегетационного периода (за 2011–2023 гг.) на более ранние даты ($R^2 = 0.44$, $p = 0.017$). Подобного закономерного смещения окончания вегетационного периода на поздние сроки не выявлено ($R^2 = 0.18$, $p = 0.170$). Для Северо-Восточного Китая, расположенного в непосредственной близости к Уссурийску, получен очень близкий тренд зависимости продолжительности вегетационного периода от суммы эффективных температур – 4.6 дня °С⁻¹ (Wang, 2022). Среднее значение, полученное по дистанционным данным наблюдений в 32 городах Северного полушария, составляет 3.5 дня °С⁻¹ (Ruan, 2019). Таким образом, в Южном Приморье чувствительность вегетационного периода к среднегодовой температуре оказывается выше, чем в среднем по Северному полушарию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонное развитие растений на юге Приморья иллюстрирует и подтверждает изменение температурного режима, а именно потепление как в краткосрочной, так и в долгосрочной ретроспективе. У древесных растений намечен тренд увеличения продолжительности периода вегетации на фоне растущей за последние годы средней температуры воздуха, при этом особенности распределения осадков в весенний период не сказываются на фенологических датах. Количественные оценки произошедших за последнее время изменений климата позволили соотнести полученные тренды с другими регионами. Полученные многолетние данные о фенологическом развитии в городских и естественных экосистемах являются основой для дальнейших более долгих и детальных наблюдений. Уссурийск – выращенный остров тепла: среднегодовая температуры в городе более чем на градус выше по сравнению с загородными территориями. Городская растительность по срокам весенних фенофаз опережает загородную в среднем на 5 дней (2019–2021 гг.). Представленные в исследовании сведения являются дополнительной иллюстрацией погодных вариаций и изменений климата в Южном Приморье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булыгин Н.Е.* Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л.: ЛТА, 1979. 97 с.
- Елагин И.Н.* Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. Красноярск, 1975. С. 3–20.
- Епифанова Т.Ю.* Особенности плодоношения абрикоса маньчжурского в Приморском крае // Проблемы сельскохозяйственного производства Приморского края: Матер. конф. молодых ученых. Уссурийск: ПГСХА, 2003. С. 154–157.
- Иванов А.В., Цыганова В.В.* Особенности фенологического развития деревьев, используемых в озеленении г. Уссурийска // Вестник ИрГСХА. 2014. № 64. С. 29–34.
- Каменева Л.А., Кокшеева И.М., Творогов С.П., Богачев И.Г.* Фенологический ответ *Magnolia sieboldii* K. Koch. на климатические изменения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2018. Т. 123. № 1. С. 57–64.
- Марченко А.А., Иванов А.В.* Влияние изменения климата на фенологическое развитие древесных растений в г. Уссурийске // Проблемы региональной экологии. 2021. № 2. С. 5–9.
- Парилова Т.А., Кастрикин В.А., Бондарь Е.А.* Многолетние тенденции сроков наступления фенофаз растений в условиях потепления климата (Хинганский заповедник, Среднее Приамурье) // Влияние изменения климата на экосистемы бассейна реки Амур. М., 2006. С. 47–51.
- Самойлова Т.В.* Фенологические наблюдения над деревьями и кустарниками в бассейне реки Супутинки // Труды Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Хабаровск: Дальгиз, 1936. Т. 1. С. 133–162.
- Санданов Д.В., Rosbakh S., Батоцыренов Э.А., Дулепова Н.А.* Оценка долговременных изменений в фенологии растений на территории Сибири: Мат-лы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, 150-летию основателя и первого директора Григория Леонидовича Граве, 140-летию эколога, профессора Владимира Владимировича Станчинского. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. С. 273–278.
- Семенов С.М., Ясюкевич В.В., Гельвер Е.С.* Выявление климатогенных изменений. М.: Метеорология и гидрология, 2006. 324 с.
- Третий оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации / Под ред. В.М. Катцова. СПб.: Наукоемкие технологии, 2022. 676 с.
- Янцер О.В.* Общая фенология и перспективные направления ее развития // Наука и образование: современные тренды. 2015. № 3 (9). С. 71–80.

- Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S.* Responses of spring phenology to climate change // *New Phytologist*. 2004. V. 162. P. 295–309.
- Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas [Электронный ресурс]. URL: <https://chelsa-climate.org/downloads> (дата обращения: 20.01.2024).
- Dang C., Shao Z., Huang X., Zhuang Q., Cheng G., Qian J.* Climate warming-induced phenology changes dominate vegetation productivity in Northern Hemisphere ecosystems // *Ecological Indicators*. 2023. V.151. № 4. P. 1–10.
- Gaira K.S., Rawal R.S., Rawat B., Bhatt I.D.* Impact of climate change on the flowering of *Rhododendron arboretum* in central Himalaya, India // *Current Science*. 2014. V. 106. № 12. P. 1735–1738.
- Galan Díaz J., Gutierrez-Bustillo A.M., Rojo J.* Influence of urbanisation on the phenology of evergreen coniferous and deciduous broadleaf trees in Madrid (Spain) // *Landscape and Urban Planning*. 2023. V. 235. P. 1–10.
- Garamszegi B., Kern Z.* Climate influence on radial growth of *Fagus sylvatica* growing near the edge of its distribution in Bükk Mts., Hungary // *Dendrobiology*. 2014. V. 72. P. 93–102.
- Gordo O., Sanz J.J.* Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems // *Global Change Biology*. 2010. V. 16. № 3. P. 1082–1106.
- Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V.* Changes in the diversity of conifer–broadleaf forests of southern primorye resulting from selective logging and fires // *Russian Journal of Ecology*. 2022. T. 53. № 2. C. 83–90.
- Jochner S., Menzel A.* Urban phenological studies – past, present, future // *Environmental Pollution*. 2015. V. 203. P. 250–261.
- Menzel A., Yuan Y., Matiu M., Sparks T., Scheifinger H., Gehrig R., Estrella N.* Climate change fingerprints in recent European plant phenology // *Global Change Biology*. 2020. V. 26. № 4. P. 2599–2612.
- Rosbakh S., Hartig F., Sandanov D.V., Bukharova E.V., Miller T.K., Primack, R.B.* Siberian plants shift their phenology in response to climate change // *Global Change Biology*. 2021. V. 27. № 18. P. 4435–4448.
- Ruan Y., Zhang X., Xin Q., Ao Z., Sun Y.* Enhanced Vegetation Growth in the Urban Environment // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2019. V. 124. P. 3831–3846.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F.* Ecological responses to recent climate change // *Nature*. 2002. V. 416. P. 389–395.
- Walker J.J., Beurs K.M., Henebry G.M.* Land surface phenology along urban to rural gradients in the U.S. Great Plains // *Remote Sensing of Environment*. 2015. V. 165. P. 42–52.
- Wang L., De Boeck H., Chen L., Song C., Chen Z., McNulty S., Zhang Z.* Urban warming increases the temperature sensitivity of spring vegetation phenology at 292 cities across China // *Science of the Total Environment*. 2022. V. 834. P. 1–10.
- Wolkovich E.M., Cook B.I., Allen J.M., Crimmins T.M., Betancourt J.L., Travers S.E., Pau S., Regetz J., Davies T.J., Kraft N.J. B., Ault T.R., Bolmgren K., Mazer S.J., McCabe G.J., McGill B.J., Parmesan C., Salamin N.* Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change // *Nature*. 2012. V. 485. P. 494–497.
- Yang L., Zhao S.* A stronger advance of urban spring vegetation phenology narrows vegetation productivity difference between urban settings and natural environments // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 868. № 11. P. 1–9.
- Zhou D., Zhao S., Zhang L., Liu S.* Remotely sensed assessment of urbanization effects on vegetation phenology in China's 32 major cities // *Remote Sensing of Environment*. 2016. V. 176. P. 272–281.

Temperature Variations and an Urban “Heat Spot” Affect Seasonal Development of Woody Plants in the South of Primorsky Krai

A. A. Marchenko¹, A. V. Ivanov^{2, 3, *}

¹Primorskaya State Agricultural Academy, 44 Bluhera st., Ussuriisk, 692510 Russia

²Institute of geology and natural resources management of the Far Eastern branch of the RAS, Relochniy ln. 1, Blagoveshchensk 675011 Russia

³Far East Forestry Research Institute, Volochaevskaya st. 71, Khabarovsk, 680020 Russia

*E-mail aleksandr86@mail.ru

The study demonstrates the influence of temperature variations, precipitation and the urban heat spot effect on the seasonal development of woody plants. Shifts in woody plants' phenodates caused by temperature changes and associated with the urban heat island effect were determined. Synchronous phenological observations were carried out in 2019–2021 in the Ussuriysk forest district and the city

of Ussuriysk (Primorsky Krai). According to the Timiryazevsky weather station, a significant trend of increasing average annual temperature was noted in the period from 2011 to 2023 at a rate of 0.15 °C year⁻¹. Comparison of the temperature regime in the city and in the forest confirms the presence of the urban heat spot effect. The difference in average monthly temperatures between the city and the forest fluctuated in the range of 0.2–2.5 °C in 2019, and 0.1–1.9 °C in 2020. The temperature in each month was higher in the city than in the forest. Differences in meteorological parameters of the forest and the city lead to a corresponding shift in the timing of the advancement of plants' phenophases. Based on the results of comparison of the 8 species of woody plants' phenological development in urban and forest conditions, it was found that on average the date of the phenological phases advancement in the city comes 5.2 days earlier, and for thermophilic southern species – 7.7 days earlier. Differences in the sums of temperatures required for the onset of a certain phase are within 1–80 °C. Bird cherry is the best bioindicator of climate change in the conditions of Southern Primorye, as this is the species demonstrating the closest relationship between the sum of effective temperatures and spring phenological phases. Using published data of phenological observations in the study area, the average shift in phenodates in plants over 85 years was determined, which averaged 7 days. The duration of the growing season in Southern Primorye is determined by the average annual air temperature. A linear dependence was obtained, showing that with an increase in temperature by 1, the growing season is extended by 4.4 days, and this is primarily due to the shift in the beginning of the growing season to an earlier date.

Keywords: phenology, urban heat spot, climate change, vegetation period.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the key innovative project «Development of a system for ground-based and remote monitoring of carbon pool and greenhouse gases' fluxes on the territory of the Russian Federation; facilitating the creation of a system for registering the data on climate active substances' fluxes and carbon budget in forests and other terrestrial ecosystems» (No. 123030300031-6).

REFERENCES

- Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S., Responses of spring phenology to climate change, *New Phytologist*, 2004, Vol. 162, pp. 295–309.
- Bulygin N.E., *Fenologicheskie nablyudeniya nad drevesnymi rasteniyami* (Phenological observations of woody plants), Leningrad: LTA, 1979, 97 p.
- Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas, available at: <https://chelsea-climate.org/downloads> (January 20, 2024).
- Dang C., Shao Z., Huang X., Zhuang Q., Cheng G., Qian J., Climate warming-induced phenology changes dominate vegetation productivity in Northern Hemisphere ecosystems, *Ecological Indicators*, 2023, Vol. 151, No. 4, pp. 1–10.
- Elagin I.N., Metodika provedeniya i obrabotki fenologicheskikh nablyudenii za derev'yami i kustarnikami v lesu (Methodology for conducting and processing phenological observations of trees and shrubs in the forest), In: *Fenologicheskie metody izucheniya lesnykh biogeotsenozov* (Phenological methods for studying forest biogeocenoses), Krasnoyarsk, 1975, pp. 3–20.
- Epifanova T.Y., Osobennosti plodonosheniya abrikosa man'chzhurskogo v Primorskom krae (Features of fruiting of Manchurian apricot in Primorsky Krai), *Problemy sel'skokhozyaistvennogo proizvodstva Primorskogo kraya* (Problems of agricultural production of Primorsky Krai), Ussuriysk, Young Scientists Conf. Proc., Ussuriysk: PGSKhA, pp. 154–157.
- Gaira K.S., Rawal R.S., Rawat B., Bhatt I.D., Impact of climate change on the flowering of Rhododendron arboretum in central Himalaya, India, *Current Science*, 2014, Vol. 106, No. 12, pp. 1735–1738.
- Galan Díaz J., Gutierrez-Bustillo A.M., Rojo J., Influence of urbanisation on the phenology of evergreen coniferous and deciduous broadleaf trees in Madrid (Spain), *Landscape and Urban Planning*, 2023, Vol. 235, pp. 1–10.
- Garamszegi B., Kern Z., Climate influence on radial growth of Fagus sylvatica growing near the edge of its distribution in Bükk Mts., Hungary, *Dendrobiology*, 2014, Vol. 72, pp. 93–102.
- Gordo O., Sanz J.J., Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems, *Global Change Biology*, 2010, Vol. 16, No. 3, pp. 1082–1106.
- Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V., Changes in the diversity of conifer–broadleaf forests of southern Primorye resulting from selective logging and fires, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 2, pp. 83–90.
- Ivanov A.V., Tsyganova V.V., Osobennosti fenologicheskogo razvitiya derev'ev, ispol'zuemykh v ozelenenii g. Ussuriiska (Peculiarities of phenological development of trees used in urban gardening of Ussuriysk), *Vestnik IrGSKhA*, 2014, No. 64, pp. 29–34.

- Jochner S., Menzel A., Urban phenological studies – past, present, future, *Environmental Pollution*, 2015, Vol. 203, pp. 250–261.
- Kameneva L.A., Koksheeva I.M., Tvorogov S.P., Bogachev I.G., Fenologicheskii otvet *Magnolia sieboldii* K. Koch. na klimaticheskie izmeneniya (Phenological response *Magnolia sieboldii* K. Koch. to climate change), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2018, Vol. 123, No. 1, pp. 57–64.
- Marchenko A.A., Ivanov A.V., Vliyanie izmeneniya klimata na fenologicheskoe razvitie drevesnykh rastenii v g. Ussuriiske (Impact of weather variation on phenological development of woody plants in Ussuriysk), *Problemy regional'noi ekologii*, 2021, No. 2, pp. 5–9.
- Menzel A., Yuan Y., Matiu M., Sparks T., Scheffinger H., Gehrig R., Estrella N., Climate change fingerprints in recent European plant phenology, *Global Change Biology*, 2020, Vol. 26, No. 4, pp. 2599–2612.
- Parilova T.A., Kastrikin V.A., Bondar' E.A., Mnogoletnie tendentsii srokov nastupleniya fenofaz rastenii v usloviyakh potepleniya klimata (Khinganskii zapovednik, Srednee Priamur'e) (Long-term trends in the timing of the onset of plant phenophases in conditions of climate warming (Khingan Nature Reserve, Middle Amur Region)), In: *Vliyanie izmeneniya klimata na ekosistemy basseina reki Amur* (The impact of climate change on the ecosystems of the Amur River basin), Moscow, 2006, pp. 47–51.
- Rosbakh S., Hartig F., Sandanov D.V., Bukharova E.V., Miller T.K., Primack, R.B., Siberian plants shift their phenology in response to climate change, *Global Change Biology*, 2021, Vol. 27, No. 18, pp. 4435–4448.
- Ruan Y., Zhang X., Xin Q.,-Ao Z., Sun Y., Enhanced Vegetation Growth in the Urban Environment, *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2019, Vol. 124, pp. 3831–3846.
- Samoilova T.V., Fenologicheskoe nablyudeniya nad derev'yami i kustarnikami v basseine reki Suputinki (Phenological observations of trees and shrubs in the Suputinka River basin), In: *Trudy Gornotaeznoi stantsii DVFAN SSSR* (Proceedings of the Mountain Taiga Station of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences), Khabarovsk: Dal'giz, 1936, Vol. 1, pp. 133–162.
- Sandanov D.V., Rosbakh S., Batotsyrenov E.A., Dulepova N.A., Otsenka dolgovremennykh izmenenii v fenologii rastenii na territorii Sibiri (Assessment of long-term changes in plant phenology in Siberia), Moscow, Proc. of the All-Russian conference with international participation dedicated to the 90th anniversary of the organization of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve, the 150th anniversary of the founder and first director Grigory Leonidovich Grave, the 140th anniversary of the ecologist, professor Vladimir Vladimirovich Stanchinsky, Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, pp. 273–278.
- Semenov S.M., Yasyukevich V.V., Gel'ver E.S., *Vyyavlenie klimatogennykh izmenenii* (Identification of Climatogenic Changes), Moscow: Meteorologiya i gidrologiya, 2006, 324 p.
- Tretii otsenochnyi doklad Rosgidrometa ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiiskoi Federatsii* (Roshydromet's third assessment report on climate change and its consequences in the Russian Federation), Saint Petersburg: Naukoemkie tekhnologii, 2022, 676 p.
- Walker J.J., Beurs K.M., Henebry G.M., Land surface phenology along urban to rural gradients in the U.S. Great Plains, *Remote Sensing of Environment*, 2015, Vol. 165, pp. 42–52.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., Ecological responses to recent climate change, *Nature*, 2002, Vol. 416, pp. 389–395.
- Wang L., De Boeck H., Chen L., Song C., Chen Z., McNulty S., Zhang Z., Urban warming increases the temperature sensitivity of spring vegetation phenology at 292 cities across China, *Science of the Total Environment*, 2022, Vol. 834, pp. 1–10.
- Wolkovich E.M., Cook B.I., Allen J.M., Crimmins T.M., Betancourt J.L., Travers S.E., Pau S., Regetz J., Davies T.J., Kraft N.J. B., Ault T.R., Bolmgren K., Mazer S.J., McCabe G.J., McGill B.J., Parmesan C., Salamin N., Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change, *Nature*, 2012, Vol. 485, pp. 494–497.
- Yang L., Zhao S., A stronger advance of urban spring vegetation phenology narrows vegetation productivity difference between urban settings and natural environments, *Science of the Total Environment*, 2023, Vol. 868, No. 11, pp. 1–9.
- Yantser O.V., Obshchaya fenologiya i perspektivnye napravleniya ee razvitiya (General phenology and promising directions of its development), *Nauka i obrazovanie: sovremennye trendy*, 2015, No. 3 (9), pp. 71–80.
- Zhou D., Zhao S., Zhang L., Liu S., Remotely sensed assessment of urbanization effects on vegetation phenology in China's 32 major cities, *Remote Sensing of Environment*, 2016, Vol. 176, pp. 272–281.

УДК 631.527

КРИТЕРИИ ОТБОРА ПЛЮСОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ С МАЛЫМ ЧИСЛОМ ДЕРЕВЬЕВ

© 2024 г. Ю. И. Сухоруких^а, *, С. Г. Биганова^а^аМайкопский государственный технологический университет, ул. Первомайская, д. 191,
г. Майкоп, Республика Адыгея, 385000 Россия

*E-mail: drsuchor@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 03.07.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

Создание новых высокопродуктивных полезащитных лесных полос связано с использованием соответствующего селекционного материала. С этой целью выделяют и создают различные объекты постоянной лесосеменной базы, к числу которых относятся плюсовые насаждения. Нередко в сложных агроусловиях это небольшие участки малой численности, и для них отсутствуют критерии выделения. Целью настоящей работы является разработка критериальных показателей выделения плюсовых насаждений малой численности в полезащитных лесных полосах. Исследования проводили в полезащитных лесных полосах из 5 наиболее распространенных на Северо-Западном Кавказе древесных видов – дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), робинии псевдоакация (акация белая) (*Robinia pseudoacacia* L.), ясеня ланцетного (*Fraxinus lanceolata* B.), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), гледичии трехколючковой (*Gleditschia triacanthos* L.). Возраст растений – от 42 до 57 лет, продуктивность – I – II бонитет. Заложено 35 пробных площадей (ПП) численностью 30 особей каждая. Пробные площади (по 5 в каждой полезащитной полосе) располагались рядом, и на них отдельно осуществляли селекционную оценку в соответствии с методикой Сухоруких-Бигановой. В камеральных условиях для каждого вида последовательно формировали массив данных за счет присоединения к ним рядом находящихся ПП до достижения численности выборки в 150 особей. Выявлено, что количество минусовых деревьев в выборках не зависит от породного состава (коэффициент сопряженности Пирсона – 0.065, Хи-квадрат – 2.446, значимость – 0.99) и изменяется параллельно при различных вариантах отбора (Т-параллельность – 0.1467, значимость – 0.8827). Между количеством минусовых деревьев и численностью особей в лесной полосе выявлена высокая статистическая связь ($R^2 = 0.9678 - 0.981$). Вычислены адекватные модели этой зависимости, и на их основе определено количество минусовых деревьев при различной численности особей в плюсовых насаждениях. Оно составило для 30 шт. – 20, 40 шт. – 22, 50–60 шт. – 23, 70 шт. – 24, 80 – 90 шт. – 25, 100 – 110 шт. – 26, 120 – 130 шт. – 27, 140 шт. – 28, 144 – 150 шт. – 29%.

Ключевые слова: полезащитные лесные полосы, плюсовые насаждения, критерии, отбор, модели, численность, минусовые деревья.

DOI: 10.31857/S0024114824050064 EDN: OWWVCSJ

Полезащитные лесные полосы играют важную роль на агроландшафтах и прилегающих территориях. Они обеспечивают увеличение урожаев сельскохозяйственных культур (Панфилова и др., 2019; Танюкевич и др., 2020; Kulik et al., 2023), предотвращают деградацию почв (Mikhin et al., 2020; Чевердин и др., 2023), способны производить продукты питания (Elevitch et al., 2018; Lovell et al., 2023), повышают продуктивность, устойчивость ландшафтов, продуцируют кислород и депонируют

углерод, являются экологическим каркасом в малолесных районах и др. (Стратегия..., 2018; Mikhin et al., 2020). Современное состояние большинства защитных лесных насаждений в Российской Федерации, к которым относятся и полезащитные лесные полосы, оценивается как неудовлетворительное (Вараксин, Вайс, 2016; Соломенцева, 2022). Необходима реконструкция старых и создание новых защитных насаждений (Стратегия..., 2018; Манаенков, 2023). Выращивание таких

высокопродуктивных объектов связано со многими факторами, при этом важнейшая роль отводится отбору перспективного генофонда (Крючков, Стольников, 2018; Сухоруких и др., 2023). Для этого выделяют и создают различные объекты, среди которых особая значимость в ближайшее время будет принадлежать плюсовым насаждениям (Сухоруких, Биганова, 2023). К ним относят самые высококачественные, высокопродуктивные и устойчивые для конкретных условий среды участки лесных растений (Владимиров, Скорик, 2014; Приказ..., 2016; Кострикин и др., 2021). Это наиболее быстро формируемые объекты, с которых в короткий срок после аттестации возможно использовать улучшенный селекционный семенной материал для создания новых поlezащитных лесных полос (Сухоруких, Биганова, 2023).

Выделяют плюсовые насаждения на основе селекционной инвентаризации (Кострикин и др., 2021; Kryuchkov et al., 2023), а заключение о соответствии делают с учетом количества минусовых деревьев (Кострикин и др., 2021; Сухоруких, Биганова, 2023).

В поlezащитных лесных полосах растения находятся в жестких лесорастительных условиях, и в течение жизни среди них осуществляется естественный отбор наиболее приспособленных организмов (Kryuchkov et al., 2023). Такие участки являются наиболее подходящими для выделения перспективного генофонда для создания новых поlezащитных лесных полос в аналогичных условиях. Учитывая специфику поlezащитного разведения при селекционной инвентаризации у отбираемых генотипов, принимают во внимание превышение по средней высоте, устойчивость, санитарное состояние (Сухоруких, Биганова, 2023; Сухоруких и др., 2023).

Для отбора плюсовых насаждений численностью более 144 особей в поlezащитных лесных полосах разработаны соответствующие критерии. Согласно им, количество минусовых деревьев не должно превышать 29%. При этом отмечается, что для выделения плюсовых насаждений меньшей численности необходимо уточнение критериальных показателей (Сухоруких, Биганова, 2023). Во многих случаях лесные полосы в силу различных причин на своем протяжении включают участки различной продуктивности и состояния. Вследствие этого отбираемые в них плюсовые насаждения могут иметь небольшую численность. Это делает проблему определения критериальных показателей выделения плюсовых насаждений на участках малой численности особо актуальной. Такое положение дел в практической селекции имеет место и в лесных насаждениях, где минимальная численность особей составляет 27 шт. (Кострикин и др., 2021).

Цель исследования — разработать критерии выделения плюсовых насаждений малой площади и численности менее 144 особей при их отборе в поlezащитных лесных полосах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в центральной части Северо-Западного Кавказа, на территории Краснодарского края и Республики Адыгеи. В 5 продуктивных поlezащитных лесных полосах из наиболее распространенных в регионе видов растений — дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), робинии псевдоакации (акация белая) (*Robinia pseudoacacia* L.), ясеня ланцетного (*Fraxinus lanceolata* B.), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), гледичии трехлопучковой (*Gleditschia triacanthos* L.) заложено 35 пробных площадей, по 7 для каждого вида. Возраст растений — от 42 до 57 лет, продуктивность — I — Ib бонитет, количество минусовых деревьев на учетных участках поlezащитных лесных полос не превышает 29%. Пробные площади численностью 30 растений каждая располагались рядом в каждой поlezащитной полосе, и на них отдельно осуществляли селекционную оценку в соответствии с методикой (Сухоруких, Биганова, 2023; Сухоруких и др., 2023).

По итогам инвентаризации для каждого вида выбирали две ПП с наименьшим количеством минусовых деревьев (вариант 1 и 2) и осуществляли камеральное последовательное формирование массива данных за счет присоединения к ним рядом находящихся ПП до достижения численности выборки в 150 особей. Таким образом, для каждой древесной породы сформированы по два массива данных (вариант 1 и 2) различной численности из 5 ПП каждый, причем некоторые ПП присутствовали в обоих вариантах. Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программ Microsoft Excel и STADIA 8.0 для Windows. Сравнение углов наклона моделей изменения количества минусовых деревьев в зависимости от численности особей на пробных площадях осуществляли согласно рекомендациям по значениям углов наклона (Кулаичев, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Доля минусовых деревьев на участках, отбираемых в качестве плюсовых насаждений в поlezащитных лесных полосах из различных пород в условиях Северо-Западного Кавказа, представлена в табл. 1.

Статистический анализ данных табл. 1 не выявил сопряженности видового состава с долей (%) минусовых деревьев на пробных площадях (коэффициент сопряженности Пирсона — 0.065, Хи-квадрат — 2.446, значимость — 0.99).

Таблица 1. Количество минусовых деревьев (%) при различной численности особей (шт.) на пробных площадях

Варианты	Численность особей, шт.				
	30	60	90	120	150
Дуб (<i>Quercus robur</i> L.) 57 лет, I бонитет					
1	16.67	16.67	23.33	25.83	26.00
2	20.00	26.67	26.67	28.33	26.67
(1 + 2)/2	18.33	21.67	25.00	27.08	26.33
Ясень ланцетный (<i>Fraxinus lanceolata</i> V.) 42 года, I бонитет					
1	20.00	23.33	23.33	23.33	26.67
2	13.33	20.00	27.78	25.83	28.00
(1 + 2)/2	16.67	21.67	25.56	24.58	27.33
Ясень обыкновенный (<i>Fraxinus excelsior</i> L.) 52 года, Iб бонитет					
1	20.00	23.33	21.11	25.83	24.67
2	16.67	21.67	25.56	24.17	25.33
(1 + 2)/2	18.33	22.50	23.33	25.00	25.00
Акация (<i>Robinia pseudoacacia</i> L.) 42 года, I бонитет					
1	16.67	28.33	28.89	28.33	28.67
2	23.33	23.33	26.67	30.00	30.67
(1 + 2)/2	20.00	25.83	27.78	29.17	29.67
Гледичия (<i>Gleditschia triacanthos</i> L.) 47 лет, Ia бонитет					
1	23.33	25.00	28.89	30.00	28.00
2	26.67	28.33	27.78	27.50	29.33
(1 + 2)/2	25.00	26.67	28.33	28.75	28.67
Среднее по всем породам					
1	19.33	23.33	25.11	26.67	26.80
2	20.00	24.00	26.89	27.17	28.00
(1 + 2)/2	19.67	23.67	26.00	26.92	27.40

Аналогичные результаты получены при изучении участков большей численности (Сухоруких, Биганова, 2023). Анализ средних вариантов 1, 2 по значениям коэффициентов наклона выявил параллельность увеличения количества минусовых деревьев (Т-параллельность – 0.1467, значимость – 0.8827) при возрастании численности растений на изучаемых объектах с 30 до 150 рамет.

На основании средних значений вариантов 1, 2 и их среднего (1 + 2) / 2 по 5 породам вычислены модели изменения количества минусовых деревьев при разной численности растений на пробных площадях в различных вариантах отбора (рис., а, б, в).

Результаты, представленные на рис., а, б, в, указывают на высокую статистическую связь

(0.9678 – 0.981) между количеством минусовых деревьев и численностью особей на изучаемых объектах. По вычисленным моделям сделан прогноз максимально допустимого количества минусовых деревьев на участках, отбираемых в качестве плюсовых насаждений в полевых защитных лесных полосах (табл.2).

Как следует из данных табл. 2, различие между вариантами отбора в изучаемых пределах численности особей незначительно и составляет 0.35 – 1.14%.

Сравнение количества минусовых деревьев при численности растений на отбираемых участках в 144 и 150 шт., определенных по моделям (рис. а, б, в) и нормативным литературным данным (Сухоруких, Биганова, 2023), выявило, что результаты

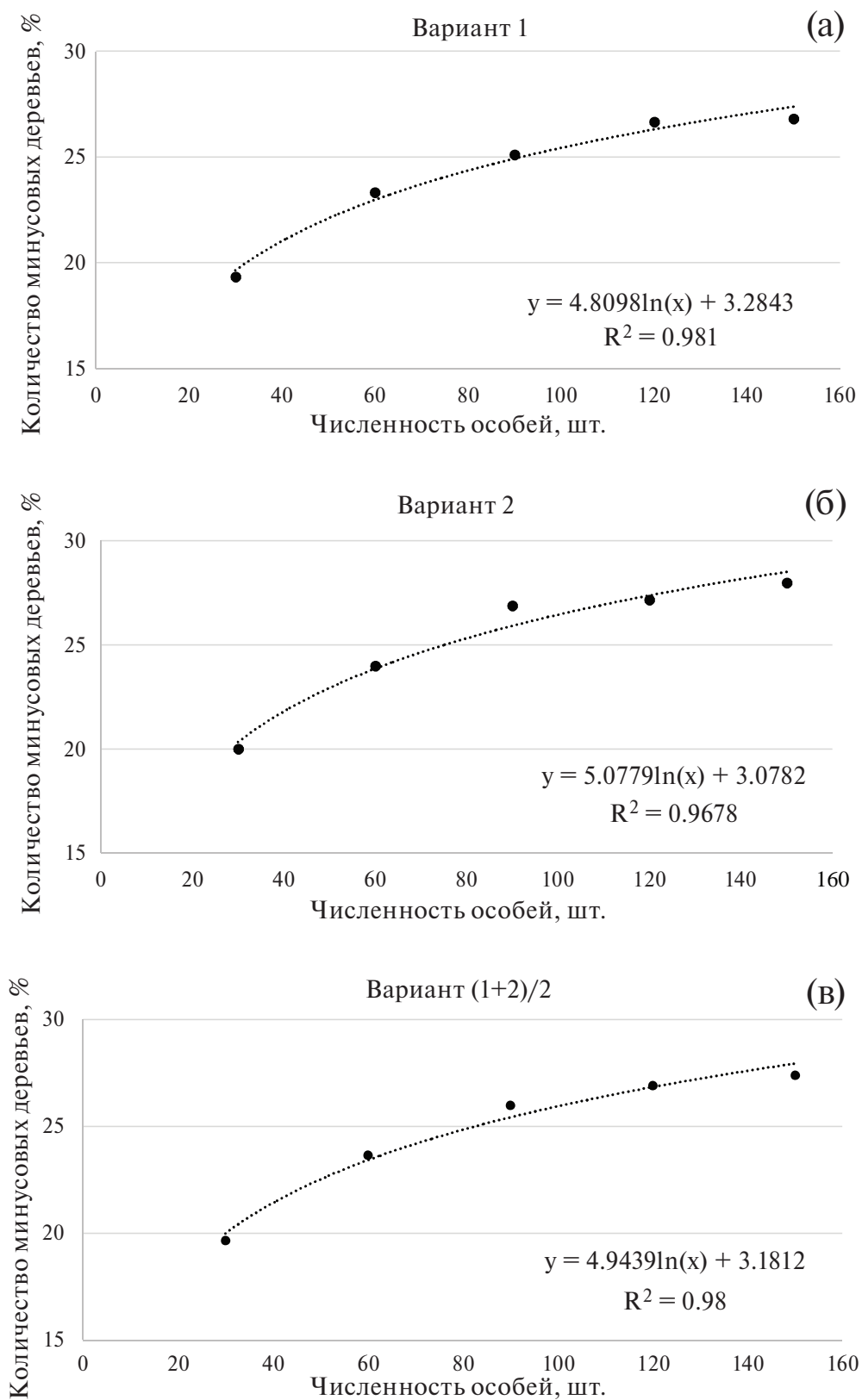


Рисунок. Зависимость количества минусовых деревьев (%) от числа особей на пробных площадях в полезационных лесных полосах по вариантам отбора и среднего между ними: а – вариант 1, б – вариант 2, в – среднее вариантов (1 + 2) / 2.

Таблица 2. Расчетное максимально допустимое количество (%) минусовых деревьев в плюсовых насаждениях различной численности (шт.) по вариантам отбора

Варианты	Численность особей, шт.									
	30	40	50	60	80	100	120	140	144	150
1	19.64	21.03	22.10	22.98	24.36	25.43	26.31	27.05	27.19	27.38
	20	21	22	23	24	25	26	27	27	27
2	20.35	21.81	22.94	23.87	25.33	26.46	27.39	28.17	28.31	28.52
	20	22	23	24	25	26	27	28	28	29
(1–2)/2	20.00	21.42	22.52	23.42	24.85	25.95	26.85	27.61	27.75	27.95
	20	21	23	23	25	26	27	28	28	28
Известный	Не вычислялось								28.65	28.70
									29	29

Примечание. Вторая строка для вариантов – количество (%) минусовых деревьев с округлением расчетных данных.

отличаются незначительно. При численности 144 особей оно составило с вариантом 1 – 1.48, вариантом 2 – 0.36, вариантом $(1 + 2) / 2$ – 0.92; при численности 150 растений – 1.32, 0.18, 0.75% соответственно. Наименьшее отличие между вариантом 2 и нормативным показателем дает основание для принятия его в качестве критерия выделения плюсовых насаждений при их численности 30 шт. – 20, 40 шт. – 22, 50–60 шт. – 23, 70 шт. – 24, 80–90 шт. – 25, 100–110 шт. – 26, 120–130 шт. – 27, 140 шт. – 28, 144 – 150 шт. – 29%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На участках полезащитных лесных полос, отбираемых в качестве плюсовых насаждений, между видовым составом и количеством минусовых деревьев не выявлена достоверная статистическая связь, а численность минусовых деревьев достоверно увеличивается при возрастании выборки на изучаемых объектах. При выделении плюсовых насаждений в полезащитных лесных полосах количество минусовых деревьев, устанавливаемое на основе соответствующей селекционной инвентаризации, не должно превышать следующих критериев: при численности особей 30 шт. – 20, 40 шт. – 22, 50–60 шт. – 23, 70 шт. – 24, 80–90 шт. – 25, 100–110 шт. – 26, 120–130 шт. – 27, 140 шт. – 28, 144 – 150 шт. – 29%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вараксин Г.С., Вайс А.А.* Тенденции состояния полезащитных лесных полос Южной Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 4. С. 86–97.
DOI 10.15372/SJFS20160409
- Владимиров С.Н., Скорик А.С.* Селекционная оценка насаждений и деревьев // Успехи современного естествознания. 2014. № 3. С. 172–173.
- Кострикин В.А., Ширнин В.К., Крюкова С.А.* Критерии оценки плюсовых насаждений дуба // Известия вузов. Лесной журнал. 2021. № 4 (382). С. 68–79.
DOI: 10.37482/0536-1036-2021-4-68-79
- Крючков К.Н., Стольников А.С.* Стратегия сортового семеноводства для искусственного лесоразведения в экстремально засушливых условиях // Научно-аграрный журнал. 2018. № 2 (103). С. 48–50.
- Кулаичев А.П.* Методы и средства комплексного анализа данных. М.: Форум: ИНФРА-М, 2006. 512 с.
- Манаенков А.С.* Подходы к улучшению состояния полезащитных лесных полос на Северном Кавказе // Лесоведение. 2023. № 4. С. 412–426.
- Панфилова Е.Г., Проездов П.Н., Панфилов А.В., Розанов А.В., Исаев Н.К.* Урожайность яровой мягкой пшеницы в зависимости от воздействия системы лесных полос и минеральных удобрений в условиях чернозема южного Приволжской возвышенности // Аграрный научный журнал. 2019. № 7. С. 28–33.
- Приказ Минприроды России от 20.10.2015 № 438 (зарегистрировано в Минюсте России 12.02.2016 № 41078) «Об утверждении Правил создания и

выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов)».

Соломенцева А.С. Состояние древесных растений на объектах защитного лесоразведения и озеленения Калачевского района Волгоградской области // Известия вузов. Лесной журнал. 2022. № 5. С. 58–72. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-5-58-72>

Стратегия развития защитного лесоразведения в Российской Федерации на период до 2025 года / К.Н. Кулик, А.Л. Иванов, А.С. Рулев и др. Волгоград: ФНЦ агроэкологии РАН, 2018. 36 с.

Сухоруких Ю.И., Биганова С.Г. Критерии выделения плюсовых насаждений в полезащитных лесных полосах на Северо-Западном Кавказе // Лесотехнический журнал. 2023. Т. 13. № 3 (51). С. 102–116.

Сухоруких Ю.И., Биганова С.Г., Глинушкин А.П., Свиридова Л.Л. Критерии отбора плюсовых деревьев для защитного лесоразведения // Новые технологии. 2023. Т. 19. № 1. С. 69–79.

Танюкевич В.В., Рулев А.С., Бородычев В.В., Тюрин С.В., Хмелева Д.В., Кваша А.А. Продуктивность и природоохранная роль полезащитных лесонасаждений *Robinia pseudoacacia* Прикубанской равнины // Известия вузов. Лесной журнал. 2020. № 6 (378). С. 88–97.

Чевердин Ю.И., Беспалов В.А., Титова Т.В. Изменение показателей эффективного плодородия почв каменной степи под влиянием лесных полос различной

ландшафтной принадлежности // Агрохимия. 2023. № 9. С. 3–13. DOI 10.31857/S0002188123090041

Elevitch C.R., Mazaroli D.N., Ragone D. Agroforestry Standards for Regenerative Agriculture // Sustainability. 2018. № 10. P. 33–37. <https://doi.org/10.3390/su10093337>

Kryuchkov S.N., Solonkin A.V., Solomentseva A.S. et al. Breeding effect of selection methods (population, seed, and single-plant) at seed sites of various genetic levels in the Volgograd region // E3S Web of Conferences. 2023. V. 395. P. 03001. DOI: 10.1051/e3sconf/202339503001

Kulik K.N., Belyaev A.I., Pugacheva A.M. The role of protective afforestation in drought and desertification control in agro-landscapes // Arid Ecosystems. 2023. V. 13. № 1. P. 1–10.

Mikhin V.I., Taniykevich V.V., Mikhina E.A. Growth and ameliorative role of protective plantation in conditions of forest-steppe zone // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. International Forestry Forum «Forest ecosystems as global resource of the biosphere: calls, threats, solutions». 2020. V. 595. P. 012045. DOI: 10.1088/1755-1315/595/1/012045

Lovell S.T., Krishnaswamy K., Lin C.H., Meier N., Revord R.S., Thomas A.L. Nuts and berries from agroforestry systems in temperate regions can form the foundation for a healthier human diet and improved outcomes from diet related diseases // Agroforestry Systems. 2023. V. 97. № 8. P. 1347–1360. DOI: 10.1007/s10457-023-00858-8

Selection Criteria for Elite Small-Number Forest Stands

Yu. I. Sukhorukikh^{1, *}, S. G. Biganova¹

¹Maykop State Technological University, Pervomayskaya st. 191, Maykop, 385000 Russian Federation

*E-mail: drsuchor@rambler.ru

The creation of new highly productive forest shelterbelts is associated with the use of appropriate seeding material. For this end, permanent forest seed base elements have to be allocated and created, including the elite stands. In difficult agricultural conditions, they often are represented by limited areas of small tree number, with no criteria for their allocation. The aim of this work is to develop criteria for allocating small elite stands in forest shelterbelts. The studies were conducted in forest shelterbelts of the five most common tree species in the North-West Caucasus: pedunculate oak (*Quercus robur* L.), false acacia (*Robinia pseudoacacia* L.), lanceolate ash (*Fraxinus lanceolata* B.), common ash (*Fraxinus excelsior* L.), and honey locust (*Gleditschia triacanthos* L.). The age of the plants ranges from 42 to 57 years, the productivity class ranges from I to Ib. Overall, 35 trial plots (TP) with 30 individuals each were laid out. TP (5 in each field-protective belt) were located near each other, with selection assessment carried out on them separately in accordance with the Sukhorukikh-Biganova method. In laboratory, a data array was successively made up for each species by merging data from adjacent TPs until the sample size reached 150 individuals. It was revealed that the number of minus trees in the samples does not depend on the species composition (Pearson contingency coefficient is 0.065; Chi-square is 2.446; significance is 0.99), but changes in parallel with different selection options (T-parallelism is 0.1467; significance is 0.8827). A high statistical correlation was found between the number of minus trees and the overall number of individuals in the shelterbelt ($R^2 = 0.9678 - 0.981$). Adequate models for this dependence were calculated, and on their basis the ratio of minus trees was determined at different numbers of individuals in plus stands. For 30 overall trees it amounted to 20%, for 40 trees. – 22%, for 50–60 trees. – 23%, for 70 trees. – 24%, for 80–90 trees. – 25%, for 100–110 trees. – 26%, for 120–130 trees. – 27%, for 140 trees. – 28%, and finally, for 144 – 150 trees. – 29%.

Keywords: shelterbelts, elite forest stands, criteria, selection, models, numbers, minus trees.

REFERENCES

Cheverdin Y.I., Bespalov V.A., Titova T.V., *Izmenenie pokazatelei effektivnogo plodorodiya pochv kamennoi stepi pod vliyaniem lesnykh polos razlichnoi landshaftnoi prinadlezhnosti* (Changes in the indicators of effective soil fertility of the stone steppe under the influence of forest strips of various landscape accessories), *Agrokimiya*, 2023, No. 9, pp. 3–13.

Elevitch C.R., Mazaroli D.N., Ragone D., *Agroforestry Standards for Regenerative Agriculture*, *Sustainability*, 2018, No. 10, pp. 33–37.
<https://doi.org/10.3390/su10093337>

Kostrikin V.A., Shirnin V.K., Kryukova S.A., *Kriterii otsenki plusovykh nasazhdenii duba* (Criteria for assessment of plus oak stands), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2021, No. 4 (382), pp. 68–79.

Kryuchkov K.N., Stol'nov A.S., *Strategiya sortovogo semenovodstva dlya iskusstvennogo lesorazvedeniya v ekstremal'no zasushliviyykh usloviyakh* (Strategy of grade seeds for artificial forest in extremely dry conditions), *Nauchno-agronomicheskii zhurnal*, 2018, No. 2 (103), pp. 48–50.

Kryuchkov S.N., Solonkin A.V., Solomentseva A.S. et al., *Breeding effect of selection methods* (population, seed,

and single-plant) at seed sites of various genetic levels in the Volgograd region, *E3S Web of Conferences*, 2023, Vol. 395, Article 03001. DOI: 10.1051/e3sconf/202339503001

Kulaichev A.P., *Metody i sredstva kompleksnogo analiza dannykh* (Means and matters of comprehensive data analysis), Moscow: Forum: INFRA-M, 2006, 511 p.

Kulik K.N., Belyaev A.I., Pugacheva A.M., *The role of protective afforestation in drought and desertification control in agro-landscapes*, *Arid Ecosystems*, 2023, Vol. 13, No. 1, pp. 1–10.

Lovell S.T., Krishnaswamy K., Lin C.H., Meier N., Revord R.S., Thomas A.L., *Nuts and berries from agroforestry systems in temperate regions can form the foundation for a healthier human diet and improved outcomes from diet related diseases*, *Agroforestry Systems*, 2023, Vol. 97, No. 8, pp. 1347–1360. DOI: 10.1007/s10457-023-00858-8

Manaenkov A.S., *Podkhody k uluchsheniyu sostoyaniya polezashchitnykh lesnykh polos na Severnom Kavkaze* (Approaches to improving the state of the shelterbelts in the Northern Caucasus), *Lesovedenie*, 2023, No. 4, pp. 412–426.

Mikhin V.I., Taniykevich V.V., Mikhina E.A., *Growth and ameliorative role of protective plantation in conditions of*

forest-steppe zone, *Forest ecosystems as global resource of the biosphere: calls, threats, solutions*, IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. International Forestry Forum, 2020, Vol. 595, Article 012045, pp. 1–7. DOI: 10.1088/1755-1315/595/1/012045

Panfilova E.G., Proezdov P.N., Panfilov A.V., Rozanov A.V., Isaev N.K., Urozhainost' yarovoi myagkoi pshenitsy v zavisimosti ot vozdeistviya sistemy lesnykh polos i mineral'nykh udobrenii v usloviyakh chernozema yuzhnogo Privolzhskoi vozvysheynosti (The yield of spring wheat depending on influence of the system of forest belts and mineral fertilizers in the conditions of chernozem Southern Volga Upland), *Agrarnyi nauchnyi zhurnal*, 2019, No. 7, pp. 28–33.

Prikaz Minprirody Rossii ot 20.10.2015 № 438 “Ob utverzhdenii Pravil sozdaniya i vydeleniya ob"ektov lesnogo semenovodstva (lesosemennykh plantatsii, postoyannykh lesosemennykh uchastkov i podobnykh ob"ektov)” (Order of the Ministry of Natural Resources of Russia No. 438 dated 20.10.2015 “On approval of the Rules for the creation and allocation of forest seed production facilities (forest seed plantations, permanent forest seed plots and similar facilities)), Registered in the Ministry of Justice of Russia on February 12, 2016, No. 41078.

Solomentseva A.S., Sostoyanie drevesnykh rastenii na ob"ektakh zashchitnogo lesorazvedeniya i ozeleneniya Kalachevskogo raiona Volgogradskoi oblasti (The condition of woody plants at the sites of protective afforestation and landscaping of the Kalachevsky District, Volgograd Region), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2022, No. 5, pp. 58–72. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-5-58-72>

Strategiya razvitiya zashchitnogo lesorazvedeniya v Rossiiskoi Federatsii na period do 2025 goda, (The strategy of

protective forestation development in Russian Federation for a period till 2025 year), Volgograd: FNTs agroekologii RAN, 2018, 36 p.

Sukhorukikh Y.I., Biganova S.G., Glinushkin A.P., Sviridova L.L., Kriterii otbora plyusovykh derev'ev dlya zashchitnogo lesorazvedeniya (Criteria for selecting plus trees for protective forestry), *Novye tekhnologii*, 2023, Vol. 19, No. 1, pp. 69–79.

Sukhorukikh Y.I., Biganova S.G., Kriterii vydeleniya plyusovykh nasazhdenii v polezashchitnykh lesnykh polosakh na Severo-Zapadnom Kavkaze (Selection criteria for plus stands in field-protective forest belts in the North-Western Caucasus), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2023, Vol. 13, No. 3 (51), pp. 102–116.

Tanyukevich V.V., Rulev A.S., Borodychev V.V., Tyurin S.V., Khmeleva D.V., Kvasha A.A. Produktivnost' i prirodookhrannoe znachenie polezashchitnykh lesonasazhdenii *Robinia pseudoacacia* L. Prikubanskoi ravniny (Productivity and environmental role of forest shelterbelts of *Robinia pseudoacacia* L. of the Kuban lowland), *Izv. vuzov. Lesnoi zhurnal.*, 2020, No. 6 (378), pp. 88–97.

Varaksin G.S., Vais A.A., Tendentsii sostoyaniya polezashchitnykh lesnykh polos Yuzhnoi Sibiri (The tendencies in the condition of field-protecting shelter belts in Southern Siberia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 4, pp. 86–97. DOI: 10.15372/SJFS20160409

Vladimirov S.N., Skorik A.S., Seleksionnaya otsenka nasazhdenii i derev'ev (Selection evaluation of stands and trees), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2014, No. 3, pp. 172–173.

УДК 645.01.631

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ ХВОЙНЫХ И ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ¹

© 2024 г. Л. Г. Богатырев^{а, *}, В. А. Кузнецов^а, В. М. Телеснина^а, О. В. Семенюк^а,
А. И. Бенедиктова^а, Ф. И. Земсков^а, М. М. Карпухин^а, В. В. Демина^а

^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119991 Россия

*E-mail: bogatyrev.l.g@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.

После доработки 04.04.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

На основе многолетних исследований лесных подстилок в различных природных зонах предложены факторный, генетический и структурно-функциональный подходы к их изучению. Объектами послужили лесные экосистемы севера Западной Сибири и Русской равнины. В анализ также включены результаты исследования подстилок лесных экосистем Приморья, Сахалина, Камчатки. Факторный подход при изучении подстилок показал преимущественное влияние типа леса, положения в системе геохимического ландшафта, общего рельефа и особенностей увлажнения. В результате анализа географических закономерностей выяснили, что существенное значение для генезиса подстилок перегнойного, или гумифицированного, типа в условиях среднетаежных ландшафтов принадлежит латеральному (проточному) характеру увлажнения, обеспечивающему дополнительный приток кислорода и зольных элементов. В условиях застойного увлажнения независимо от географии регионов подстилки развиваются по торфяному типу. В южной тайге в условиях водораздельных пространств формируются оптимальные предпосылки для развития комплексов деструктивных, ферментативных и гумифицированных подстилок. Климатические факторы в значительной степени определяют скорость разложения органических остатков в зональном ряду, но степень этого влияния зависит от свойств разлагающихся материалов. Показана роль дерева-эдификатора в пространственной неоднородности лесных подстилок, особенно применительно к хвойным породам. Внутрибиогеоценозная изменчивость локальных экологических факторов и, как следствие, свойств подстилок индицируется живым напочвенным покровом. Генетический подход заключается в последовательном описании и диагностике подгоризонтов подстилки, генезис которых используется в номенклатуре подстилок. Это служит основой для классификации подстилок. Утверждается, что правомочность представленной классификации была показана в широком диапазоне биоклиматических условий. Структурно-функциональный подход, предусматривающий проведение компонентного анализа, позволяет оценить характер функционирования лесных подстилок. Выявлена важная роль содержания и доли детрита и легкоразлагаемых компонентов, а также соотношения запасов подгоризонтов подстилки как критерия особенностей функционирования.

Ключевые слова: лесные экосистемы, подстилка, факторы, структурно-функциональный подход, живой напочвенный покров, экологические шкалы.

DOI: 10.31857/S0024114824050073 EDN: OWVTKC

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

Лесные подстилки со времени работ выдающегося лесоведа Г.Ф. Морозова (Морозов, 1926) являются объектом пристального и постоянного внимания со стороны специалистов разных направлений — от лесоводов и экологов до почвоведов.

К настоящему времени получены достоверные данные по характеристике подстилок различных регионов (Волокитина, Софронов, 2008; Орлова,

2011; Брянин и др., 2013), включая городские экосистемы (Калякина и др., 2017), их роли в функционировании наземных экосистем и в мониторинге окружающей среды (Кухта, 1988; Воробейчик, Кайгородова, 2017). На основе статистических методов (Сидорова, Красильников, 2007) оценены закономерности пространственного распределения подстилок (Карпачевский и др., 1980). Продолжает оставаться классический вопрос о единстве классификационных подходов при диагностике подстилок (Богатырев, 1990а). На основе типологии подстилок предложено оценивать устойчивость экологических систем (Попова, 2007).

При оценке общих условий формирования подстилок широко используются различные экологические шкалы (Широких, Мартыненко, 2008). Соотношение углерода в органогенном горизонте по отношению к запасам углерода в минеральной части профиля признано важнейшей характеристикой плодородия лесных почв (Кремер, 1980). На основе географической информационной системы (ГИС) предложен расчет запасов углерода, сосредоточенного в лесных подстилках (Чернова и др., 2021). В зарубежных публикациях показана роль подстилок и корневых систем в поступлении углерода в почву (Ahirwal et al., 2021; Zhang et al., 2023) и значение подстилок как индикаторов потока углерода из почвы (Joshi, Garkoti, 2020). Продолжает оставаться дискуссионным вопрос о связях между биоразнообразием и накоплением почвенного органического вещества (Li et al., 2020). Показаны закономерности изменения соотношения C:N:P в системе растения-подстилка-почва (Bai et al., 2019).

Разложение подстилки признано важнейшим экологическим процессом (Liu et al., 2022), влияющим на все стороны функционирования леса. Установлено ускорение разложения подстилок и выделение CO₂ при дополнительном внесении азота и фосфора. Отдельное направление связано с вопросами деструкции растительных остатков (Ведрова, Решетникова, 2014). Установлено, что разложение листьев быстрее происходит в условиях соответствующего ему типа леса (Pastorelli et al., 2021), а разные деревья различаются по своему влиянию на формирование подстилок и скорость восстановления леса (Getaneh et al., 2022).

Признана роль подстилок при рекультивации нарушенных земель (Singh et al., 2022) и их специфическая роль в гидрологии лесных почв на склонах (Xia et al., 2019), включая влияние на весенний сток (OuYang et al., 2022). Оценена связь продуктивности леса и формирования подстилок в послепожарный период (Sánchez-López et al., 2023), а также воздействующие влажности подстилки на изменение окружающей среды в лесах, включая прогнозирование пожаров (Liu et al., 2022). Большое внимание традиционно уделяется комплексным

методическим работам (Орлова и др., 2015), вопросам биологической активности (Сморкалов, 2016) и изучения биохимических параметров (Майоров, 1963).

Итак, следует признать, что на современном этапе существует довольно широкий спектр исследований, характеризующих генезис лесных подстилок. Но вместе с тем на фоне важнейших и добротных эмпирических обобщений нельзя не обратить внимание на необходимость развития методологии изучения лесных подстилок. Если в почвоведении сформулированы основные подходы к изучению почв и построению классификации на основе факторно-генетического подхода или типологии диагностических горизонтов, то подобные интегральные подходы при изучении подстилок отсутствуют. Между тем такие подходы позволят не только упорядочить разрозненные примеры методических приемов, но и унифицировать их в целях последовательного сопоставления уже имеющихся данных.

Таким образом, целью настоящей работы является поиск интегральных подходов, которые предлагается использовать при исследовании лесных подстилок.

Основная задача сводилась к формулированию подходов к исследованию лесных подстилок: факторного, генетического и структурно-функционального.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами послужили хвойные и хвойно-широколиственные леса. Использованы результаты собственных исследований подстилок, проведенные в широком диапазоне географических условий. Подстилки, развивающиеся в средней тайге Европейского Севера, изучались в лесах Республики Коми, Архангельской и Вологодской областях (Богатырев и др., 1998; Богатырев и др., 2001). Подстилки южно-таежных лесов изучались на примере лесов Костромской и Московской областей (Богатырев и др., 2006; Телеснина и др., 2017). В пределах Чувашии исследовались подстилки в лесах Присурского лесного массива (Богатырев и др., 1997). Лесные подстилки изучались также на территории севера Западной Сибири (п-ов Ямал). Отдельные исследования были проведены в таежных ландшафтах Приморья, Сахалина и Камчатки (Богатырев и др., 2008; Богатырев и др., 2016).

Вторая группа исследований включала стационарные наблюдения за генезисом подстилок на территории Ботанического сада МГУ, на площадках под различными фитоценозами стационарных почвенных лизиметров кафедры общего почвоведения факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова (Глазман и др., 2022), а также в парках Москвы и Подмосковья – Битцевском и Измайловском

(Кузнецов и др., 2015; Семенюк и др., 2017; Телешина и др., 2018; Семенюк и др., 2023). Это позволило установить некоторые особенности влияния городской среды на генезис подстилок.

На всех объектах подстилки изучались применительно к определенному типу лесного фитоценоза на площади не менее 20×20 м, отбор осуществлялся в соответствии с парцеллярной структурой внутри растительного сообщества (при выраженности парцелл или тессер) в повторности не менее 9–10. Подстилки отбирали по подгоризонтам, все результаты (запасы подстилок и их фракций) рассчитывали на абсолютно сухую массу.

Изучение лесных подстилок включало широкий спектр проблем – от обсуждения места подстилки в системе лесных биогеоценозов (Богатырев, 1990б) до генезиса и классификации (Богатырев, 1990а). Новым в настоящей работе является формулирование нескольких подходов к изучению подстилок: факторного, генетического, структурно- функционального.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Факторный подход к изучению подстилок

Ведущую роль биоклиматических условий трудно переоценить при обсуждении генезиса подстилок. Не случайно при обсуждении генезиса подстилок ведущее место всегда отводится принадлежности места исследования к определенной подзоне в системе таежных экосистем. Биоклиматический принцип является одним из основополагающих в рамках общего почвоведения. Остановимся на важнейших закономерностях генезиса подстилки, установленных на основе собственных исследований, в географическом аспекте.

В ходе исследования процессов деструкции естественного и стандартного растительного материала, проведенного в широком диапазоне климатических условий, было показано (Земсков, 2021), что разложение образцов стандартизированной древесины контролируется преимущественно климатическими факторами – температурой и влажностью, как в зональном ряду (Московская обл. – Тульская обл. – Липецкая обл. – Воронежская обл. – Волгоградская обл.), так и в пределах каждой зональной группы опытных площадок. Схожие, хотя и менее значимые закономерности отмечены для образцов стандартизированной целлюлозы. Для скорости разложения образцов активных фракций местных подстилок, по мнению Л.О. Карпачевского (1977), напротив, не выявлено прямой связи с климатом.

Таким образом, климатические факторы оказывают влияние на скорость разложения, однако мера их влияния в значительной степени определяется

свойствами самого материала, такими как химический состав, структура, размерность частиц и вододерживающая способность.

Бесспорно, что в пределах южно-таежной подзоны относительно благоприятные условия для развития комплексов деструктивных, ферментативных и гумифицированных подстилок складываются в автономных, хорошо дренированных ландшафтах (Богатырев и др., 2013). В лесах северной тайги Республики Коми в условиях заболоченности водоразделов развитие подстилок идет по торфянистому типу, тогда как в условиях песчаных, хорошо дренированных ландшафтов – по инкрустированному типу, при котором многолетний опад накапливается между пододеями лишайников и не образует системы сопряженных горизонтов. В этом случае составляющие подстилки подвергаются постоянному выщелачиванию и воздействию ферментов, выделяемых лишайниками, и для подсчета общего запаса подстилки данный материал следует отделить от лишайников. Вместе с тем оказалось, что в условиях Республики Коми, а именно на территории Тобыньского и Кедвинского лесничеств, центры гумификации органического вещества, в пределах которых развиваются гумифицированные и перегнойные подстилки, смешиваются к склоновым ландшафтам. Для них свойственно проточное увлажнение, обусловленное верховодкой, что создает благоприятные условия для процессов гумификации. Обычно это характерно для еловых насаждений. Данное явление предвосхитил еще В.Н. Сукачев, отмечая высокую продуктивность ельников приручейниковых. Приуроченность лесных экосистем к склоновым ландшафтам обуславливает более высокий уровень накопления гумуса в почве и формирование гумифицированных подстилок и в широколиственных насаждениях, что показано для условий Тульских засек. Однако в этом случае ведущее место принадлежит не верховодке, а почвенно-грунтовым водам.

Из приведенных выше примеров хорошо видна роль не только общих биоклиматических условий, но и характера увлажнения и водного режима, а также типа леса, которые детерминированы положением в рельефе на уровне геохимического ландшафта.

Признавая за типом леса ведущее значение, подчеркнем, что при его определении, несомненно, должна быть использована типология леса В.Н. Сукачева.

Являясь важнейшим компонентом лесного биогеоценоза, подстилка последовательно отражает в своем строении особенности состояния лесных биогеоценозов, включая тип леса и особенности преобразования наземного детрита. Поэтому первым шагом в исследовании подстилок является краткое описание географического ландшафта,

положение в системе геохимического ландшафта, тип местообитания, тип леса: его возраст, состав древостоя, сомкнутость крон, характер наземного покрова. Первостепенное значение в лесных экосистемах принадлежит ведущим древесным породам-эдификаторам, изначально детерминирующим компонентный и фракционный состав опада, обуславливающим пространственную структуру напочвенного покрова и определяющим этапы формирования лесных подстилок.

Информативным индикатором изменения локальных экологических условий, в частности увлажнения, служит живой напочвенный покров – травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Поэтому изучению особенностей подстилки в лесных биогеоценозах закономерно предшествует изучение экологических особенностей живого напочвенного покрова. Детальная экологическая характеристика условий функционирования фитоценоза и, как следствие, формирования подстилки, предполагает использование классификации эколого-ценотических свит А.А. Ниценко (1969), что позволяет установить, в каких условиях увлажнения формируется и функционирует система «растения – подстилка». Соотношение видов разных экологических свит адекватно отражает локальные экологические условия – так, например, повышенное участие в живом напочвенном покрове видов нитрофильно-теневой свиты (мерингия трехжилая (*Moehringia trinervia* (L.) Clairv.), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium* L.)) может свидетельствовать о периодическом переувлажнении в сочетании с повышенной трофностью, в то время как высокая доля видов водно-болотных свит (камыш лесной (*Scirpus sylvaticus* L.), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.)) – о постоянном переувлажнении.

Одновременное использование разных экологических шкал – диапазонных (шкалы Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983)), точечных (шкалы Е. Landolt (1977) и Н. Ellenberg (1991)) – способствует получению объективной картины экологического состояния изучаемого биогеоценоза, в частности адекватной оценки влажности и трофности и, как следствие, потенциальной интенсивности биологического круговорота и условий развития подстилки (Телеснина и др., 2017). При использовании диапазонных шкал для живого напочвенного покрова фитоценоза целесообразно определять средневзвешенную середину интервала баллов влажности (трофности) с учетом обилия или биомассы видов. С помощью точечных шкал можно выделить группы видов по отношению к увлажнению, кислотности, обогащенности азотом, а также обогащенности почв органическим

веществом (шкала Ландольта). По соотношению обилия (биомассы) видов разных экологических групп можно судить о локальных экологических условиях, которые напрямую связаны с условиями формирования лесных подстилок. Так, для мелколиственных заболоченных лесов Подмосквы выявлена связь увеличения мощности и запасов подстилки по мере возрастания увлажнения с увеличением балла влажности Л.Г. Раменского и доли видов водно-болотных свит (Телеснина и др., 2023).

Выдающийся исследователь в области лесного почвоведения Л.О. Карпачевский показал, что мощность подстилки и другие свойства характеризуются пространственным варьированием, обусловленным микрорельефом, деятельностью биоты и парцеллярным строением напочвенного покрова (Карпачевский, 1981). Таким образом, выделяются тессеры – последовательные зоны приствольных, подкрупных и межкрупных пространств.

Как показывают результаты полевых исследований, для лиственных насаждений не отмечается разнообразие типов подстилок в пределах биогеоценоза, связанное с влиянием кроны деревьев. Для лиственных пород в автоморфных позициях характерны деструктивные подстилки, что свидетельствует о высокой скорости биологического круговорота (Семенюк и др., 2017; Телеснина и др., 2018; Семенюк и др., 2021; Семенюк и др., 2022; Семенюк и др., 2023). В условиях повышенного увлажнения скорость разложения органического вещества снижается, подстилки представлены ферментативным типом (Телеснина и др., 2023). В хвойных в результате влияния дерева-эдификатора наблюдается значительная пространственная дифференциация по типам подстилок и их свойствам, что прежде всего относится к насаждениям ели (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и лиственницы (*Larix decidua* Mill.). В приствольных зонах хвойных парцелл в основном встречаются гумифицированные подстилки, в подкрупном пространстве – ферментативные, в межкрупном – деструктивные. Отмечаются различия в свойствах подстилок в пределах тессер, что в том числе проявляется в снижении мощности и запасов подстилки, а также увеличении доли легкоразлагаемых компонентов от приствольного пространства к «окну» в 2–10 раз и свидетельствует о повышении скорости биологического круговорота в межкрупных зонах (Телеснина и др., 2017; Семенюк и др., 2021; Семенюк и др., 2022; Семенюк и др., 2023; Семенюк и др., 2023). Дифференцирующее влияние кроны хвойных насаждений необходимо учитывать в исследованиях подстилок, что особенно важно при оценке запасов органического вещества и углерода в подстилках хвойных и смешанных насаждений на полную площадь биогеоценоза. Расчет проводится с учетом площади, которую занимает каждая из зон тессеры

с характерным для нее запасом, например, углерода. (Семенюк и др., 2023). В целях оценки пространственного варьирования мощности и запасов подстилки следует статистические характеристики этих показателей рассчитывать с учетом принадлежности подстилки к определенному участку тессеры. Выбор микроплощадок при выраженности тессер (привольное повышение – подкрановое пространство – межкрановое пространство) должно быть обязательным при исследовании подстилок в лесных экосистемах.

На внутрибиогеоценозном уровне для выявления неоднородности локальных экологических условий также хорошим индикатором может служить живой напочвенный покров. Так, для ельника на территории Московской области выявлено увеличение балла отношения к кислотности от ствола к окну по шкалам Д.Н. Цыганова и Г. Элленберга, а также балла трофности Л.Г. Раменского (Семенюк и др., 2020), что отражает косвенно интенсивность разложения органического вещества и, как следствие, биологического круговорота.

Генетический подход

Генетический подход предусматривает описание подгоризонтов подстилки по происхождению, что служит основой для систематики подстилок, которая включает в себя диагностику, классификацию и номенклатуру подстилок. Не случайно выдающийся ученый С.В. Зонн уделял этому большое внимание. В той или иной форме данный подход используется со времен классических работ (Богатырев, 1990а).

А. Диагностика подгоризонтов

Настоящий подход предусматривает разделение подстилок на диагностические подгоризонты, система которых затем используется в систематике подстилок. Ниже приводятся основные подгоризонты подстилок.

Подгоризонт O_1 (L) представляет собой опад текущего года или прошлых лет, не утративший своих морфологических черт и указывающий на видовую принадлежность растительных остатков. Это не исключает наличия в этом подгоризонте более мелких растительных остатков (детрита), которые трудно идентифицировать. Причина заключается в том, что эти частицы могут быть перенесены из почвы или нижних подгоризонтов почвенными беспозвоночными или явиться результатом текущей деструкции растительных остатков почвенными беспозвоночными.

Подгоризонт O_2 (F) характеризуется более темной окраской, вплоть до черных тонов растительных остатков, часть которых более чем на 50% можно идентифицировать и установить их происхождение (хвоя, ветки, листья, семена и т. д.).

Подгоризонт O_3 (H) – обычно представлен хорошо гумифицированными растительными остатками, легко продавливаемыми между пальцами, но сохраняющими в себе большое количество органических соединений растительной природы. При этом содержание минеральных примесей в этом подгоризонте должно быть минимальным, и в целом этот подгоризонт представляет собой органо-генный объект.

Подгоризонт T_1 формируется в полугидроморфных и гидроморфных условиях и представляет собой смесь охеса живых мхов и растительных остатков, которые в него инкрустированы. При изучении таких подстилок следует их разбирать на компоненты.

Подгоризонт T_2 фактически формируется в тех же условиях, но характеризуется большей разложенностью и в морфологическом отношении представляет собой аналог ферментативных горизонтов, в которых растительные остатки сохраняют свое морфологическое происхождение.

Подгоризонт T_3 является оторфованным вариантом подгоризонта H. Представляет собой темноокрашенный органо-генный материал при полном отсутствии морфологически сохранившихся растительных остатков без активного участия мелкозема.

Переговой подгоризонт At – органо-минеральный по происхождению, он может представлять собой дальнейшую эволюцию подгоризонтов H или T_3 и обычно занимает самые нижние части детритопрофиля.

В полевых условиях оторфованность устанавливается по появлению коричневых тонов при растирании образца подстилки по фарфору. Совокупность растительных остатков, отобранных из системы живых мхов или лишайников, следует принимать за многолетний опад и считать за аналог подстилки.

Строение подстилки – совокупность подгоризонтов – служит основанием для систематики подстилок.

Следует отметить, что в ходе изучения подстилок, в том числе применительно к расчету пулов углерода в лесных экосистемах, их необходимо отбирать и анализировать по подгоризонтам, поскольку они имеют принципиально разный состав и степень разложенности и, как следствие, накапливают разный запас углерода.

Б. Классификация подстилок

Предложенная нами классификация подстилок (Богатырев, 1990а) неоднократно использовалась в различных условиях и показала жизнеспособность в довольно широком разнообразии типов леса и географических условий, о чем было сказано выше. Существенный шаг был сделан нами в типологии

Таблица 1. Классификация подстилок на уровне типов

Тип подстилки	Условия формирования и особенности
Деструктивный (подгоризонт O_1)	Оптимальный водно-воздушный режим, профиль представлен опадом текущего года или прошлых лет, не дифференцирован на подгоризонты.
Ферментативный (подгоризонты $O_1 - O_2 \dots O_2$)	Оптимальный водно-воздушный режим, профиль представлен серией ферментативных горизонтов, отличающихся по степени разложенности.
Гумифицированный (подгоризонты $O_1 - O_2 - O_3$)	Оптимальный водно-воздушный режим с тенденцией к слабому оттоку вновь образовавшихся продуктов, профиль сложен листовым, ферментативным и гумифицированным подгоризонтами, O_3 , в отличие от перегнойного, имеет органогенный характер.
Перегнойный (подгоризонты $O_1 - O_2 \dots At$)	Условия, приводящие к замедленному преобразованию детрита, но не всегда в полугидроморфных ландшафтах; возможно дополнительное увлажнение за счет формирования почв на двучленных породах, в профиле отсутствует подгоризонт O_3 , вместо него хорошо диагностируется перегнойный подгоризонт, имеющий органо-минеральный характер.
Сухоторфянистый (подгоризонты $O_1 - O_2 - T_1 - T_2$)	Формируется в условиях хорошей дренированности на участках с богатой мезофитной растительностью, в профиле отсутствует подгоризонт O_3 , хорошо выражены торфянистые подгоризонты.
Торфянистый (подгоризонты $O_1 - O_2 - T_1 - T_2$)	Формируется в полугидроморфных условиях, не приводящих к накоплению органического вещества в нижележащей минеральной толще; в целом условия не благоприятствуют быстрому преобразованию детрита, возможен быстрый отток водорастворимого органического вещества, не имеет перегнойного подгоризонта или слоя сильно разложившегося торфа, однако здесь отмечаются признаки оторфованности как следствие заторможенности процессов разложения.

Примечание. Торфяные разности выделяются при мощности детритопрофилей: более 25 см с использованием номенклатуры, предложенной для торфянистых детритопрофилей. При диагностике в профиле торфянистых или торфяных подстилок горизонтов ТЗ подстилки относят к торфянисто- или торфяно-консервированным, при наличии перегнойного подгоризонта At – к перегнойным типам, а при наличии последовательной системы ТЗ–At – к консервировано-перегнойным типам.

подстилок, формирующихся в переувлажненных условиях, для которых было предложено не только понятие детритопрофиль, но и его разделение, также основанное на диагностике подгоризонтов. Ниже представлена краткая классификация подстилок (табл. 1).

Термин детритопрофиль в развитии концепции детритогенеза М.А. Глазовской был предложен как понятие, объединяющее подстилки, развивающиеся в различных условиях – от автоморфных до гидроморфных позиций (Богатырев и др., 2013).

В интегральном плане сама типология подстилки априори является общей характеристикой, отражающей структурно-функциональную организацию наземного детрита.

Структурно-функциональный подход к изучению генезиса подстилок

Подход основан на характеристике структурных составляющих подстилки, а также анализе особенностей ее функционирования с использованием соотношений запасов (или мощностей) подгоризонтов – последние являются косвенными показателями скорости деструкционных процессов, происходящих внутри подстилки (Чернобай, 1985).

Структурная характеристика подгоризонта L может быть дана с использованием двух подходов. Один из подходов предложен Л.О. Карпачевским, который выделил группировки растительных остатков по степени устойчивости к деструкции. Так, к легкоразлагаемым (активным) компонентам

подстилки относят листья, ветошь и хвою, к трудноразлагаемым (пассивным) компонентам — ветки, шишки и т.п. (Карпачевский, 1977). С другой стороны, подгоризонт L можно также характеризовать с точки зрения его фракционного состава — по морфологической (видовой) принадлежности растительных остатков. В этом смысле листья и ветошь объединяют как не только самые легко-разлагаемые, но и как ежегодно поступающие на поверхность почвы с определенной годовой периодичностью, следовательно, по их динамике можно судить о годовой реализации органического вещества (Семенюк и др., 2022). Особо следует отметить латеральный перенос разных компонентов опада, который отражается на фракционном составе подстилок. Так, например, в лиственные фитocenозы может поступать хвойный опад из соседних фитocenозов и вносить свой вклад в процесс разложения наземного детрита (Семенюк и др., 2021). В биогеоценозах ботанического сада МГУ переносится 60 — 65 % опада лиственницы, перенос опада между ельником и грабинником Ботанического сада идет в обоих направлениях и составляет от 13 до 18 % от общего поступления соответствующих компонентов (Земсков, 2021).

Пространственная дифференциация легко-разлагаемых компонентов определяется характером сформированных тессер. В хвойно-широколиственных лесах по мере становления елового древостоя пространственная контрастность напочвенного покрова увеличивается, максимальное количество хвои тяготеет преимущественно к мертвопокровным участкам в пределах фитогенного поля, сформированного около ствола дерева.

Так как различные составляющие опада разлагаются с неодинаковой скоростью, соотношение компонентов в подстилке меняется во времени. Так, в ходе постагрогенных лесовосстановительных сукцессий в подзоне южной тайги подстилка как сплошной горизонт появляется, как правило, после смыкания вторичного мелколиственного древостоя. По мере изменения возраста древостоя и состава древесного яруса компонентный состав верхних горизонтов существенно изменяется — увеличивается запас и доля трудноразлагаемых компонентов (шишки, кора, хвоя) при уменьшении запасов и доли листьев (Телеснина и др., 2019; Богатырев и др., 2020). После выхода ели в древостой появляются различия в компонентном составе подстилок в зависимости от положения в тессере. На всех стадиях развития леса важной составляющей подстилок, играющих определенное диагностическое значение, являются детрит и легко-разлагаемые компоненты — ветошь и листья. М.А. Глазовская определяла детрит как совокупность органических остатков, характеризующихся высоким содержанием недоокисленных соединений, куда она относилась совокупность таких

компонентов, как степной войлок, подстилки, гумус, торфа, сапропели (Глазовская, 2007). В настоящей статье под детритом понимаются трудно дифференцированные по происхождению растительные остатки. Как правило, они обнаруживаются во фракциях менее 1–2 мм и являются промежуточным вариантом между опадом и продуктами гумификации (или минерализации). Доля и запасы детрита используются для экологического мониторинга, в частности при изучении процессов дыхания (Almeida et al., 2021). Так, содержание детрита в верхнем горизонте подстилок зависит от комплекса таких факторов, как состав и возраст древостоя, положение в тессере (при выраженности тессер в лесном биогеоценозе), степень гидроморфизма, различные антропогенные воздействия.

Основными показателями структуры и функционирования подстилок являются сочетание подгоризонтов, запасы и мощность подстилок, фракционный состав, доля и запас в подгоризонте L детрита и легко-разлагаемых компонентов, а также соотношение запасов (мощностей) нижележащих подгоризонтов (F, H) и подгоризонта L. Некоторые из этих показателей для фитocenозов Москвы и Московской области приведены в табл. 2.

Поскольку в хвойных, особенно еловых, фитocenозах встречаются все три типа подстилок — гумифицированные (преимущественно у стволов), ферментативные (преимущественно под кронами) и деструктивные (преимущественно в окнах), то именно в этих насаждениях запасы наиболее неоднородны в пространстве — изменяются в 2–8 раз в зависимости от положения в тессере.

Запасы подстилок (деструктивных) в лиственных биогеоценозах, как правило, не достигают 1000 г/м², что указывает на высокую интенсивность разложения опада. Также существенно различаются содержание и доля детрита — накопление последнего демонстрирует снижение скорости разложения органического вещества. Доля и запас легко-разлагаемых компонентов — показатель, чрезвычайно варьирующий во времени и пространстве. Он существенно зависит от времени отбора подстилок, поэтому последнее целесообразно приурочивать к временному промежутку непосредственно перед началом листопада, особенно это касается лиственных насаждений. Вместе с тем высокая доля легко-разлагаемых компонентов и ее выраженная внутригодичная динамика указывают на высокую интенсивность круговорота.

Отношение мощностей (запасов) нижележащих подгоризонтов к соответствующим показателям подгоризонта L является показателем интенсивности разложения органического вещества — чем оно выше, тем больше процесс аккумуляции преобладает над процессом деструкции.

Таблица 2. Некоторые показатели структуры и функционирования лесных подстилок Московского региона

Эдификатор древостоя	Место-нахождение	Запасы подстилки, г/м ²	Запасы детрита в подгоризонте L, г/м ²	Доля детрита в подгоризонте L, %	Запасы ЛРК в подгоризонте L, г/м ²	Доля ЛРК в подгоризонте L, %
Хвойные						
Ель обыкновенная	Московская область, Чашниково	2000 ± 200* – 4000 ± 500	70 ± 15 – 163,3 ± 31	12 – 30	77 ± 10 – 179 ± 40	16 – 37
	Москва, ООПТ «Битцевский лес»	900 ± 95 – 8200 ± 1000	90 ± 18 – 248 ± 75	14 – 208	30 ± 10 – 50 ± 15	0 – 1
Лиственница европейская	Москва, Измайловский парк	3100 ± 800 – 6700 ± 1300	97 ± 21 – 303 ± 84	15,2 – 32,2	22 ± 5 – 49 ± 18	3 – 5
Мелколиственные						
Береза повислая	Московская область, Чашниково	400 ± 20	28 ± 5	7,5	201 ± 8	55
	Москва, Ботанический сад МГУ	580 ± 80	68 ± 5,5	11,7	34 ± 7	6
Широколиственные						
Липа сердцелистная	Московская область, Чашниково	780 ± 150	10 ± 1	1,3	60 ± 10,5	6
	Москва, Ботанический сад МГУ	430 ± 10	26 ± 6	6	27 ± 6	12
Клен платано-видный	Ботанический сад МГУ	350 ± 20	30 ± 7	7	43 ± 7	6

Примечание. * Среднее арифметическое ± стандартная ошибка; ЛРК – легкоразлагаемые компоненты (листья и ветошь).

Определенное диагностическое значение имеет и соотношение массы фракций детрита по размерам. Так, подстилки широколиственных насаждений обычно характеризуются преобладанием в составе детрита фракций 3–5 мм, но при уходе за насаждениями (выкашивание травостоя и сбор подстилки) доминирует крупная фракция 5–7 мм, что в сочетании с уменьшением доли мелких фракций детрита (2 и менее мм) свидетельствует о повышении интенсивности разложения органического вещества (Семенюк и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ проведенных исследований лесных подстилок показывает, что предлагаемые подходы к изучению подстилок, которые последовательно включают в себя сочетание таких подходов, как факторный, генетический и структурно-функциональный, позволяют в полной мере раскрыть не только отличительные черты генезиса лесных подстилок и оценить их положение в системе лесного биогеоценоза, но и охарактеризовать особенности их функционирования, интегрально отражающие

особенности биологического круговорота. Предложенные подходы реализованы и могут быть рекомендованы в целях исследования наземного детрита, а их стандартизация позволит сравнивать материалы на базе единой методологической основы.

Факторный подход показал, что существенное значение имеет положение в геохимическом ландшафте и, как следствие, характер увлажнения, а также тип леса. Эдификаторы в лесных сообществах детерминируют пространственную неоднородность свойств лесных подстилок, что особенно касается насаждений хвойных пород ввиду контрастности внутри формирующихся тессер. В гораздо меньшей степени это затрагивает листовые насаждения. Ведущее значение в методическом отношении имеет использование экологических шкал для оценки неоднородности локальных экологических условий. Степень влияния климатических факторов на разложение детерминирована внутренними особенностями разлагаемых материалов, что следует учитывать при сравнении данных по разным природным зонам.

Генетический подход заключается в последовательном описании и диагностике подгоризонтов подстилки, на сочетании которых основана классификация подстилок.

Структурно-функциональный подход, предусматривающий проведение компонентного анализа, позволяет оценить характер функционирования лесных подстилок. Показана важная роль содержания и доли детрита и легкоразлагаемых компонентов в верхнем горизонте, а также соотношения запасов подгоризонтов подстилки как критериев интенсивности разложения органического вещества.

Стандартизация подходов, несомненно, позволила бы сравнивать материалы на базе единой методологической основы. Данное теоретическое обобщение является организационной основой для постановки методик в исследовании лесных подстилок, особенно при масштабных исследованиях, что не исключает индивидуального подхода в зависимости от особенностей объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатырев Л.Г.* О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990а. № 3. С. 118–127.
- Богатырев Л.Г.* Является ли подстилка самостоятельным биогеоценотическим телом природы? // Экология. 1990б. № 6. С. 3–7.
- Богатырев Л.Г., Алябина И.О., Маречек М.С., Самсонова В.П., Кириченко А.В., Коновалов С.Н.* Подстилка и гумусообразование в лесных формациях Камчатки // Лесоведение. 2008. № 3. С. 28–38.
- Богатырев Л.Г., Иванов А.В., Матышак Г.В., Степанов А.А.* Особенности формирования органофила темно-гумусовых лесных почв северо-востока Костромской области // Лесоведение. 2006. № 3. С. 8–14.
- Богатырев Л.Г., Москаленко Н.Г., Матышак Г.В.* Особенности неоднородности почвенного покрова и некоторых почвенных свойств в пределах лесотундровых ландшафтов севера Западной Сибири // Масштабные эффекты при исследовании почв. 2001. С. 244–247.
- Богатырев Л.Г., Сапожникова В.А., Степанов А.А., Аммосова Я.М.* О своеобразии органического вещества некоторых почв Присурского лесного массива // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 1997. № 1. С. 23–26.
- Богатырев Л.Г., Свентицкий И.А., Шарафутдинов Р.Н., Степанов А.А.* Лесные подстилки и диагностика современной направленности гумусообразования в различных географических зонах // Почвоведение. 1998. № 7. С. 864–875.
- Богатырев Л.Г., Смагин А.В., Акишина М.М., Витязев В.Г.* Географические аспекты функционирования лесных подстилок // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2013. № 1. С. 30–36.
- Богатырев Л.Г., Телеснина В.М., Семенюк О.В., Бенедиктова А.И.* Динамика морфологии и химических свойств лесной подстилки в ходе естественного постагрогенного лесовосстановления и ее отражение напочвенным покровом // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2020. № 3. С. 3–11.
- Богатырев Л.Г., Цветнова О.Б., Цветнов Е.В., Щеголов А.И.* Характеристика детритопрофилей в некоторых типах экосистем Южного Сахалина // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2016. № 1. С. 10–17.
- Брянин С.В., Прокочук В.Ф., Козырь И.В.* Формирование лесных подстилок в суббореальных лесах Верхнего Приамурья // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2013. № 2. С. 100–107.
- Ведрова Э.Ф., Решетникова Т.В.* Масса подстилки и интенсивность ее разложения в 40-летних культурах основных лесообразующих пород Сибири // Лесоведение. 2014. № 1. С. 42–50.
- Волокитина А.В., Софронов М.А.* Пространственное варьирование вида и запаса мохово-лишайникового покрова и подстилки в северных лиственничниках // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 209–213.
- Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю.* Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.
- Глазман Г.Р., Богатырев Л.Г., Телеснина В.М. и др.* Структурная организация лесных подстилок на стационарных насыпных лизиметрах факультета почвоведения МГУ // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2022. № 3. С. 205–214.

- Глазовская М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов. М.: Географический факультет МГУ, 2007. 350 с.
- Земсков Ф.И. Детритогенез в условиях лесных биогеоценозов урбанизированных территорий: дисс...к.б.н.: 03.02.13. М.: МГУ, 2021. 25 с.
- Калякина Р.Г., Ангалыт Е.М., Бурлуцкий А.Ю. Формирование лесной подстилки в городских лесах (на примере урочища Качкарский мар) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 4 (66). С. 250–252.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: МГУ, 1977. 312 с.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.
- Карпачевский Л.О., Воронин А.Д., Дмитриев Е.А., Строганова М.Н., Шоба С.А. Почвенно-биогеоценологические исследования в лесных биогеоценозах. М.: МГУ, 1980. 160 с.
- Кремер А.И. Опыт формализации прикладной классификации почв // Почвоведение. 1980. № 8.
- Кузнецов В.А., Рыжова И.М., Телеснина В.М., Стома Г.В. Количественная оценка влияния рекреации на растительность, подстилку и плотность почв лесопарков Москвы // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2015. № 1. С. 21–29.
- Кухта А.Е. О возможности биологической оценки влияния атмосферных выпадений загрязняющих веществ на состояние подстилки в лесных экосистемах // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1988. Т. 11. С. 105–115.
- Майоров Н.Ф. О методике анализа проб растительной подстилки при биохимической съемке // Journal of Mining Institute. 1963. Т. 45. № 2. С. 107–110.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Л.: Гос. изд-во, 1926. 368 с.
- Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014.
- Орлова Л.Д. Формирование запасов подстилки на суходольных лугах левобережной лесостепи Украины // Biosystems Diversity. 2011. Т. 19. № 1. С. 130–136.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов // Лесоведение. 2015. № 3. С. 214–221.
- Попова Н.В. Диагностика устойчивости экосистем по интенсивности процессов трансформации органического вещества подстилки и других органогенных горизонтов // Экологические системы и приборы. 2007. № 5. С. 3–5.
- Раменский Л.Г., Паценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Ваганова М.А. Характеристика подстилок парковых насаждений исторических ландшафтов на примере музея-усадьбы «Архангельское» // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. М.: МГУ, 2017. Т. 122. № 5. С. 37–49.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31–43.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Баранова О.Ю. Роль зеленых насаждений в адаптации урбоэкосистем к изменениям климата // Лесоведение. 2023. № 4. С. 1–14.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Использование особенностей структурно-функциональной организации подстилок для оценки интенсивности круговорота в городских насаждениях (на примере Москвы) // Почвоведение. 2021. № 5. С. 1–14.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Подстилки еловых насаждений в пределах мегаполиса как объект экологического мониторинга // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2023. № 1. С. 36–45.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Земсков Ф.И. Подстилки городских насаждений как индикатор интенсивности биологического круговорота в условиях мегаполиса // Почвоведение. 2022. № 6. С. 1–14.
- Сидорова В.А., Красильников П.В. Использование геостатистических методов для картографирования почвенных горизонтов // Геостатистика и география почв. 2007. С. 19–42.
- Сморкалов И.А. Новая методика определения интенсивности дыхания лесной подстилки в полевых условиях // Экология. 2016. № 5. С. 390–395.
- Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И., Маслов М.Н. Динамика поступления растительного опада и некоторых свойств лесных подстилок при постагрогенном лесовосстановлении в условиях южной тайги // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2019. № 4. С. 3–10.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. Особенности напочвенного покрова и лесных подстилок в искусственных липовых насаждениях в зависимости от характера ухода // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2018. № 2. С. 3–11.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосковья (на примере УОПЭЦ «Чашниково») // Вестник МГУ. Серия 17: Почвоведение. 2017. № 4. С. 11–20.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. Подстилки и живой напочвенный покров биогеоценозов

- мелколиственных лесов Московской области // Почвоведение. 2023. № 7. С. 801–814.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Чернобай Ю.Н. Функциональная характеристика разложения лесных подстилок // Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985. С. 49–67.
- Чернова О.В., Голозубов О.М., Алябина И.О., Щенащенко Д.Г. Комплексный подход к картографической оценке запасов органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2021. №. 3. С. 273–286.
- Широких П.С., Мартыненко В.Б. Использование экологических шкал для оценки условий местообитаний лесных сообществ Южно-Уральского региона // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат-лы Всерос. конф. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 346–349.
- Ahirwal J., Saha P., Uttam Kumar S.U. Forests litter dynamics and environmental patterns in the Indian Himalayan region // Forest Ecology and Management. 2021. V. 499. № 12. P. 119612.
- Almeida L.F., Souza I.F., Hurtarte L.C., Teixeira P.P., Inagaki T.M., Silva I.R., Mueller C.W. Forest litter constraints on the pathways controlling soil organic matter formation // Soil Biology and Biochemistry. 2021. V. 163. № 9. P. 108447.
- Bai X., Wang B., An S., Zeng Q., Zhang H. Response of forest species to C:N:P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China // Catena. 2019. V. 183. P. 104186.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. Bd. 18. 248 s.
- Getaneh S., Honnay O., Desie E., Helsen K., Couck L., Shibru S., Muys B. Impact of tree litter identity, litter diversity and habitat quality on litter decomposition rates in tropical moist evergreen forest // Forest Ecosystems. 2022. V. 9. P. 100023.
- Joshi R.K., Garkoti S.C. Litter dynamics, leaf area index and forest floor respiration as indicators for understanding the role of Nepalese alder in white oak forests in central Himalaya, India // Ecological Indicators. 2020. V. 111. P. 106065.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel, Zurich, 1977. V. 64. P. 1–208.
- Li Y., Liu X.J., Xu W.B., Bongers F.J., Bao W.K., Chen B., Chen G.K., Guo K., Lai J.S., Lin D.M., Mi X.C., Tian X.J., Wang X.H., Yan J.H., Yang B., Zheng Y.R., Ma K.P. Effects of diversity, climate and litter on soil organic carbon storage in subtropical forests // Forest Ecology and Management. 2020. V. 476. P. 118479.
- Liu X.F., Chen S.D., Li X.J., Yang Z.J., Xiong D.C., Xu C., Wanek W.G., Yang Y.S. Soil warming delays leaf litter decomposition but exerts no effect on litter nutrient release in a subtropical natural forest over 450 days // Geoderma. 2022. V. 427. P. 116139.
- Liu X., Feng Y., Liu P., Zhang Q. Soil moisture dominated the temporal dynamics of litter moisture content in subtropical forests: a 7-year observation in south China // Journal of Hydrology: Regional Studies. 2022. V.41. № 2. P. 101102.
- Ouyang W., Wu Z., Wang P., Cui X., Zhu W. Forest leaf litter nutrient discharge patterns in snowmelt surface runoff and watershed scale remote sensed simulation // Science of The Total Environment. 2022. V. 29. P. 156356.
- Pastorelli R., Costagli V., Forte C., Viti C., Rompato B., Nannini G., Certini G. Litter decomposition: Little evidence of the “home-field advantage” in a mountain forest in Italy // Soil Biology and Biochemistry. 2021. V. 159. P. 108300.
- Sánchez-López N., Hudak A.T., Taylor M.K. A spatially explicit model of tree leaf litter accumulation in fire maintained longleaf pine forests of the southeastern US // Ecological Modelling. 2023. V. 481. P. 110369.
- Singh P., Ghosh A.K., Kumar S., Kumar M., Sinha P.K. Influence of input litter quality and quantity on carbon storage in post-mining forest soil after 14 years of reclamation // Ecological Engineering. 2022. V. 178. № 4. P. 106575.
- Xia L., Song X., Fu N., Cui S., Li L., Li H., Li Y. Effects of forest litter cover on hydrological response of hillslopes in the Loess Plateau of China // Catena. 2019. V. 181. P. 104076.
- Zhang Y., Tang Z., You Y., Guo X., Wu C., Liu S., Sun O.J. Differential effects of forest-floor litter and roots on soil organic carbon formation in a temperate oak forest // Soil Biology and Biochemistry. 2023. V. 180. № 2. P. 109017.

Integrated Approach to Studying the Forest Litter in Coniferous and Mixed Broadleaved-Coniferous Forests

L. G. Bogatyrev^{1, *}, V. A. Kuznetsov¹, V. M. Telesnina¹, O. V. Semenyuk¹, A. I. Benediktova¹,
Ph. I. Zemskov¹, M. M. Karpukhin¹, V. V. Demin¹

¹*Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory 1 bldg.12, Moscow, 119991, Russia*

*E-mail: bogatyrev.l.g@yandex.ru

Based on long-term studies of forest litters in various geographical zones, factorial, genetic and structural-functional approaches to their study have been proposed. The forest ecosystems of the north of the Western Siberia and the Russian Plain were picked as study objects. The analysis also includes the results of a study of the forest ecosystems litters in Primorye, Sakhalin, and Kamchatka. The factorial approach to the litters studying demonstrated the predominant influence of the forest type, its position in the geochemical landscape system, general landscape and moisture features. Analysis of geographical patterns showed that the lateral (non-stagnant) nature of soil moisture, providing an additional influx of oxygen and ash elements, is of significant importance for the genesis of litters of the humified type in the conditions of middle taiga landscapes. In conditions of stagnant moisture, regardless of the geography of the regions, litters develop according to the peat type. In the southern taiga, the conditions of watershed areas provide optimal prerequisites for the development of complexes of destructive, enzymatic and humified type litters. Climatic factors largely determine the rate of decomposition of organic residues in a geographical zones series, but the degree of this influence depends on the properties of decomposing materials. The role of the edicator tree in the spatial heterogeneity of forest litters was demonstrated, especially with regard to coniferous species. Intrabiogeocenotic variability of local environmental factors and, as a consequence, litter properties was found to be indicated by a living ground cover. The genetic approach is based on the consistent description and diagnostics of litter subhorizons, the genesis of which is used in the nomenclature of litters. This serves as the basis for the classification of litters. It is claimed that the validity of the presented classification has been shown in a wide range of bioclimatic conditions. The structural and functional approach, which provides for component analysis, allows us to assess the nature of the functioning of forest litters. The important role of the content and proportion of detritus and easily decomposable components, as well as the ratio of litter subhorizons stocks was revealed as a possible criterion for the features of forest litters' functioning.

Keywords: forest ecosystems, forest litter, factors, structural and functional approach, living ground cover, ecological scales.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract № 121040800321-4 "Transformation indicators of biogenic elements' biogeochemical cycles in natural and anthropogenic ecosystems" and the Moscow State University' Interdisciplinary Scientific Research School's Development Programme "Planet's future and global environmental changes".

REFERENCES

- Ahirwal J., Saha P., Uttam Kumar S.U., Forests litter dynamics and environmental patterns in the Indian Himalayan region, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 499, No. 12, p. 119612.
- Almeida L.F., Souza I.F., Hurtarte L.C., Teixeira P.P., Inagaki T.M., Silva I.R., Mueller C.W., Forest litter constraints on the pathways controlling soil organic matter formation, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 163, No. 9, p. 108447.
- Bai X., Wang B., An S., Zeng Q., Zhang H., Response of forest species to C:N:P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China, *Catena*, 2019, Vol. 183, p. 104186.
- Bogatyrev L.G., Alyabina I.O., Marechek M.S., Samsonova V.P., Kirichenko A.V., Konovalov S.N., Podstilka i gumusobrazovanie v lesnykh formatsiyakh Kamchatki (Litter and Humus Formation in Forests of Kamchatka), *Lesovedenie*, 2008, No. 3, pp. 28–38.

- Bogatyrev L.G., Ivanov A.V., Matyshak G.V., Stepanov A.A., Osobennosti formirovaniya organoprofil'ya temno-gumusovykh lesnykh pochv severo-vostoka Kostromskoi oblasti (Formation of specific organic profile in dark-humus soils in northeastern Kostroma oblast), *Lesovedenie*, 2006, No. 3, pp. 8–14.
- Bogatyrev L.G., Moskalenko N.G., Matyshak G.V., Osobennosti neodnorodnosti pochvennogo pokrova i nekotorykh pochvennykh svoystv v predelakh lesotundrovyykh landshaftov severa Zapadnoi Sibiri (Features of heterogeneity of soil cover and some soil properties within the forest-tundra landscapes of the north of Western Siberia), In: *Masshtabnye efekty pri issledovanii pochv* (Scale effects in soil exploration), 2001, pp. 244–247.
- Bogatyrev L.G., O klassifikatsii lesnykh podstilok (On forest litter classification), *Pochvovedenie*, 1990a, No. 3, pp. 118–127.
- Bogatyrev L.G., Sapozhnikova V.A., Stepanov A.A., Ammosova Y.M., O svoeobrazii organicheskogo veshchestva nekotorykh pochv Prisurskogo lesnogo massiva (On the originality of organic matter in some soils of the Prisursky forest massif), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 1997, No. 1, pp. 23–26.
- Bogatyrev L.G., Smagin A.V., Akishina M.M., Vityazev V.G., Geograficheskie aspekty funktsionirovaniya lesnykh podstilok (Geographical aspects of the litter), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17. Pochvovedenie*, 2013, No. 1, pp. 30–36.
- Bogatyrev L.G., Sventitskii I.A., Sharafutdinov R.N., Stepanov A.A., Lesnye podstilki i diagnostika sovremennoi napravlenosti gumusoobrazovaniya v razlichnykh geograficheskikh zonakh (Forest litter and modern trends of humus formation diagnostics in different geographic areas), *Pochvovedenie*, 1998, No. 7, pp. 864–875.
- Bogatyrev L.G., Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Benediktova A.I., Dinamika morfologii i khimicheskikh svoystv lesnoi podstilki v khode estestvennogo postagrogenno-go lesovosstanovleniya i ee otrazhenie napochvennym pokrovom (The dynamics of the morphology and chemical properties of forest litter during natural post-agrogenic reforestation and its reflection on the ground cover), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2020, No. 3, pp. 3–11.
- Bogatyrev L.G., Tsvetnova O.B., Tsvetnov E.V., Shcheglov A.I., Kharakteristika detritoprofilei v nekotorykh tipakh ekosistem Yuzhnogo Sakhalina (Feature detritoprofiles in certain types of ecosystems in the southern Sakhalin), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2016, No. 1, pp. 10–17.
- Bogatyrev L.G., Yavlyaetsya li podstilka samostoyatel'nym biogeotsenoticheskim telom prirody? (Is the litter an independent biogeocenotic natural body?), *Ekologiya*, 1990b, No. 6, pp. 3–7.
- Bryanin S.V., Prokopchuk V.F., Kozyr' I.V., Formirovanie lesnykh podstilok v subboreal'nykh lesakh Verkhnego Primur'ya (Formation of forest litter in the subboreal forests of the Upper Amur region), *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2013, No. 2, pp. 100–107.
- Chernobai Y.N., Funktsional'naya kharakteristika razlozheniya lesnykh podstilok (Functional characteristics of forest litter decomposition), In: *Razlozhenie rastitel'nykh ostatkov v pochve* (Decomposition of plant residues in the soil), Moscow: Nauka, 1985, pp. 49–67.
- Chernova O.V., Golozubov O.M., Alyabina I.O., Schepaschenko D.G., Integrated approach to spatial assessment of soil organic carbon in the Russian Federation, *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 3, pp. 325–336.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D., Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, *Scripta Geobotanica*, 1991, Bd. 18, 248 p.
- Getaneh S., Honnay O., Desie E., Helsen K., Couck L., Shibru S., Muys B., Impact of tree litter identity, litter diversity and habitat quality on litter decomposition rates in tropical moist evergreen forest, *Forest Ecosystems*, 2022, Vol. 9, p. 100023.
- Glazman G.R., Bogatyrev L.G., Telesnina V.M., et. al., Strukturnaya organizatsiya lesnykh podstilok na statsionarnykh nasypanykh lizimetrakh fakul'teta pochvovedeniya MGU (Structural organization of forest floor under stationary bulk lysimeters of soil science faculty of Lomonosov Moscow State University), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2022, No. 3, pp. 205–214.
- Glazovskaya M.A., *Geokhimiya prirodnykh i tekhnogennykh landshaftov* (Geochemistry of natural and man-made landscapes), Moscow: Geograficheskii fakul'tet MGU, 2007, 350 p.
- Joshi R.K., Garkoti S.C., Litter dynamics, leaf area index and forest floor respiration as indicators for understanding the role of Nepalese alder in white oak forests in central Himalaya, India, *Ecological Indicators*, 2020, Vol. 111, p. 106065.
- Kalyakina R.G., Angal't E.M., Burlutskii A.Y., Formirovanie lesnoi podstilki v gorodskikh lesakh (na primere urochishcha Kachkarskii mar) (Forest litter formation in urban forests (on the pattern of the Kachkarsky mar natural boundary)), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 4 (66), pp. 250–252.
- Karpachevskii L.O., *Les i lesnye pochvy* (Forest and forest soils), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981, 261 p.
- Karpachevskii L.O., *Pestrotta pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenoze* (Diversity of soil cover in forest biogeocoenosis), Moscow: Izd-vo MGU, 1977, 312 p.
- Karpachevskii L.O., Voronin A.D., Dmitriev E.A., Stroganova M.N., Shoba S.A., *Pochvenno-biogeotsenoticheskie issledovaniya v lesnykh biogeotsenozach* (Soil and biogeocoenotic studies in forest biogeocoenoses), Moscow: Izd-vo MGU, 1980, 160 p.
- Kremer A.I., Opyt formalizatsii prikladnoi klassifikatsii pochv (Experience of formalization of applied classification of soils), *Pochvovedenie*, 1980, No. 8.
- Kukhta A.E., O vozmozhnosti biologicheskoi otsenki vliyaniya atmosferynykh vypadenii zagryaznyayushchikh veshchestv na sostoyanie podstilki v lesnykh ekosistemakh (On the possibility of biological assessment of the impact of

- atmospheric fallout of pollutants on the state of litter in forest ecosystems), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 1988, Vol. 11, pp. 105–115.
- Kuznetsov V.A., Ryzhova I.M., Telesnina V.M., Stoma G.V., Kolichestvennaya otsenka vliyaniya rekreatsii na rastitel'nost', podstilku i plotnost' pochv lesoparkov Moskvy (Quantitative assessment of the impact of recreation on vegetation, litter and soil density of forest parks in Moscow), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2015, No. 1, pp. 21–29.
- Landolt E., Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora, In: *Veroeffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH*, Zurich: Stiftung Rubel, 1977, Vol. 64, pp. 1–208.
- Li Y., Liu X.J., Xu W.B., Bongers F.J., Bao W.K., Chen B., Chen G.K., Guo K., Lai J.S., Lin D.M., Mi X.C., Tian X.J., Wang X.H., Yan J.H., Yang B., Zheng Y.R., Ma K.P., Effects of diversity, climate and litter on soil organic carbon storage in subtropical forests, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 476, p. 118479.
- Liu X., Feng Y., Liu P., Zhang Q., Soil moisture dominated the temporal dynamics of litter moisture content in subtropical forests: a 7-year observation in south China, *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 2022, Vol. 41, No. 2, p. 101102.
- Liu X.F., Chen S.D., Li X.J., Yang Z.J., Xiong D.C., Xu C., Wanek W.G., Yang Y.S., Soil warming delays leaf litter decomposition but exerts no effect on litter nutrient release in a subtropical natural forest over 450 days, *Geoderma*, 2022, Vol. 427, p. 116139.
- Maiorov N.F., O metodike analiza prob rastitel'noi podstilki pri biokhimicheskoi s'emke (On the methodology of analysis of plant litter samples during biochemical survey), *Journal of Mining Institute*, 1963, Vol. 45, No. 2, pp. 107–110.
- Morozov G.F., *Uchenie o lese* (Study of forest), Leningrad: Gos. izd-vo, 1926, 368 p.
- Nitsenko A.A., Ob izuchenii ekologicheskoi struktury rastitel'nogo pokrova (On the problem of investigation of ecological structure of the vegetation cover), *Botanicheskii zhurnal*, 1969, Vol. 54, No. 7, pp. 1002–1014.
- Orlova L.D., Formirovanie zapasov podstilki na sukhodol'nykh lugakh levoberezhnoi lesostepi Ukrainy (Formation of litter reserves in dry meadows of the left-bank forest-steppe of Ukraine), *Biosystems Diversity*, 2011, Vol. 19, No. 1, pp. 130–136.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Metodicheskie podkhody k otboru obraztsov lesnoi podstilki s uchetom mozaichnosti lesnykh biogeotsenozov (Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocoenoses), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 214–221.
- Ouyang W., Wu Z., Wang P., Cui X., Zhu W., Forest leaf litter nutrient discharge patterns in snowmelt surface runoff and watershed scale remote sensed simulation, *Science of The Total Environment*, 2022, Vol. 29, p. 156356.
- Pastorelli R., Costagli V., Forte C., Viti C., Rompato B., Nannini G., Certini G., Litter decomposition: Little evidence of the “home-field advantage” in a mountain forest in Italy, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 159, p. 108300.
- Popova N.V., Diagnostika ustoichivosti ekosistem po intensivnosti protsessov transformatsii organicheskogo veshchestva podstilki i drugikh organogennykh gorizontov (Diagnostics of stability ecosystems on intensity of processes of transformation of organic substance), *Ekologicheskie sistemy i pribory*, 2007, No. 5, pp. 3–5.
- Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A., *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu* (Ecological evaluation of forage sites by vegetation cover), Moscow: Sel'khozgiz, 1956, 472 p.
- Sánchez-López N., Hudak A.T., Taylor M.K., A spatially explicit model of tree leaf litter accumulation in fire maintained longleaf pine forests of the southeastern US, *Ecological Modelling*, 2023, Vol. 481, p. 110369.
- Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Vaganova M.A., Kharakteristika podstilok parkovykh nasazhdenii istoricheskikh landshaftov na primere muzeya-usad'by "Arkhangel'skoe" (Characteristics of Litter Parkland Historic Landscapes on the Example of the Museum-Estate "Arkhangelskoe"), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2017, Vol. 122, No. 5, pp. 37–49.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Baranova O.Y., Rol' zelenykh nasazhdenii v adaptatsii urboekosistem k izmeneniyam klimata (The role of greenery in adaptation of urban ecosystems to climate change), *Lesovedenie*, 2023, No. 4, pp. 339–352.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D., Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub-herbaceous vegetation in spruce stands, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 1, pp. 27–38.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Structural and functional organization of forest litters as indicators of biological cycling intensity in urban forest stands (an example of Moscow), *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 5, pp. 738–749.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Podstilki elovykh nasazhdenii v predelakh megapolisa kak ob'ekt ekologicheskogo monitoringa (The litters of spruce stands within megapolis as an object of ecological monitoring), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2023, No. 1, pp. 36–45.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Zemskov F.I., Litters of urban stands as an indicator of the intensity of biological cycling in a megapolis (by the example of Bitsevsky park, Moscow), *Eurasian Soil Science*, 2022, Vol. 55, No. 6, pp. 710–721.
- Shirokikh P.S., Martynenko V.B., Ispol'zovanie ekologicheskikh shkal dlya otsenki uslovii mestoobitaniya lesnykh soobshchestv Yuzhno-Ural'skogo regiona (Use of ecological scales for assessing the habitat conditions of forest

- communities in the South Ural region), *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka* (Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the 21st century), Petrozavodsk, Proc. of All-Russian Conf., Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, pp. 346–349.
- Sidorova V.A., Krasil'nikov P.V., Ispol'zovanie geostatisticheskikh metodov dlya kartografirovaniya pochvennykh gorizontov (Use of geostatistical methods for mapping soil horizons), *Geostatistika i geografiya pochv*, 2007, pp. 19–42.
- Singh P., Ghosh A.K., Kumar S., Kumar M., Sinha P.K., Influence of input litter quality and quantity on carbon storage in post-mining forest soil after 14 years of reclamation, *Ecological Engineering*, 2022, Vol. 178, No. 4, p. 106575.
- Smorkalov I.A., A new field method for measuring forest litter respiration rate, *Russian Journal of Ecology*, 2016, Vol. 47, No. 5, pp. 508–513.
- Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Zemskov Ph.I., Maslov M.N., Dinamika postupleniya rastitel'nogo opada i nekotorykh svoystv lesnykh podstilok pri postagrogenom lesovostanovlenii v usloviyakh yuzhnoi taigi (The dynamics of plant litter and some properties of forest floor during postagrogenic reforestation in the conditions of southern taiga), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2019, No. 4, pp. 3–10.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Osobennosti napochvennogo pokrova i lesnykh podstilok v iskusstvennykh lipovykh nasazhdeniyakh v zavisimosti ot kharaktera ukhoda (Features of a ground cover and forest litter of artificial lime plantations depending on the nature of care), *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie*, 2018, No. 2, pp. 3–11.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Podstilki i zhivoi napochvennyi pokrov biogeotsenozov melkolistvennykh lesov Moskovskoi oblasti (The litters and the living ground cover as informational characteristics of biogeocenoses for Moscow oblast small-leaved forests), *Pochvovedenie*, 2023, No. 7, pp. 801–814.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Svoystva lesnykh podstilok vo vzaimosvyazi s napochvennym pokrovom v lesnykh ekosistemakh Podmoskov'ya (na primere UOPETs "Chashnikovo") (The features of litters in connection of ground layer in Moscow outside ("Chashnikovo" station)), *Vestnik MGU. Seriya 17: Pochvovedenie*, 2017, No. 4, pp. 11–20.
- Tsyganov D.N., *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* (Phytoindication of ecological requirements in the mixed forest subdomain), Moscow: Nauka, 1983, 197 p.
- Vedrova E.F., Reshetnikova T.V., Massa podstilki i intensivnost' ee razlozheniya v 40-letnikh kul'turakh osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Sibiri (Litter mass and intensity of litter decomposition in 40-year old plantations of the main forest forming species of Siberia), *Lesovedenie*, 2014, No. 1, pp. 42–50.
- Volokitina A.V., Sofronov M.A., Prostranstvennoe var'irovanie vida i zapasa mokhovo-lishainikovogo pokrova i podstilki v severnykh listvennichnikakh (Spatial variation of the type and stock of moss-lichen cover and litter in northern larch forests), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 209–213.
- Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu., Mnogoletnyaya dinamika sodержaniya tyazhelykh metallov v verkhnikh gorizontakh pochv v raione vozdeystviya medeplavil'nogo zavoda v period snizheniya ego vybrosov (Long-term dynamics of heavy metals content in upper layers of soils from near the copper plant during the periods of decreased emissions), *Pochvovedenie*, 2017, No. 8, pp. 1009–1024.
- Xia L., Song X., Fu N., Cui S., Li L., Li H., Li Y., Effects of forest litter cover on hydrological response of hillslopes in the Loess Plateau of China, *Catena*, 2019, Vol. 181, p. 104076.
- Zemskov Ph.I., *Detritogenez v usloviyakh lesnykh biogeotsenozov urbanizirovannykh territorii. Diss. k.b.n* (Detritogenesis in the conditions of forest biogeocenoses of urbanized territories. Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MGU, 2021, 25 p.
- Zhang Y., Tang Z., You Y., Guo X., Wu C., Liu S., Sun O.J., Differential effects of forest-floor litter and roots on soil organic carbon formation in a temperate oak forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, Vol. 180, No. 2, p. 109017.

УДК 630*114.351:630*228.8(630*176.322.6)

ЗАПАСЫ ЛЕСНЫХ ПОДСТИЛОК В ДУБОВЫХ ЛЕСАХ БЕЛУРУССКОГО СЕКТОРА ЗОНЫ ОТЧУЖДЕНИЯ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АТОМНОЙ ЭЛЕКТРОСТАНЦИИ¹

© 2024 г. А. В. Углянец^а, Д. К. Гарбарук^{а, *}

^аПолесский государственный радиационно-экологический заповедник, ул. Терешковой, д. 7, Хойники, 247618 Беларусь

*E-mail: dima.garbaruk.77@mail.ru

Поступила в редакцию 17.02.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

Лесные подстилки в биогеоценозах зоны отчуждения Чернобыльской атомной электростанции играют важнейшую роль в миграции радиоактивных веществ. Сведения о характеристиках подстилок в дубовых лесах этой территории отсутствуют. Цель исследования заключалась в выявлении основных показателей лесных подстилок и влияющих на их накопление факторов в насаждениях дубрав кисличных, снытевых, приуслово-пойменных и злаково-пойменных, занимающих 61.1% площади дубовой лесной формации в белорусском секторе зоны отчуждения Чернобыльской АЭС. Установлено, что средние значения их характеристик по типам леса, полученные с точностью 3.1–8.2%, изменяются в крайне узких диапазонах: толщина – 1.7–2.9 см, запас – 1.6–2.7 кг м⁻², плотность сложения – 0.08–0.11 г см⁻³. Подстилки рыхлые, в сравнении с другими регионами Восточной Европы в границах естественного ареала дуба они менее мощные и с меньшими запасами мортмассы. Суммарный их вес в зоне отчуждения составляет около 200 тыс. т. абсолютно сухого вещества. Толщина и запас лесных подстилок пространственно неоднородны. Им свойственны высокие колебания частных значений и коэффициентов вариации средних величин (40–56%). Средние показатели толщины и запаса достоверно различаются между большинством типов леса и тесно связаны между собой ($r = 0.76$). Плотность сложения лесной подстилки при коэффициентах вариации средних величин 27–71% достаточно однородна. Формирование подстилок и накопление ими мортмассы в дубравах зоны отчуждения определяет совокупное влияние погодных-климатических условий, рельефа, плодородия и влажности почвы, количества растительного опада при ведущей роли почвенного увлажнения.

Ключевые слова: зона отчуждения Чернобыльской АЭС, дубрава, лесная подстилка, толщина, запас, плотность сложения.

DOI: 10.31857/S0024114824050082 EDN: OWOYLS

Лесная подстилка (ЛП) – динамичный напочвенный биогеогоризонт, состоящий из мортмассы лесных организмов, преимущественно растений, отчасти независимый компонент лесного биогеоценоза, временно удерживающий минеральные элементы и регулирующий их перемещение в биологическом круговороте (Карпачевский, 1981), а

также возобновляющийся ресурс, аккумулирующий в себе химические элементы и определяющий поступление их в биосферу (Богатырев и др., 2004).

Актуальность изучения ЛП определена свойствами и функциями, выполняемыми ею в лесных биогеоценозах. Она значительно возрастает в зоне отчуждения (ЗО) Чернобыльской атомной электростанции (ЧАЭС), где подстилки являются основным депо радионуклидов, важным звеном в их биологическом круговороте и биогеохимическим барьером в процессе вертикальной миграции (Лес. Человек. Чернобыль..., 1999; Щеглов, 2000; Переволоцкий, 2006).

¹Исследования выполнены в соответствии с Программой совместной деятельности России и Беларуси в рамках Союзного государства по защите населения и реабилитации территорий, пострадавших в результате катастрофы на Чернобыльской АЭС в части ответственности белорусской стороны.

Дубравы, занимающие 7863 га (5.6%) лесопокрываемой площади в белорусском секторе ЗО ЧАЭС, с момента аварии не эксплуатировались. В экологической группе суходольных, или плакорных, дубрав преобладают кисличный (28.8%) и снытевый (10.8 %) типы леса, в группе пойменных – злаково-пойменный (10.7 %) и прируслово-пойменный (10.8 %).

В литературе имеется достаточно информации по толщине ЛП в дубравах Белорусского Полесья (Полесье), сведения об их запасах ограничены несколькими типами леса (Кирковский, 1987), а для дубрав в ЗО ЧАЭС – отсутствуют.

Цель исследования – установить современные характеристики ЛП в дубравах белорусского сектора ЗО ЧАЭС и факторы, влияющие на ее накопление.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объект исследований – ЛП в высоковозрастных насаждениях четырех самых распространенных типов дубрав в белорусском секторе ЗО ЧАЭС. Исследования проводили до начала листопада (24.08.2021–7.09.2021 г), когда наступает их стабилизация (Кабанов, 1990), на 25 временных пробных площадях (ВПП), заложенных в дубравах кисличных (8), снытевых (7), прируслово-пойменных (5) и злаково-пойменных (5). Высокое покрытие насаждениями этих типов леса площади формации (61.1%) указывает на репрезентативность исследованной типологической выборки.

Закладку ВПП произвели в соответствии с методами, описанными в работе В.Ф. Ковязина с соавторами (2010). Таксацию древостоев и расчет таксационных показателей выполнили с использованием принятой в Беларуси справочной литературой (Мирошников и др., 1980; Кузьменков и др., 2019). Средние таксационные показатели древостоев дубрав по типам леса приведены в табл. 1.

Для установления запаса ЛП в типе леса с 20-процентной точностью при вероятности 0.95 рекомендуется отбирать 43 пробы (Карпачевский, 1981). В работе Л.И. Аткиной и Н.И. Стародубцевой (2004) для этой цели их отбор осуществляли на 20–25 учетных площадках (УП) размером 0.05 м², а для определения толщины подстилки с 7–12-процентной точностью выполняли 40–50 ее замеров.

В дубравах ЗО ЧАЭС определение запаса ЛП выполняли методом отбора образцов на 15 УП размером 0.5×0.5 м. На каждой ВПП размещали по 15 УП на 3 трансектах – по 5 УП на трансекте через 10 м при расстоянии между трансектами 15 м. Мощность ЛП измеряли на каждой стороне УП. В дубраве кисличной отобрали 120 образцов подстилки, снытевой – 105, прируслово-пойменной и

злаково-пойменной – по 75; произвели соответственно 480, 420 и по 300 замеров ее толщины.

В полевых условиях на каждой УП путем взвешивания определяли массу образца ЛП при естественной влажности. В пределах ВПП образцы объединяли, перемешивали и отбирали среднюю пробу. Методом их высушивания в сушильном шкафу при 100–105 °С до постоянной массы устанавливали влажность средних проб ЛП на ВПП в соответствии с ГОСТ 28268-89 «Почвы. Методы определения влажности, максимальной гигроскопической влажности и влажности устойчивого завядания растений». С учетом влажности рассчитали запас абсолютно сухой массы и плотность сложения ЛП на УП в соответствии с исследованием Я.К. Куликова (2013), далее определили средние показатели мощности, запаса и плотности сложения ЛП и отдельные их статистические показатели для каждого типа леса.

Обработку материалов производили при помощи стандартных пакетов прикладных программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 6.1. Все параметры ЛП в дубовых лесах ЗО ЧАЭС определены с точностью 3.1–8.2%, что говорит о достаточном количестве наблюдений и обоснованности полученных данных.

Достоверность различий (t) для двух сравниваемых малых выборок ($n < 20$) рассчитывали по формуле:

$$t = (M_1 - M_2) \sqrt{\frac{1 - 2(n_1 + n_2)^{-1}}{\frac{\sigma_1^2}{n_2} + \frac{\sigma_2^2}{n_1}}},$$

где M – среднее значение выборки; σ – стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Толщина лесной подстилки. По данным, приведенным в «Атласе морфологических признаков лесных почв Беларуси» (Соколовский, Юренин, 2012), толщина ЛП в дубравах страны находится в пределах 2–4 см, в среднем составляя в дубраве орляковой 3.0 см, кисличной – 3.1 см, черничной – 3.2 см. В плакорных дубравах Полесья она варьирует в диапазоне 1–4 см, редко выходя за границы 2–3 см (Соколовский, Беспалый, 2015). В дубравах орляковых, снытевых, кисличных Беловежской пуши Беларуси составляет 2 см (Антоник, Ефремов, 2007). В центральной части Полесья, в дубраве кисличной, она изменяется в пределах 3–7, в черничной – 2–4, в снытевой – 1.5–3 см (Горюнова, Солонович, 1978; Антоник, 2007; Герасименко, Соколовский, 2008). В дубравах прируслово-пойменных мощность ЛП колеблется в диапазоне 2–6 см, местами отсутствует, в дубраве пойменной составляет

Таблица 1. Средние таксационные показатели древостоев дуба

Тип леса / местопроизрастания	Количество ВПП, штук	Класс древостоев	Возраст, лет	Средние		Класс бонитета	Количество деревьев, штук га ⁻¹	Сумма площадей сечений, м ² га ⁻¹	Плотность	Запас, м ³ га ⁻¹	Доля примеси в общем запасе, %
				Высота, м	Диаметр, см						
Дубрава кисличная / D ₂	8	I II	112 60	23.3	42.8	II.8 —	206 48	23.2 1.0	0.7 —	254 6	11.0
				15.8	16.0						
Дубрава сныгевая / D ₃	7	I II	101 47	22.1	42.9	II.6 —	266 160	18.6 4.2	0.6 0.1	177 25	40.8
				15.8	17.9						
Дубрава злако- во-пойменная / C _{2п} , C _{3п}	5	I	85	20.9	29.8	II.4	443	23.9	0.8	223	24.9
Дубрава прирусло- во-пойменная / A _{2п} , B _{2п}	5	I	72	12.7	31.3	IV.2	240	17.4	0.8	143	7.8

Примечание. Согласно белорусским лесотипологическим таблицам (Юркевич, 1980), тип условий местопроизрастания (ТУМ) обозначается шифрами трофности: А — наиболее бедных, В — относительно бедных, С — относительно богатых, D — богатыми почв — и индексами влажности: 2 — свежих, 3 — влажных почв; индекс «п» указывает на пойменные условия.

5 см (Солонович, 1976; Антоник, 2007; Беспалый, Соколовский, 2017). В смешанных дубравах ближней зоны ЧАЭС ее величина находится на уровне 2 см (Переволоцкая, 2009).

Северо-восточнее Полесья в лиственных насаждениях Калужской области России мощность ЛП составляет 2.88–5.71 см (Шеглов, 2000), в чистых дубравах Московской области – 4.4 см, в смешанных – 3.5 см (Наумов и др., 2019), в дубняках лесостепной зоны Татарстана – 2.0–3.3 см (Ульдянова, 2017), в высокоствольных дубравах степной зоны – 4–6 см (Козлов, 2006; Баканов и др., 2018), в порослевых – до 2 см (Кабанов, 1990). В пойме среднего течения реки Большая Кокшага (Республика Марий Эл) под высоковозрастными дубравами ее толщина увеличивается от 0.7–1.4 см в прирусловой части до 2.1–4.0 см в остальной

(Исаев и др., 2005), а в дубравах поймы среднего Днепра – от 1–2 до 10 см (Соловьев, 2007).

В ЗО ЧАЭС средняя толщина ЛП по типам леса варьирует в диапазоне 1.7–2.9 см (табл. 2), то есть в пределах тех же 2–3 см, характерных для дубрав Полесья. В большинстве случаев она уступает мощности подстилок в дубравах европейской части России.

Толщина ЛП в дубравах ЗО пространственно неоднородна, на что указывают 16-кратный размах колебания частных ее значений (0.4–6.5 см), снижающийся от дубрав злаково-пойменных (14.5) до снытевых, кисличных (13.0) и прирусловой-пойменных (11.0), и высокие коэффициенты вариации средних величин по типам леса (40.4–50.5%). В приведенном выше ряду уменьшается и средняя толщина ЛП, которая, несмотря на близкие

Таблица 2. Статистические показатели характеристик лесной подстилки по типам дубрав

Статистические показатели	Дубрава кисличная	Дубрава снытевая	Дубрава злаково-пойменная	Дубрава прируслово-пойменная
<i>n</i>	120	105	75	75
Мощность, см				
min–max	0.5–6.5	0.5–6.5	0.4–5.8	0.5–5.5
$M \pm m$	2.5 ± 0.09	2.6 ± 0.12	2.9 ± 0.14	1.7 ± 0.10
C_v/P	40.4/3.7	48.3/4.7	44.0/5.1	50.5/5.8
Запас, кг м ⁻²				
min–max	0.8–6.5	0.8–7.6	0.7–4.9	0.2–4.9
$M \pm m$	2.1 ± 0.10	2.7 ± 0.13	2.0 ± 0.10	1.6 ± 0.10
C_v/P	52.6/4.8	50.3/4.9	41.3/4.8	56.4/6.5
Плотность сложения, г см ⁻³				
min–max	0.03–0.22	0.05–0.28	0.03–0.53	0.04–0.15
$M \pm m$	0.09 ± 0.003	0.11 ± 0.004	0.08 ± 0.007	0.09 ± 0.003
C_v/P	36.9/3.4	35.4/3.5	71.1/8.2	26.8/3.1

Примечание. *n* – количество учетных площадок; min и max – минимальное и максимальное значения; *M* – среднее арифметическое значение; *m* – ошибка среднего арифметического значения; *C_v* – коэффициент вариации, %; *P* – коэффициент точности, %.

Таблица 3. Достоверность различий показателей мощности (числитель) и запаса (знаменатель) лесной подстилки между типами дубрав

Тип леса	Дубрава кисличная	Дубрава снытевая	Дубрава прируслово-пойменная
Дубрава снытевая	0.67 / 3.66*	–	–
Дубрава прируслово-пойменная	5.95* / 3.54*	5.76* / 6.71*	–
Дубрава злаково-пойменная	2.40* / 0.71	1.63 / 4.27*	6.98* / 2.83*

Примечание. * – различия достоверны на 95-процентном уровне значимости.

значения, достоверно различается между большинством типов леса (табл. 3).

Запас лесной подстилки является более значимой характеристикой ввиду того, что показатель мощности ЛП довольно субъективен, а точность его невысока (Карпачевский, 1981). В 1970-х гг. в плакорных условиях Полесья ее абсолютно сухой вес в дубраве орляковой составлял 0.85, черничной – 0.87 и крапивной – 1.86 кг м⁻² (Кирковский, 1987). Все данные в настоящей статье для удобства сравнения приведены в кг м⁻². В Прибалтике в ТУМ С₃ и Д₃, соответствующих дубравам черничной и снытевой, запас ЛП был равен 2.63 и 0.95 кг м⁻² (Вайчис, Онюнас, 1977). В лиственных лесах Калужской области ее запас варьирует в пределах 2–4 кг м⁻², Брянской – 3–5 кг м⁻² (Щеглов, 2000). Южнее, в чистых естественных дубравах Черкасской области Украины, он снижается до 1.28 кг м⁻², искусственных – до 2.38 кг м⁻², смешанных – до 0.85 и 1.20 кг м⁻² соответственно (Жицька, Хоменко, 2011). В дубравах в лесостепи Татарстана масса ЛП составляет 0.81–1.72 кг м⁻² (Ульданава, 2017), нагорных дубравах южной лесостепи – 1.39–1.69 кг м⁻² (Каплина, Кулакова, 2021), чистой спелой плакорной дубраве степной зоны – 1.12 кг м⁻² (Баканов и др., 2018), чистых и смешанных порослевых дубравах Саратовской области – 0.11–1.97 кг м⁻² (Кабанов, 1990), Северном Прикаспии – 7.53 кг м⁻² (Кулакова, 2014). В Полесье мортмасса ЛП в дубраве широколиственно-пойменной весила 0.77 кг м⁻² (Кирковский, 1987). В пойме реки Большая Кокшага ее запас под дубравами возрастает от 0.41–1.37 до 1.63–3.73 кг м⁻² по мере удаления от прирусловой части и приближения к поверхности почвы уровней грунтовых вод (Исаев и др., 2005). В дубравах поймы среднего Днепра он намного выше – 3.70–8.99 кг м⁻² (Соловьев, 2007).

Современные средние запасы ЛП в ЗО ЧАЭС по типам дубрав (табл. 2) расположены в узком весовом интервале (1.6–2.7 кг м⁻²) при средней величине по

формации 2.2±0.06 кг м⁻². Они достоверно различаются между собой, кроме единичного случая (табл. 3). Их масса в полтора раза выше массы ЛП в дубравах Полесья 40-летней давности (0.85–1.89 кг м⁻²). В плакорных дубравах они в определенной мере вписываются в диапазоны запасов ЛП в дубравах Украины, в меньшей степени – России; в пойменных – близки к запасам ЛП в дубравах России и значительно уступают насаждениям дуба в пойме Днепра.

Весьма неоднородно пространственное распределение запаса ЛП в дубовых лесах ЗО ЧАЭС. Общий размах колебаний ее индивидуальных значений (0.2–7.6 кг м⁻²) достигает 38 раз и возрастает от дубравы злаково-пойменной (7.0) до кисличной (8.1), снытевой (9.5) и прируслово-пойменной (24.5). Коэффициенты вариации средних запасов ЛП по типам леса (41.3–56.4%) в среднем соответствуют аналогичному показателю в порослевых дубравах степи (48%) (Кабанов, 1990) и значительно выше их вариации в лиственных и хвойно-широколиственных лесах Брянской и Калужской областей (23.0–34.4%) (Щеглов, 2000).

Расчетный запас ЛП в дубравах ЗО ЧАЭС составляет около 200 тыс. т (табл. 4). При его определении к наиболее распространенным (базовым) типам леса присоединяли площади остальных типов на основе сходства или близости индексов трофности и влажности почв.

Запасы ЛП с определенной синхронностью повторяют изменение ее мощности (Щеглов, 2000) и находятся в статистической связи между собой, характер которой зависит от степени увлажнения почв (Вайчис, Онюнас, 1977). Сильные корреляции между этими параметрами установлены для низкоствольных дубрав Саратовской области ($r = 0.71$, $p < 0.01$) (Кабанов, 1990). В ЗО ЧАЭС связь между ними еще более тесная ($r = 0.76$, $p < 0.01$, $n = 375$).

Плотность лесной подстилки в дубравах Полесья составляет 0.25–0.40 г см⁻³, Беловежской

Таблица 4. Оценочный запас лесной подстилки в дубравах зоны отчуждения Чернобыльской АЭС

Показатель	Дубравы кисличная и орляковая	Дубравы снытевая, черничная крапивная и папоротниковая	Дубрава прируслово-пойменная	Дубравы злаково-пойменная, ольхово-пойменная, широколиственно-пойменная и пойменная	Всего
Общая площадь, га	3713.5	1345.9	851.9	1951.6	7862.9
Запас лесной подстилки, кг м ⁻²	2.5	2.6	1.7	2.9	–
Общая масса подстилки, т	92838	34993	14482	56597	198910

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены базовые типы леса.

пуши – 0.17–0.33 г см⁻³ (Антоник, 2012; Антоник, Босак, 2016). В дубравах ЗО ЧАЭС по состоянию на 2021 г. она оказалась более рыхлой и однородной – средние показатели плотности сложения по типам леса располагались в интервале 0.08–0.11 г см⁻³ (табл. 2), а достоверные различия данного показателя между всеми типами леса, несмотря на высокие коэффициенты вариации средних величин (26.8–71.1%), отсутствовали. Средняя плотность ЛП в насаждениях дубовой формации (0.09 ± 0.002 г см⁻³) близка к плотности подстилки черноольховых лесов (0.07 ± 0.001 г см⁻³) в ЗО ЧАЭС (Гарбарук и др., 2022).

Влияние экологических факторов на характеристики лесной подстилки. Снижение плотности ЛП в дубравах ЗО ЧАЭС и превышение ее запасов над запасами 40-летней давности обусловлены изменением климата и современными метеорологическими условиями. На общем фоне 30-летнего периода засушливых явлений в регионе (Бровка, Буяков, 2020), по данным расположенной на территории

ЗО ЧАЭС станции «Масаны», 2021 год характеризовался пониженным количеством осадков (519 мм) в сравнении со среднемноголетней нормой (609 мм), повышенной температурой воздуха (+8.2 °С при норме +7.8 °С), низкими коэффициентами увлажнения территории по Н.Н. Иванову (0.81 за май–август и 0.75 за год). Поэтому дефицит влаги замедлил микробиологическую активность в ЛП и ее деструкцию, чем обеспечил нарастание мортмассы и снизил степень уплотнения.

Различия в толщине и запасах ЛП в разных типах леса задаются комплексом экологических факторов, важнейшим из которых является рельеф местности, определяющий влагообеспеченность почв. Его понижение независимо от региона и лесобразующей породы сопровождается увеличением влажности почв и уменьшением запасов ЛП с последующим их ростом в переувлажненных местах (Аткина, Аткин, 2000). Повышению запасов ЛП способствуют увеличение увлажнения и снижение плодородия почв, а наибольшие запасы они

Таблица 5. Коэффициенты корреляции Спирмена толщины и запаса лесной подстилки с таксационными показателями древостоев дуба (n = 25)

Показатели	Возраст, лет	Средние		Класс бонитета	Число стволов, шт./га	Сумма площадей сечений, м ² /га		Полнота		Стволовой запас, м ³ /га		Доля примеси в общем запасе, %	
		высота, м	диаметр, см			дуба	общая	дуба	общая	дуба	общий		
W	0.909	0.904	0.964	0.886	0.926	0.868	0.917	0.975	0.937	0.957	0.794	0.871	0.899
p	0.03	0.02	0.50*	0.01	0.07*	0.00	0.04	0.78*	0.12*	0.36*	0.00	0.00	0.02
Толщина, см	0.11	0.47**	0.236	0.45**	-0.10	0.02	0.10	0.24	-0.10	-0.05	0.32	0.33	0.13
Запас, кг/м ²	0.18	0.32	0.35	-0.24	-0.25	-0.06	-0.05	0.14	-0.19	-0.04	0.07	0.19	0.28

Примечание. W – критерий Шапиро-Уилка, p – уровень значимости, %, * – нормальное распределение, ** – статистически значимые результаты при p < 0.05

накапливают на среднеплодородных почвах (Вайчис, Онюнас, 1977). В поймах рек их масса возрастает с понижением рельефа и повышением уровня грунтовых вод (Исаев и др., 2005).

С рельефом более тесно связана толщина ЛП (Щеглов, 2000). В составном ряду типов леса ЗО ЧАЭС (дубрава прируслово-пойменная – дубрава кисличная – дубрава снытевая – дубрава злаково-пойменная) понижается рельеф, уровни грунтовых вод приближаются к дневной поверхности, просматривается тенденция повышения индекса почвенного увлажнения. Одновременно увеличивается мощность ЛП. Ее запасы возрастают в рядах типов леса (дубрава прируслово-пойменная < дубрава злаково-пойменная ≤ дубрава кисличная < дубрава снытевая) и ТУМ ($A_2, B_2 < C_{2-3} < D_2 < D_3$), то есть по мере улучшения лесорастительных условий. Близкие значения толщины ЛП в дубравах кисличных и снытевых, характеризующихся разными индексами увлажнения при идентичных трофотобах, обусловлены выравниванием темпов ее разложения в связи с опусканием уровня грунтовых вод в ходе многолетней засухи до глубины, при которой капиллярная влага не достигает подстилок и не влияет на их влажность.

В процессе накопления ЛП важную роль играет количество опада. В исследованных дубравах большую его часть составляет древесный ярус. Поэтому вполне ожидаема связь параметров ЛП с таксационными показателями древостоев. Таким примером является тесная корреляция ее запаса с сомкнутостью полога древостоя, долей клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в составе, умеренная – с абсолютной и относительной полнотой насаждения, высотой дуба (*Quercus robur* L.), стволовым запасом в низкоствольных дубравах Саратовской области (Кабанов, 1990). В дубравах ЗО ЧАЭС выборка запаса ЛП имеет ненормальное распределение (критерий Шапиро-Уилка $W = 0.876$, $p = 0.01$), выборка толщины ($W = 0.939$, $p = 0.14$) – нормальное. Установлены значимые ($p < 0.05$) слабые коэффициенты корреляции Спирмена мощности ЛП со средней высотой древостоя дуба и классом бонитета, характеризующим качество условий местопроизрастания (табл. 5).

Поэтому наиболее низкие мощность и запас ЛП наблюдаются в низкобонитетных низкопродуктивных дубравах прируслово-пойменных (табл. 1), а самые высокие ее запасы накапливают дубравы снытевые, произрастающие на самых богатых влажных почвах, приуроченных к ТУМ D_3 .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мощность и запас ЛП в различных типах дубрав ЗО ЧАЭС располагаются в узких интервалах абсолютных значений (1.7–2.9 см и 1.6–2.7 кг м⁻²) и находятся в тесной ($r = 0.76$)

взаимосвязи. При высокой вариабельности средних величин (40–56%) они в большинстве случаев достоверно различаются между собой. Диапазон толщины ЛП совпадает со средними ее значениями большинства типов дубрав Полесья, но по мощности они уступают подстилкам дубовых насаждений за пределами региона. Запасы ЛП в полтора раза превышают величины данного параметра 40-летней давности в Полесье и близки либо уступают мортмассе ЛП в разных природных зонах европейской части России. Общий их запас в ЗО ЧАЭС составляет 200 тыс. т. Плотность сложения ЛП довольно однородна и по типам леса составляет 0.08–0.11 г см⁻³.

Величины характеристик ЛП в дубравах ЗО ЧАЭС определяет совокупное влияние погодноклиматических условий, рельефа, богатства и влажности почв, регулирующих количество опада, влажность ЛП и микробиологическую активность в ней. Засушливые явления в регионе на фоне глобального потепления климата обусловили снижение влагообеспеченности ЛП, замедление их разложения, выравнивание их толщины и запаса между отдельными типами леса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоник М.И., Босак В.Н. Почвенные условия дубовых насаждений юго-западной части Беларуси // Труды БГТУ. Серия 1. Лесное хозяйство. 2016. № 1. С. 97–101.
- Антоник М.И. Особенности почвенных условий дубрав Беловежской пуши // Почвоведение и агрохимия. 2012. № 2 (49). С. 74–81.
- Антоник М.И. Почвенно-грунтовые условия произрастания дубрав в Милевичском лесничестве Житковичского лесхоза // Труды БГТУ. Серия 1. Лесное хозяйство. 2007. Вып. 15. С. 201–204.
- Антоник М.И., Ефремов А.Л. Регрессионные модели взаимосвязи микробной биомассы и агрохимических свойств почв дубрав Беловежской Пуши // Проблемы лесоведения и лесоводства. 2007. Вып. 67. С. 329–336.
- Аткина Л.И., Аткин А.С. Особенности накопления подстилок в лесных сообществах // Почвоведение. 2000. № 8. С. 1004–1008.
- Аткина Л.И., Стародубцева Н.И. Запас и структура лесной подстилки в сосняках Джабык-Карагайского бора // Леса Урала и хозяйство в них. 2004. Вып. 24. С. 41–45.
- Баканов С.С., Голыш Е.А., Козаченко М.А. Влияние лесных пожаров на мертвый напочвенный покров и почвы дубовых лесов Лысогорского лесничества Саратовской области: Мат-лы седьмой Всероссийской конференции по итогам

научно-исследовательской и производственной работы студентов за 2017–2018гг. Саратов, 2018. С. 18–21.

Беспалый А.А., Соколовский И.В. Пойменные дерново-карбонатные лесные почвы Национального парка «Припятский» // Проблемы лесоведения и лесоводства. 2017. Вып. 77. С. 13–19.

Богатырев Л.Г., Демин В.В., Матышак Г.В., Сапожникова В.А. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок // Лесоведение. 2004. № 4. С. 17–29.

Бровка Ю.А., Буяков И.В. Изменение гидротермического коэффициента и повторяемости экстремальных условий увлажнения на территории Беларуси в период потепления климата // Природопользование. 2020. № 2. С. 5–18.

Вайчис М.В., Онюнас В.М. Типы лесных подстилок и их связь с почвами и лесами в Южной Прибалтике // Почвоведение. 1977. № 2. С. 93–100.

Гарбарук Д.К., Углянец А.В., Шумак С.В. Запасы лесных подстилок и содержание ^{137}Cs и ^{90}Sr в черноольховых лесах зоны отчуждения Чернобыльской атомной электростанции // Почвоведение. 2022. № 12. С. 1610–1620. doi: 10.31857/S0032180X22100318

Герасименко М.В., Соколовский И.В. Почвообразующие породы и свойства лесных почв суходольных дубрав Белорусского Полесья // Проблемы лесоведения и лесоводства. 2008. Вып. 68. С. 365–369.

Горюнова А.В., Солонович И.А. Почвы грабовых дубрав Припятского заповедника // Заповедники Белоруссии. Исследования. 1978. Вып. 2. С. 21–30.

ГОСТ 28268-89 «Почвы. Методы определения влажности, максимальной гигроскопической влажности и влажности устойчивого завядания растений». М.: Стандартиформ, 2006. 8 с.

Жицька Н.В., Хоменко О.М. Порівняльна характеристика процесів розкладання підстилки в природних та штучних лісових біогеоценозах // Наукові записки НаУКМА. 2011. Т. 119. С. 56–58.

Иванов Н.Н. Показатель биологической эффективности климата // Известия ВГО. 1962. Т. 94. Вып. 1. С. 65–70.

Исаев А.В., Захаров К.К., Богданов Г.А., Теплых А.А. Рельеф как основополагающий фактор в формировании пойменных почв: Мат-лы Междунар. науч.-техн. конф. «Лес-2005». Брянск, 2005. С. 96–100.

Кабанов С.В. Взаимосвязи запаса лесной подстилки с таксационными показателями дубовых низкоствольников // Лесной журнал. 1990. № 3. С. 13–17.

Каплина Н.Ф., Кулакова Н.Ю. Фитомасса и запасы углерода и азота в контрастных по продуктивности нагорных дубравах южной лесостепи // Аридные экосистемы. 2021. Т. 27. № 1 (86). С. 35–42.

Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.

Кирковский К.К. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в сосновых и дубовых насаждениях Припятского заповедника: дис....канд. с.-х. наук: 06.03.03. Минск: Белорусский технологический институт им. С.М. Кирова, 1987. 20 с.

Ковязин В.Ф., Мартынов А.Н., Мельников Е.С., Аникин А.С., Минаев В.Н., Беляева Н.В. Основы лесного хозяйства и таксация леса. СПб.: Лань, 2010. 384 с.

Козлов А.Н. Характеристика почв в дубравах Красносамарского лесничества // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2006. № 7 (47). С. 80–86.

Кузьменков М.В., Кулагин А.П., Таркан А.В., Бузуновский Р.С. Таксационно-лесостроительный справочник. Минск: Лесное и охотничье хозяйство, 2019. 335 с.

Кулакова Н.Ю. Распределение запасов углерода и азота в лугово-каштановых почвах северного Прикаспия в естественных степных растительных сообществах и в лесных насаждениях // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2014. № 1. С. 47–56.

Куликов Я.К. Почвенные ресурсы. Минск: Вышэйшая школа, 2013. 319 с.

Лес. Человек. Чернобыль. Лесные экосистемы после аварии на Чернобыльской АЭС: состояние, прогноз, реакция населения, пути реабилитации / Под ред. В.А. Ипатьева. Гомель: Речицкая укрупненная типография, 1999. 454 с.

Мирошников В.С., Труль О.А., Ермаков В.Е., Дольский Л.В., Костенко А.Г. Справочник таксатора. Минск: Ураджай, 1980. 360 с.

Наумов В.Д., Поветкина Н.Л., Лебедев А.В., Гемоннов А.В. Оценка гумусового состояния дерново-подзолистых почв Лесной опытной дачи РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева // Известия ТСХА. 2019. Вып. 4. С. 5–18.

Переволоцкая Т.В. Вертикальная миграция ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных почвах под влиянием изменения уровня грунтовых вод // Проблемы лесоведения и лесоводства. 2009. Вып. 69. С. 621–636.

Переволоцкий А.Н. Распределение ^{137}Cs и ^{90}Sr в лесных биогеоценозах. Гомель: Институт радиологии, 2006. 255 с.

Соколовский И.В., Беспалый А.А. Лесорастительные группы почв суходольных дубрав Белорусского Полесья // Проблемы лесоведения и лесоводства. 2015. Вып. 75. С. 484–492.

Соколовский И.В., Юрениа А.В. Атлас морфологических признаков лесных почв Беларуси. Минск: Лесное и охотничье хозяйство, 2012. 135 с.

Соловьев С.В. Влияние свойств подстилки на формирование почв пойменных лесов среднего Днепра // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2007. № 15 (1). С. 169–175.
doi: 10.15421/010731

Солонович И.А. Пойменные прирусловые дубравы Припятского заповедника // Припятский заповедник. Исследования. 1976. С. 55–74.

Ульданова Р.А. Продуктивность и почвенные условия произрастания лесов правобережья реки

Волги Республики Татарстан: дис....канд. с.-х. наук: 06.03.02. Казань: Казанский государственный аграрный университет, 2017. 196 с.

Щеглов А.И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах: По материалам 10-летних исследований в зоне влияния аварии на ЧАЭС. М.: Наука, 2000. 268 с.

Юркевич И.Д. Выделение типов леса при лесоустроительных работах. Минск: Наука и техника, 1980. 120 с.

Stocks of Forest Litter in the Oak Forests of the Chernobyl Nuclear Power Plant Exclusion Zone

A. V. Uglyanets¹, D. K. Garbaruk^{1, *}

¹*Polesye State Radiation-Ecological Reserve, Khoyniki, 247618 Belarus*

**E-mail: dima.garbaruk.77@mail.ru*

Forest litter plays a most important role in the migration of radioactive substances in biogeocenoses of the Chernobyl nuclear power plant exclusion zone. There is to date no information on the characteristics of litter in oak forests in this area. The aim of the study is to identify the main indicators of forest litter and factors influencing its accumulation in stands of the most common oak forests types (*Quercetum oxalidosum*, *Q. aegopodiosum*, *Q. subalveto-fluvialis* and *Q. graminoso-fluvialis*), occupying 61.1% of the oak forest formation in Belarusian sector of the Chernobyl NPP exclusion zone. It was found that the average values of their characteristics by forest types, obtained with an accuracy of 3.1–8.2%, vary in extremely narrow ranges: thickness – 1.7–2.9 cm, stocks – 1.6–2.7 kg m⁻², addition density – 0.08–0.11 g cm⁻³. The forest litter is loose, in comparison with other regions of Eastern Europe within the boundaries of the natural range of oak they are, as a rule, less thick and with a smaller mortmass stock. Their total stock in the Chernobyl exclusion zone is about 200 thousand tons of absolutely dry matter. The thickness and stock of forest litter's mortmass are very heterogeneous. They are characterized by high fluctuations in individual values and in average coefficients of variation (40–56%). The average values of thickness and stock differ significantly between most types of forests. These indicators are closely related to each other ($r = 0.76$). The density of the forest litter, despite the high coefficients of variation of average values (27–71%), is rather homogeneous. The formation of forest litters and their mortmass accumulation in the oak forests is determined by the cumulative effect of weather and climatic conditions, landscape, soil fertility and moisture and the quantity of forest litter with the leading role of soil moisture supply

Keywords: Chernobyl nuclear power plant's exclusion zone, oak forest, forest litter, thickness, stock, structural density.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the Programme for cooperation of Belarus and Russian Federation in population's protection and territories rehabilitation on areas suffered from the Chernobyl NPP catastrophe within the responsibility of the Republic of Belarus.

REFERENCES

Antonik M.I., Bosak V.N., Pochvennye usloviya dubovykh nasazhdenii yugo-zapadnoi chasti Belarusi (The soil conditions of the oak stands in the south-west part of

Belarus), *Trudy BGTU. Seriya 1. Lesnoe khozyaistvo*, 2016, No. 1, pp. 97–101.

Antonik M.I., Efremov A.L., Regressionnyye modeli vzaimosvyazi mikrobnoi biomassy i agrokhimicheskikh

- svoistv pochv dubrav Belovezhskoi Pushchi (Regression models of the relationship between microbial biomass and agrochemical properties of soils of oak groves of Belovezhskaya Pushcha), *Problemy lesovedeniya i lesovodstva*, 2007, Issue 67, pp. 329–336.
- Antonik M.I., Osobennosti pochvennykh uslovii dubrav Belovezhskoi pushchi (The soils conditions of the oak-woods in Bieloviezhskaya puscha), *Pochvovedenie i agrokhimiya*, 2012, No. 2 (49), pp. 74–81.
- Antonik M.I., Pochvenno-gruntovye usloviya proizrastaniya dubrav v Milevichskom lesnichestve Zhitkovichskogo leskhoza (The soil conditions for growth of oak-woods in Milevichy forestry Zhitkovichy region), *Trudy BGTU. Seriya 1. Lesnoe khozyaistvo*, 2007, Issue 15, pp. 201–204.
- Atkina L.I., Atkin A.S., Osobennosti nakopleniya podstilok v lesnykh soobshchestvakh (Peculiarities of litter accumulation in forest communities), *Pochvovedenie*, 2000, No. 8, pp. 1004–1008.
- Atkina L.I., Starodubtseva N.I., Zapas i struktura lesnoi podstilki v sosnyakakh Dzhabyk-Karagaiskogo bora (Stock and structure of forest litter in the pine forests of Dzhabyk-Karagay pine forest), *Lesnaya Urala i khozyaistvo v nikh*, 2004, Issue 24, pp. 41–45.
- Bakanov S.S., Golysh E.A., Kozachenko M.A., Vliyanie lesnykh pozharov na mertvyi napochvennyi pokrov i pochvy dubovykh lesov Lysogorskogo lesnichestva Saratovskoi oblasti (Impact of forest fires on dead ground cover and soils of oak forests in Lysogorsky Forestry of Saratov region), Saratov, Proc. of the Seventh All-Russian Conf. on the results of research and industrial work of students in 2017, Saratov, pp. 18–21.
- Bespalyi A.A., Sokolovskii I.V., Poimennye dernovo-karbonatnye lesnye pochvy Natsional'nogo parka "Pripyatskii" (Riparian sod-calcareous forest soils of the National Park "Pripyatski"), *Problemy lesovedeniya i lesovodstva*, 2017, Issue 77, pp. 13–19.
- Bogatyrev L.G., Demin I.I., Matyshak G.V., Sapozhnikova V.A., O nekotorykh teoreticheskikh aspektakh issledovaniya lesnykh podstilok (On some theoretical aspects of studying forest litters), *Lesovedenie*, 2004, No. 4, pp. 17–30.
- Brovka Y.A., Buyakov I.V., Izmenenie gidrotermicheskogo koeffitsienta i povtoryaemosti ekstremal'nykh uslovii uvlazhneniya na territorii Belarusi v period poteplyeniya klimata (Changes in the hydrothermal coefficient and in the frequency of extreme humidification conditions on the territory of Belarus during climate warming), *Prirodopol'zovanie*, 2020, No. 2, pp. 5–18.
- Garbaruk D.K., Uglyanets A.V., Shumak S.V., Zapasy lesnykh podstilok i sodержanie ^{137}Cs i ^{90}Sr v chernool'khovykh lesakh zony otchuzhdeniya Chernobyl'skoi atomnoi elektrostantsii (Forest litter stocks and content of ^{137}Cs and ^{90}Sr in the black alder forests of the Chernobyl nuclear power plant exclusion zone), *Pochvovedenie*, 2022, No. 12, pp. 1610–1620.
DOI: 10.31857/S0032180X22100318.
- Gerasimenko M.V., Sokolovskii I.V., Pochvoobrazuyushchie porody i svoistva lesnykh pochv sukhodol'nykh dubrav Belorusskogo Poles'ya (Soil-forming rocks and properties of forest soils of dry-land oak forests of the Belarusian Polesie), *Problemy lesovedeniya i lesovodstva*, 2008, No. Issue 68, pp. 365–369.
- Goryunova A.V., Solonovich I.A., Pochvy grabovykh dubrav Pripyatskogo zapovednika (Soils of hornbeam oak forests of the Pripyatsky Reserve), *Zapovedniki Belorussii. Issledovaniya*, 1978, Issue 2, pp. 21–30.
- GOST 28268-89
- Isaev A.V., Zakharov K.K., Bogdanov G.A., Teplykh A.A., Rel'ef kak osnovopolagayushchii faktor v formirovani poimennykh pochv (Relief as a fundamental factor in the formation of floodplain soils), *Les-2005 (Forest-2005)*, Bryansk, Proc. of International Scientific-Technical Conf., Bryansk, pp. 96–100.
- Ivanov N.N., Pokazatel' biologicheskoi effektivnosti klimata, *Izv. Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva*, 1962, Vol. 94, pp. 65–70.
- Kabanov C.B., Vzaimosvyazi zapasa lesnoi podstilki s taksatsionnymi pokazatelyami dubovykh nizkostvol'nikov (Relationships of forest litter stock with taxation indices of low oak stands), *Lesnoi zhurnal*, 1990, No. 3, pp. 13–17.
- Kaplina N.F., Kulakova N.Y., Fitomassa i zapasy ugleroda i azota v kontrastnykh po produktivnosti nagornykh dubravakh yuzhnoi lesostepi (Phytomass and stocks of carbon and nitrogen in the upland oak groves contrasting in productivity in the southern forest-steppe), *Aridnyye ekosistemy*, 2021, Vol. 27, No. 1 (86), pp. 35–42.
- Karpachevskii L.O., *Les i lesnye pochvy* (Forest and forest soils), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981, 261 p.
- Kirkovskii K.K., *Biologicheskaya produktivnost' i krugovorot khimicheskikh elementov v sosnyvykh i dubovykh nasazhdeniyakh Pripyatskogo zapovednika. Diss. kand. s.-kh. nauk* (Biological productivity and cycling of chemical elements in pine and oak plantations of the Pripyatsky Reserve. Extended abstract of Candidate's of agricult. sci. thesis), Minsk: Belorusskii tekhnologicheskii institut im. S.M. Kirova, 1987, 20 p.
- Kovyazin V.F., Martynov A.N., Mel'nikov E.S., Anikin A.S., Minaev V.N., Belyaeva N.V., *Osnovy lesnogo khozyaistva i taksatsiya lesa* (Fundamentals of forestry and forest inventory), Saint Petersburg: Lan', 2010, 384 p.
- Kozlov A.N., Kharakteristika pochv v dubravakh Krasnosamarskogo lesnichestva (On characteristics of soil cover of Krasnosamarsky Forestry), *Vestnik SamGU. Estestvennonauchnaya seriya*, 2006, No. 7 (47), pp. 80–86.
- Kulakova N.Y., Raspredelenie zapasov ugleroda i azota v lugovo-kashtanovykh pochvakh severnogo Prikaspiya v estestvennykh stepnykh rastitel'nykh soobshchestvakh i v lesnykh nasazhdeniyakh (Distribution of carbon and nitrogen stocks in meadow-chestnut soils of the Northern Caspian in natural steppe plant communities and in forest plantations), *Vestnik VGU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya*, 2014, No. 1, pp. 47–56.

- Kulikov Y.K., *Pochvennyye resursy* (Soil resources), Minsk: Vysheishaya shkola, 2013, 319 p.
- Kuz'menkov M.V., Kulagin A.P., Tarkan A.V., Buzunovskii R.S., *Taksatsionno-lesoustroitel'nyi spravochnik* (Taxation and forest management reference book), Minsk: Lesnoe i okhotnich'e khozyaistvo, 2019, 335 p.
- Les. Chernobyl'. Chelovek. Lesnye ekosistemy posle avarii na Chernobyl'skoi AES: sostoyanie, prognoz, reaktsiya naseleniya, puti rehabilitatsii* (Forest. Chernobyl. Human. Forest ecosystems after the Chernobyl disaster: state, forecast, reaction of the human population, ways of rehabilitation), Gomel': Izd-vo Instituta lesa NAN Belarusi, 1999, 454 p.
- Miroshnikov V.S., Trull' O.A., Ermakov V.E., Dol'skii L.V., Kostenko A.G., *Spravochnik taksatora* (Taxator's handbook), Minsk: Uradzhai, 1980, 360 p.
- Naumov V.D., Povetkina N.L., Lebedev A.V., Gemonov A.V., Otsenka gumusovogo sostoyaniya derno-podzolistykh pochv Lesnoi opytnoi dachi RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva (Evaluating the humus status of sod-podzolic soils of the RSAU-MTAA forest experimental district), *Izvestiya TSKhA*, 2019, Issue 4, pp. 5–18.
- Perevolotskaya T.V., Vertikal'naya migratsiya ^{137}Cs i ^{90}Sr v lesnykh pochvakh pod vliyaniem izmeneniya urovnya gruntovykh vod (Vertical migration of ^{137}Cs and ^{90}Sr in forest soils under the influence of groundwater level changes), *Problemy lesovedeniya i lesovodstva*, 2009, Issue 69, pp. 621–636.
- Perevolotskii A.N., *Raspredelenie ^{137}Cs i ^{90}Sr v lesnykh biogeotsenozakh* (Distribution of ^{137}Cs and ^{90}Sr in forest biogeocenoses), Gomel: Institut radiologii, 2006, 255 p.
- Shcheglov A.I., *Biogeokhimiya tekhnogennykh radionuklidov v lesnykh ekosistemakh: Po materialam 10-letnikh issledovaniy v zone vliyaniya avarii na ChAES* (Biogeochemical migration of technogenic radionuclides in forest ecosystems: by the materials of 10-year research in the area effected by the Chernobyl accident), Moscow: Nauka, 2000, 268 p.
- Sokolovskii I.V., Bepalyi A.A., Lesorastitel'nye gruppy pochv sukhodol'nykh dubrav Belorusskogo Poles'ya (Forest vegetation groups of soils in upland oak groves of Belarusian Polesye), *Problemy lesovedeniya i lesovodstva*, 2015, Issue 75, pp. 484–492.
- Sokolovskii I.V., Yurenaya A.V., *Atlas morfologicheskikh priznakov lesnykh pochv Belarusi* (Atlas of morphological features of forest soils in Belarus), Minsk: Lesnoe i okhotnich'e khozyaistvo, 2012, 135 p.
- Solonovich I.A., Poimennyye priruslovyie dubravy Pripyatskogo zapovednika (Floodplain streamside oak forests of the Pripyatsky Reserve), *Pripyatskii zapovednik. Issledovaniya*, 1976, pp. 55–74.
- Solov'ev S.V., Vliyanie svoystv podstilki na formirovaniye pochv poimennykh lesov srednego Dnepra (Influence of the litter features on pedogenesis in of the middle Dnipro flood-lands), *Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Biologiya. Ekologiya*, 2007, No. 15 (1), pp. 169–175. DOI: 10.15421/010731
- Ul'danova R.A., *Produktivnost' i pochvennyye usloviya proizrastaniya lesov pravoberezh'ya reki Volgi Respubliki Tatarstan. Diss. kand. s.-kh. nauk* (Productivity and soil conditions of forests on the right bank of the Volga River in the Republic of Tatarstan. Candidate's of agricult. sci. thesis), Kazan: Kazanskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet, 2017, 196 p.
- Vaichis M.V., Onyunas V.M., Tipy lesnykh podstilok i ikh svyaz' s pochvami i lesami v Yuzhnoi Pribaltike (Properties and an indicative role of forest litters), *Pochvovedenie*, 1977, No. 2, pp. 93–100.
- Yurkevich I.D., *Vydelenie tipov lesa pri lesoustroitel'nykh rabotakh* (Identification of forest types during forest management work), Minsk: Nauka i tekhnika, 1980, 120 p.
- Zhits'ka N.V., Khomenko O.M., Porivnyal'na kharakteristika protsesiv rozkladannya pidstilki v prirodnykh ta shtuchnykh lisovykh biogeotsenozakh (Comparative characteristics of forest litter decomposition in natural and artificial biocenoses), *Naukovi zapiski NaUKMA*, 2011, Vol. 119, pp. 56–58.

УДК 630*114.351+630*813

НАЧАЛЬНАЯ ДЕСТРУКЦИЯ ХВОИ В ПОДСТИЛКАХ СОСНЯКОВ БРУСНИЧНЫХ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»¹

© 2024 г. А. Н. Солодовников^{а, *}

^аИнститут леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия

*E-mail: forest@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024 г.

После доработки 09.04.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

Разложение опада проходит в несколько стадий, наиболее интенсивной из которых является начальная стадия. Настоящее исследование направлено на выявление особенностей начальной стадии разложения хвои в сосняке брусничном и ее зависимости от гидротермических условий и внутренних биогеоценотических различий. Пробная площадь расположена на территории Государственного природного заповедника «Кивач» в среднетаежной подзоне Республики Карелии. Разложение хвои проводили методом закладки мешочков с хвоей. Изучение особенностей разложения хвои в разных микрогруппах напочвенной растительности за первый вегетационный период показало незначительные различия в пределах стандартного отклонения. Установлено, что разложение хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне составило $31.5 \pm 3.5\%$ за вегетационный период (120 дней), $44.0 \pm 1.4\%$ – за годовой цикл и $55.8 \pm 5.1\%$ – за двухлетний период. Использование асимптотической модели Berg и Ekbohm показало завышение годовой величины разложения на 10–13%. Предложенная логарифмическая модель основана на двухгодичных эмпирических данных и дает погрешность в 3–5% в вычислении годовой потери массы хвои.

Ключевые слова: гидротермические условия, разложение хвои, внутренние биогеоценотические различия, асимптотическая модель.

DOI: 10.31857/S0024114824050098 EDN: OWLLKH

Круговорот органического вещества в экосистеме очень важен для понимания биосферной функции почвы как источника питания растений. Поступая в лесную подстилку, опад препятствует механическому уплотнению почвы, влияет на световой и гидротермический режимы, процессы диффузии и испарения, является благоприятной средой для почвенной биоты (Семенов, Когут, 2015). Почвенная биота, преобразуя свежий растительный материал, формирует и улучшает динамику почвенных агрегатов, таким образом улучшая структуру почв (Tisdall, Oades, 1982). Растительный опад является важной частью запаса почвенной органики, а его деструкция в значительной степени определяет круговорот органического вещества в

экосистеме (Six et al., 2004; Weedon et al., 2009; Berg, McLaugherty, 2020). Компонентный состав и масса опада находятся в прямой зависимости от видового разнообразия и пространственной структуры лесных экосистем. В свою очередь, компонентный и химический состав опада, наряду с климатическим фактором, определяют скорость его разложения и преобразования в экосистеме (Talbot et al., 2012; Тулина, Семенов, 2015). Хвойный опад отличается от листового присутствием в химическом составе плохо растворимых углеводов и танинов, ингибирующих процесс его деструкции (Johansson, 1995). Выход легко растворимых химических компонентов – начальный и наиболее интенсивный этап деструкции опада, являющийся важной частью в годовом обороте элементов питания (Millar, 1974). Наше исследование направлено на выявление особенностей начальной стадии разложения хвои в сосняке брусничном и ее зависимости от гидротермических условий и внутренних биогеоценотических различий. Ранее в Карелии

¹Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

изучали разложение лесных подстилок (Загуральская, 2000), а также целлюлозы и хвойного опада в сосняках (Германова, 2009; Германова и др., 2012), однако основой данных исследований являлось изучение микробиологической активности почв.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Пробная площадь расположена на территории Государственного природного заповедника «Кивач» в среднетаежной подзоне Республики Карелии. Климатический режим региона исследований умеренно-холодный и влажный, переходный от морского к континентальному. Размер основной пробной площади — 50×80 м (0.4 га). Тип леса — сосняк брусничный 190 лет; состав древостоя — 10С; средняя высота — 23.1 м; средний диаметр ствола — 31.0 см; запас фитомассы древостоя — 182.1 т/га; класс бонитета III.4. Почва — Podzol Rustic (подзол крупнопесчаный иллювиально-железистый на флювиогляциальных песках). На пробной площади выделяли четыре микрогруппы преобладающей напочвенной растительности: зеленомошную, брусничную, лишайниковую и черничную.

Для сравнения разложения хвои в схожих экосистемах на однотипных почвах с различиями только в гранулометрическом составе в километре от основной закладывали дополнительную пробную площадь: сосняк черничный 190 лет; состав древостоя — 10С; средняя высота — 26.0 м; средний диаметр ствола — 34.0 см; запас стволовой древесины — 404 м³/га; класс бонитета II.5; второй ярус — ель (*Picea*) с примесью березы (*Betula*). Почва — Podzol Rustic (подзол мелкопесчаный иллювиально-железистый на флювиогляциальных песках) (Разнообразие почв..., 2006). Выделяли брусничную и черничную микрогруппы преобладающей напочвенной растительности.

Разложение хвои проводили методом закладки мешочков с хвоей (Berg, Ågren, 1984). Мешочки 10×10 см выполнены из сетки неокрашенного полиэфирного волокна, отверстия 1×1 мм. Вес хвои в каждом мешочке — 3.5 г (воздушно-сухое вещество). Мешочки с хвоей закладывали вне проекции крон между OF и ОН горизонтами подстилки, в каждой из микрогрупп напочвенной растительности. Проводили три серии двухгодичных опытов с закладкой образцов в 2017, 2018, 2019 гг. Отборы образцов в каждой из микрогрупп напочвенной растительности выполняли в пятикратной повторности. В первый после закладки образцов вегетационный период отборы проводили ежемесячно, в последующие годы опыта — в начале и в конце вегетационного периода. Температуру воздуха и почвы, а также относительную влажность воздуха измеряли датчиками iButton DS1923-F5#. Измерение температуры и относительной влажности воздуха выполняли на высоте 2 м с периодичностью в 1 час,

температуры нижней части лесной подстилки — с периодичностью в 30 мин. Содержание целлюлозы определяли методом Кюршнера и Хоффера, лигнина/AUR — методом Класона в модификации Комарова, содержание экстрагированных этиловым спиртом веществ — гравиметрическим методом (Оболенская и др., 1965) (данные были получены с помощью оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН). Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов программ Statistica 10, Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пять лет измерений были контрастными по температурно-влажностным погодным условиям (рис. 1). Мониторинг температуры воздуха показал, что за период измерений наиболее холодным был февраль 2018 г. (−19°C), а наиболее теплым — июль того же года (+19°C). Средняя температура воздуха за летний период 2017, 2018 и 2019 гг. составила 15.3, 17.1 и 15°C. Средняя температура в нижней части лесной подстилки в эти же периоды составила 13.1, 14.1 и 12.8 °C соответственно. Наибольшее количество осадков выпало в летний период 2017 г. (230 ± 35 л/м²) и 2018 г. (205 ± 30 л/м²), наименьшее — в 2019 г. (106 ± 20 л/м²). Объем почвенных вод в целом согласуется с объемом выпавших осадков.

Наибольшая разница среднемесячных температур подстилок разных микрогрупп напочвенной растительности зафиксирована в июне 2019 г. между подстилками лишайниковой (14.5 °C) и черничной (12.5 °C) микрогрупп.

Значительное снижение температуры воздуха в сентябре, в свою очередь, снижает и выравнивает температуру подстилок всех микрогрупп до 10–10.5 °C, что на фоне пониженного лизиметрического стока из подстилок (14 ± 1.5 л/м²) уменьшает

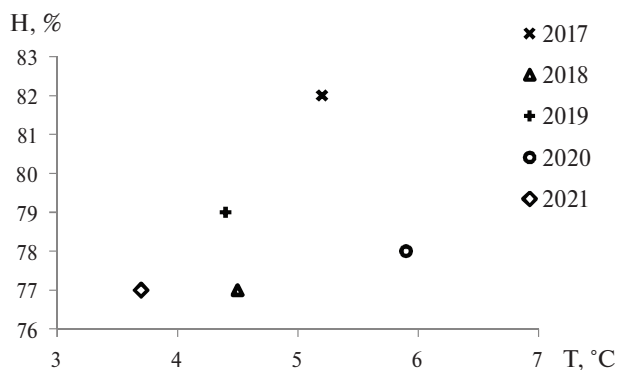


Рис. 1. Гидротермические условия сосняка брусничного: средняя температура воздуха (°C), средняя относительная влажность воздуха (%).

транспирацию и повышает вклад осадков во влажность подстилки.

Различия в температурном режиме подстилок являются следствием их различий по физическим характеристикам, таким как порозность, плотность, мощность и т.п., обусловленным типом доминирующей растительности. Минимальным запасом подстилок выделяется лишайниковая микрогруппа (19.7 ± 4.6 т/га), максимальным запасом обладают брусничная (30.4 ± 1.6 т/га) и черничная микрогруппы (30.0 ± 2.4 т/га). Зеленомошная микрогруппа растительности занимает промежуточное положение по запасу подстилки (25.0 ± 0.2 т/га).

Анализ химического состава лесных подстилок показал, что подгоризонт OL под брусничной и черничной растительностью в 1.5–2 раза богаче калием и фосфором, чем в подстилках под зеленомошной и лишайниковой растительностью. Отличия в химическом составе подстилок наиболее сильно проявляются в подгоризонте ОН, который под лишайниковой растительностью очень беден углеродом и подвижными формами фосфора и калия по сравнению с других микрогрупп аналогичными подгоризонтами, а под зеленомошной, напротив, в 1.5–2 раза богаче углеродом и азотом (Солодовников, 2019).

Многочисленные исследования (Berg, Ekbohm, 1991; Coûteaux et al., 1998; Talbot et al., 2012) показали, что химический состав начального субстрата сильно влияет на скорость его разложения. Считается, что в первую очередь вклад в скорость разложения вносят растворимые и низкомолекулярные соединения, затем гемицеллюлозы, особенно те, которые основаны на арабинане (Berg, McClaugherty, 2020). Несколько позже доминирующим видом деятельности становится разложение целлюлозы и, наконец, разложение лигнина (табл. 1).

В подстилках различных микрогрупп напочвенной растительности деструкция хвои проходила достаточно равномерно. В течение полутора лет каждого из трех опытов было зафиксировано только одно значимое различие в разложении хвои в подстилке лишайниковой микрогруппы

растительности ($28.6 \pm 1.1\%$), по сравнению с брусничной ($33.6 \pm 1.7\%$) и черничной ($32.0 \pm 1.3\%$) микрогруппами, что объясняется переувлажнением данной подстилки, имеющей наименьшую мощность и запас, на фоне высоких осадков (Солодовников, 2019). Отмечена повышенная деструкция хвои в брусничной микрогруппе после двух лет (67 и 69%) в двух опытах из трех, но различия с другими микрогруппами растительности значимы лишь в одном из них, что, возможно, является следствием локального распространения деструктивной микрофлоры и фауны в местах закладки опыта (рис. 2). Это подтверждается тем, что после смещения на метр места закладки третьего опыта в брусничной микрогруппе результат деструкции не отличался значимо от результата в других микрогруппах напочвенной растительности. Существует разница в разложении хвои в подстилке лишайниковой микрогруппы растительности в первом и втором экспериментах, однако, если рассматривать все три серии опыта в целом, значимых различий не наблюдается (Solodovnikov, 2021).

Проведено сравнение разложения хвои в схожих экосистемах на однотипных почвах с различиями только в гранулометрическом составе. Почвы основной площади более чем на 75% представлены частицами 1–0.25 мм, в верхних горизонтах широко представлены частицы 3–1 мм, при почти полном отсутствии фракции <0.01 мм, тогда как на дополнительной площадке почва представлена в основном фракциями 1–0.01 мм, около 7% составляют фракции <0.01 мм и 2.5% – глинистых частиц. Эксперимент показал повышенную потерю массы хвои в подстилке брусничной микрогруппы (упомянутую ранее) на основной пробной площади, однако высокая вариабельность результатов не позволяет считать различия значимыми и не подтверждается вторым экспериментом.

В целом можно заключить, что в сосновом лесу внутренние биогеоценотические различия в сочетании с различными контрастными погодными условиями оказывают лишь транзиторное и неаккумулируемое влияние на характер деструкции хвои даже на начальной стадии разложения.

Это позволяет объединить результаты, полученные в различных микрогруппах растительности, в

Таблица 1. Химический состав экспонируемой хвои, в % от начального

Дней опыта	Экстрактивные вещества, %	Целлюлоза, %	Лигнин/AUR, %
0	22.87 ± 0.41	25.41 ± 0.12	32.34 ± 0.32
120	11.98 ± 1.19	12.53 ± 0.88	26.48 ± 1.48
364	8.35 ± 0.86	9.04 ± 1.08	24.21 ± 1.03
482	7.03 ± 0.22	6.97 ± 0.99	20.36 ± 1.51
728	5.33 ± 0.94	6.1 ± 0.69	18.54 ± 1.48

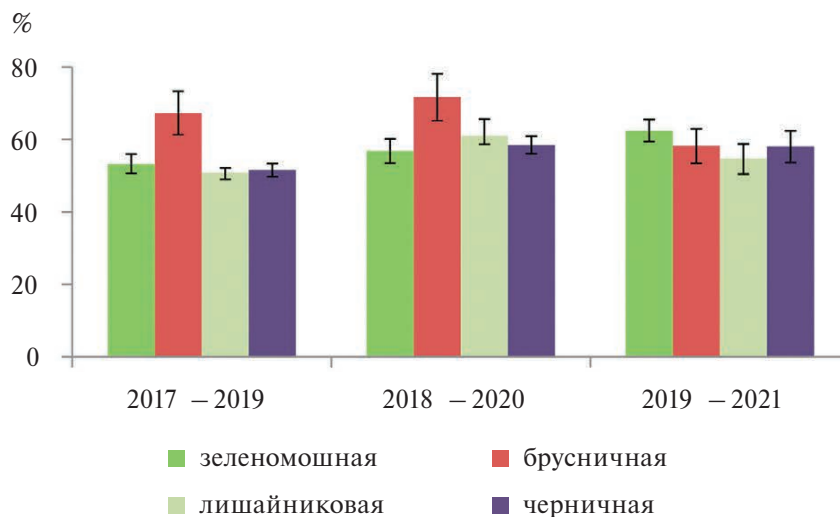


Рис. 2. Потеря массы хвои в подстилках различных микрогрупп растительности через 2 года после начала эксперимента (в экспериментах 2017–2019 гг.; 2018–2020 гг.; 2019–2021 гг.).

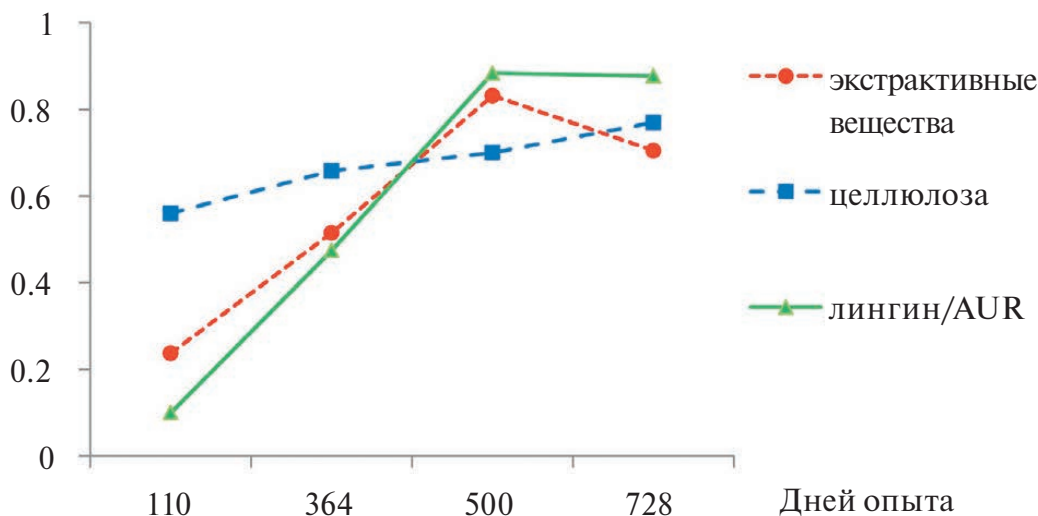


Рис. 3. Значение коэффициентов корреляции потери массы с химическими компонентами хвои (экстрактивные вещества, лигнин, целлюлоза) в зависимости от продолжительности эксперимента.

единый массив данных для последующей статистической обработки.

Таким образом, потеря массы хвои по отношению к начальной за вегетационный период первого года опытов в среднем достигла $31.5 \pm 3.5\%$, за первый год составила $44.0 \pm 1.4\%$, за два года — $58.9 \pm 6.5\%$. Эти данные довольно близко соответствуют результатам разложения хвои, полученным в шведском, французском и российском экспериментах (Berg, Ekbohm, 1991; Coûteaux et. al., 1998; Германова и др., 2012).

Статистический анализ показал, что скорость потери массы хвои довольно слабо коррелирует со

среднемесячным количеством осадков (-0.34), но значительно — с количеством лизиметрических вод, прошедших через лесную подстилку (-0.72), среднемесячной относительной влажностью воздуха (-0.76) и температурой в нижней части подстилки (0.87). Сильная корреляция обнаружена с температурой воздуха (0.90).

В нашем исследовании после 110 дней сравнение потери массы компонентов хвои с потерей общей массы показало наибольшее значение коэффициента корреляции для целлюлозы (0.55), тогда как корреляция с лигнином/AUR (0.1) имела наименьшее значение (рис. 3). После 500 дней опыта корреляция лигнина/AUR (0.88) была максимальной

среди компонентов и превысила значения корреляции целлюлозы (0.7). Коэффициенты корреляции между потерей массы хвои и всех компонент стабильно росли с увеличением времени опыта. Это подтверждает тезис, что оставшиеся после быстрой в первой стадии потери вещества, как правило, лигнифицированы и их распад на более поздних стадиях регулируется распадом лигнина.

Подобный характер распада лигнина/AUR позволяет классифицировать исследованный нами процесс разложения скорее как трехступенчатую модель разложения, предложенную В. Berg и С. McLaugherty (2020). Главное отличие двухступенчатой модели от трехступенчатой заключается в раннем доминирующем влиянии лигнина на процесс разложения.

Вполне традиционным уравнением, описывающим деструкцию сосновой хвои, является асимптотическая модель (Berg, Ekbohm, 1991), которая, в свою очередь, базируется на модели, предложенной Р.А. Howard, D.M. Howard (1974), и представляет ее упрощенный вариант: $M_L = m(1 - e^{-k t/m})$, где M_L – общая потеря массы (%), m – асимптотическое (предельное) значение потери массы (%), t – время (дни опыта), k – начальная скорость разложения. Эта модель базируется на наблюдении за разложением некоторых типов подстилки, что приводило к остатку, скорость разложения которого приближалась к нулю.

Используя параметры $m = 58.9$ и $k = 0.46$, мы получили довольно близкое соответствие расчетной кривой с данными экспериментов (рис. 4). Однако на графике ясно видно, что расчетная модель

завышает величину годовой деструкции хвои примерно на 10–13%, и это подтверждается всеми тремя сериями опытов.

Данные, полученные в результате химического анализа, показали различия в характере деструкции разных компонентов хвои. Взяв за основу подход, учитывающий разные скорости распада разных компонентов (Coûteaux et al., 1998), сделали попытку смоделировать деструкцию каждого компонента и эмулировать общую потерю массы хвои на основе суммы этих моделей.

Получена логарифмическая модель: $M_L = C \ln(t) + D$, где t – количество дней опыта; C и D – поправочные коэффициенты. Для нашей модели найдены коэффициенты $C = 14.39$; $D = -36.93$, которые дают вполне приемлемый результат. Модель является довольно простой для применения и более точной по сравнению с асимптотической моделью, однако возникает погрешность в 3–5% в вычислении годовой потери массы хвои. Отсутствие физического объяснения и необходимость подбора или расчета эмпирических коэффициентов C и D следует отнести к числу основных недостатков. Можно лишь предположить, что коэффициенты k и m из асимптотического уравнения в той или иной форме присутствуют как в C , так и в D . Логарифмическая модель применима только при значениях $30 < t < 750$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ гидротермических показателей в воздухе, подстилке и почве показал, что изменения в

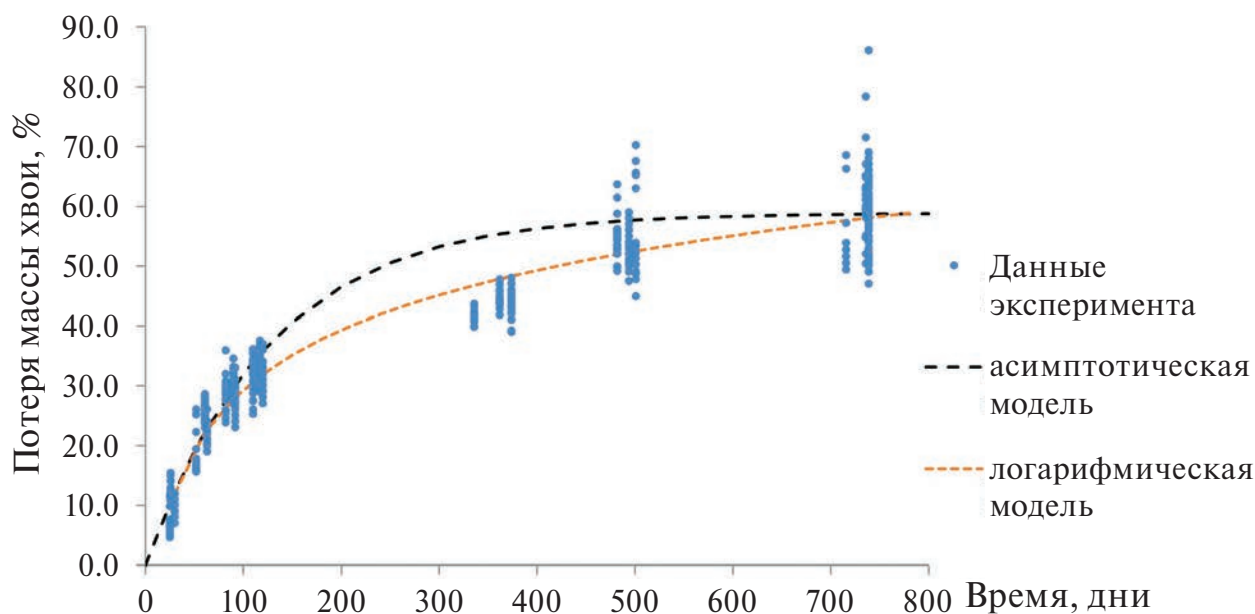


Рис. 4. Сравнение усредненных данных эксперимента с асимптотической и логарифмической регрессионной моделью.

скорости потери массы хвои значительно коррелируют как с температурой подстилки, так и с параметрами, тесно взаимосвязанными с гидротермическим режимом подстилки: температурой и влажностью воздуха. Тем не менее, можно сделать вывод, что на самой интенсивной, начальной, стадии разложения внутренние биогеоценоотические различия, такие как напочвенная растительность, отсутствие крупной фракции в гранулометрическом составе почв даже в сочетании с различными контрастными погодными условиями, оказывают лишь транзитное и неаккумулируемое влияние на характер деструкции хвои.

В целом потеря массы хвои по отношению к начальной за вегетационный период первого года опытов в среднем достигла $31.5 \pm 3.5\%$, за первый год составила $44.0 \pm 1.4\%$, за два года — $58.9 \pm 6.5\%$. При этом корреляционный анализ химического состава хвои показал, что за два года опыта зависимость потери общей массы хвои от потерь отдельных химических компонентов устойчиво растет. После 500 дней опыта корреляция с потерей лигнина/AUR (0.88) стала максимальной среди компонентов и превысила значения коэффициента корреляции с потерей целлюлозы (0.7).

Данные трех экспериментов показали, что известная асимптотическая модель, применяемая для расчетов деструкции хвои, завышает величину годовой деструкции хвои примерно на 10–13%. Предложенная логарифмическая модель основана на двухгодичных эмпирических данных и дает погрешность в 3–5% в вычислении годовой потери массы хвои. Следует учитывать ограниченность ее применения как в рамках разлагаемого субстрата, так и во временных рамках. Модель не применима при значениях $t < 30$. Тем не менее для периода от месяца до двух лет данная модель выглядит наиболее оптимальной, и потому, в зависимости от строгости требований к результату расчетов потери массы хвои, желателен применение логарифмической модели для указанного периода разложения вплоть до пересечения значений с асимптотической моделью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Германова Н.И.* Скорость разложения растительного опада в лесных насаждениях заповедника «Кивач» // Эколого-геохимические и биологические закономерности почвообразования в таежных лесных экосистемах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 68–87.
- Германова Н.И., Медведева М.В., Мамай А.В.* Динамика разложения листового опада в среднетаежных насаждениях Карелии // Известия вузов. Лесной журнал. 2012. № 1. С. 24–32.
- Загуральская Л.М.* Динамика микробиологических параметров минерализации органического вещества в почвах сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 2000. № 2. С. 8–13.
- Оболенская А.В., Щеголев В.П., Аким Г.Л., Аким Э.Л.* Практические работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Лесная промышленность, 1965. 412 с.
- Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Под ред. Н.Г. Федоренко. М.: Наука, 2006. 287 с.
- Семенов В.М., Когут Б.М.* Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 233 с.
- Солодовников А.Н.* Особенности начального разложения хвои в сосняке брусничном в среднетаежной подзоне Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 11. С. 97–106. <https://doi.org/10.17076/eco1124>
- Тулина А., Семенов В.* Оценка чувствительности минерализуемого пула почвенного органического вещества к изменению температуры и влажности // Почвоведение. 2015. № 8. Р. 952–962. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15080109>
- Berg B., Ågren G.I.* Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest // Canadian Journal of Botany. 1984. V. 62. № 12. P. 2880–2888. <https://doi.org/10.1139/b84-384>
- Berg B., Ekbohm G.* Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest // Canadian Journal of Botany. 1991. V. 69. № 7. P. 1449–1456. <https://doi.org/10.1139/b91-187>
- Berg B., McClaugherty C.* Plant litter. Springer, 2020. 341 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59631-6>
- Coûteaux M.M., McTiernan K.B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Böttner P.* Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition // Soil Biology and Biochemistry. 1998. V. 30. № 5. P. 583–595. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00169-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00169-7)
- Howard P.J.A., Howard D.M.* Microbial Decomposition of Tree and Shrub Leaf Litter. 1. Weight Loss and Chemical Composition of Decomposing Litter // Oikos. 1974. V. 25. № 3. P. 341. <https://doi.org/10.2307/3543954>
- Johansson M.-B.* The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests // Forestry. 1995. V. 68. № 1. P. 49–62. <https://doi.org/10.1093/forestry/68.1.49>
- Millar C.* Decomposition of coniferous leaf litter // Biology of Plant Litter Decomposition 1974. V. 1. P. 105–128. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-215001-2.50010-6>
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K.* A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // Soil and Tillage Research. 2004. V. 79. № 1. P. 7–31. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
- Solodovnikov A.* Early-stage needle litter decomposition in a cowberry-type pine stand in relation to hydrothermal

conditions and phytocoenotic factors // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. IOP Publishing. 2021. V. 862. № 1: 012063.

<https://doi.org/10.1088/1755-1315/862/1/012063>

Talbot J.M., Yelle D.J., Nowick J., Treseder K.K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry // Biogeochemistry. 2012. V. 108. № 1–3. P. 279–295.

<https://doi.org/10.1007/s10533-011-9599-6>

Tisdall J.M., Oades J.M. Organic matter and water-stable aggregates in soils // Journal of Soil Science. 1982. V. 33. № 2. P. 141–163.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>

Weedon J., Cornwell W., Cornelissen J., Zanne A., Wirth C., Coomes D. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? // Ecology Letters. 2009. V. 12. № 1. P. 45–56.

<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x>

Primary Stages of Needles Destruction in Litter Layers of Cowberry Pine Forests of the Kivach State Natural Reserve

A. N. Solodovnikov¹, *

¹Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the RAS
Pushkinskaya st. 11, Petrozavodsk, 185910 Karelian Republic, Russian Federation

*E-mail: forest@krc.karelia.ru

The decomposition of litter occurs in several stages, the most intensive of which is the primary stage. The aim of this is identifying the features of the initial stage of needles' decomposition in a cowberry pine forest and its dependence on hydrothermal conditions and internal biogeocenotic differences. The trial plot is located on the territory of the Kivach State Nature Reserve in the middle taiga subzone of the Republic of Karelia. Decomposition of needles was carried out by laying bags with needles. The study of the features of decomposition of needles in different microgroups of ground vegetation during the first vegetation period showed insignificant differences within the standard deviation. It was found that the decomposition of needles in the cowberry pine forest in the middle taiga subzone reached $31.5 \pm 3.5\%$ during the vegetation period (120 days), $44.0 \pm 1.4\%$ during the annual cycle and $55.8 \pm 5.1\%$ during a two-year period. The use of the asymptotic model of Berg and Ekbohm showed an overestimation of the annual decomposition value by 10–3%. The proposed logarithmic model is based on two-year empirical data and gives an error of 3–5% in calculating the annual loss of needle mass.

Keywords: hydrothermal conditions, needles decomposition, internal biogeocenotic differences, asymptotic model.

Acknowledgements: The study was financed within the framework of a State contract with the Karelian Research Centre of the RAS (Forest Research Institute).

REFERENCES

Berg B., Ågren G.I., Decomposition of needle litter and its organic chemical components: theory and field experiments. Long-term decomposition in a Scots pine forest, *Canadian Journal of Botany*, 1984, Vol. 62, No. 12, pp. 2880–2888. <https://doi.org/10.1139/b84-384>

Berg B., Ekbohm G., Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest, *Canadian Journal of Botany*, 1991, Vol. 69, No. 7, pp. 1449–1456. <https://doi.org/10.1139/b91-187>

Berg B., McClaugherty C., *Plant litter*, Springer, 2020, 341 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59631-6>

Coûteaux M.M., McTiernan K.B., Berg B., Szuberla D., Dardenne P., Bottner P., Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition, *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, Vol. 30, No. 5, pp. 583–595. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00169-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00169-7)

Germanova N.I., Medvedeva M.V., Mamai A.V., Dinamika razlozheniya listovogo opada v srednetaezhnykh nasazhdeniyakh Karelii (Dynamics of the needle-leaf tree waste destruction in the stands of medium boreal Karelia), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2012, No. 1, pp. 24–32.

Germanova N.I., Skorost' razlozheniya rastitel'nogo opada v lesnykh nasazhdeniyakh zapovednika "Kivach" (Rate of decomposition of plant litter in forests of Kivach Nature

- Reserve), In: *Ekologo-geokhimicheskie i biologicheskie zakonomernosti pochvoobrazovaniya v taezhnykh lesnykh ekosistemakh* (Ecological-geochemical and biological patterns in soil formation in taiga forest ecosystems), Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 2009, pp. 68–87.
- Howard P.J.A., Howard D.M., Microbial Decomposition of Tree and Shrub Leaf Litter. 1. Weight Loss and Chemical Composition of Decomposing Litter, *Oikos*, 1974, Vol. 25, No. 3, pp. 341. <https://doi.org/10.2307/3543954>
- Johansson M.-B., The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests, *Forestry*, 1995, Vol. 68, No. 1, pp. 49–62. <https://doi.org/10.1093/forestry/68.1.49>
- Millar C., Decomposition of coniferous leaf litter, In: *Biology of Plant Litter Decomposition*, 1974, Vol. 1, pp. 105–128. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-215001-2.50010-6>
- Obolenskaya A.V., Shchegolev V.P., Akim G.L., Akim E.L., *Prakticheskie raboty po khimii drevesiny i tsellyulozy* (Practical work on the chemistry of wood and cellulose), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1965, 412 p.
- Raznoobrazie pochv i bioraznoobrazie v lesnykh ekosistemakh srednei taigi*, (Soil diversity and biodiversity in the middle-taiga ecosystems), Moscow: Nauka, 2006, 287 p.
- Semenov V.M., Kogut B.M., *Pochvennoe organicheskoe veshchestvo* (Soil organic matter), Moscow: GEOS, 2015, 233 p.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Deneff K., A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics, *Soil and Tillage Research*, 2004, Vol. 79, No. 1, pp. 7–31. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
- Solodovnikov A., Early-stage needle litter decomposition in a cowberry-type pine stand in relation to hydrothermal conditions and phytocoenotic factors, *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, IOP Publishing, 2021, Vol. 862, No. 1, 012063. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/862/1/012063>
- Solodovnikov A.N., Osobennosti nachal'nogo razlozheniya khvoi v sosnyake brusnichnom v srednetaezhnoi podzone Karelii (Early stages of needle litter decomposition in a cowberry pine stand in the middle taiga of Karelia), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2019, No. 11, pp. 97–106.
- Talbot J.M., Yelle D.J., Nowick J., Treseder K.K., Litter decay rates are determined by lignin chemistry, *Biogeochemistry*, 2012, Vol. 108, No. 1–3, pp. 279–295. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9599-6>
- Tisdall J.M., Oades J.M., Organic matter and water-stable aggregates in soils, *Journal of Soil Science*, 1982, Vol. 33, No. 2, pp. 141–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>
- Tulina A.S., Semenov V.M., Evaluation of the sensitivity of the mineralizable pool of soil organic matter to changes in temperature and moisture, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 8, pp. 831–840.
- Weedon J., Cornwell W., Cornelissen J., Zanne A., Wirth C., Coomes D., Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species?, *Ecology Letters*, 2009, Vol. 12, No. 1, pp. 45–56. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x>
- Zagural'skaya L.M., Dinamika mikrobiologicheskikh parametrov mineralizatsii organicheskogo veshchestva v pochvakh osnovnykh lesov Karelii (Dynamic pattern of the microbiological parameters of organic matter mineralization in soils of pine forests in Karelia), *Lesovedenie*, 2000, No. 2, pp. 8–13.

УДК 630*114.351

ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ МАКРОЭЛЕМЕНТОВ ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ ВАЛЕЖА В СТАРОВОЗРАСТНОМ СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЕЛЬНИКЕ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»¹

© 2024 г. И. В. Ромашкин^{а, *}, Е. А. Капица^б, К. М. Никерова^а, Е. В. Шорохова^б

^аИнститут леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия

^бСанкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

*E-mail: romashkin@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 26.04.2024 г.

После доработки 19.07.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Оценена динамика содержания ряда макроэлементов – P, K, Ca, Mg и S – в процессе разложения коры и древесины валежа основных лесообразующих пород в старовозрастном среднетаежном ельнике (заповедник «Кивач», Республика Карелия). Исходное содержание большинства макроэлементов выше в коре, чем в древесине. Направленность и интенсивность динамики элементного состава валежа в процессе разложения зависят от древесной породы и фракции ствола. Содержание P, Ca и S в коре и древесине возрастает с различной интенсивностью в зависимости от древесной породы. В коре содержание Mg снижается у валежа лиственных пород и не изменяется у хвойных, в древесине – снижается у всех пород. Содержание K снижается в коре и древесине валежа всех пород. Предложены модели динамики запасов макроэлементов в масштабе валежного ствола. В коре запасы всех макроэлементов уменьшаются в прямой зависимости от интенсивности ее фрагментации: скорость потери варьирует от -0.08 до -0.69 год⁻¹ в зависимости от древесной породы. В древесине запасы P увеличиваются в валеже ели и незначительно изменяются у других пород. Запасы остальных макроэлементов уменьшаются со скоростью, не превышающей 0.08 год⁻¹. Интенсивность потери запасов этих макроэлементов выше у валежа лиственных пород по сравнению с таковой у хвойных. Полученные результаты подчеркивают значимую роль крупных древесных остатков, прежде всего хвойных пород, в качестве долговременного пула макроэлементов в рамках биогеохимического круговорота в лесном биогеоценозе.

Ключевые слова: крупные древесные остатки, биогенные элементы, ксиллиз, кора, древесный детрит.

DOI: 10.31857/S0024114824050104 EDN: OWGKRT

Крупные древесные остатки (КДО) являются одним из ключевых компонентов лесного

биогеоценоза (БГЦ), обеспечивающих его функционирование (Müller, Bütler, 2010; Włóńska et al., 2017). Будучи одним из главных источников мертвого органического вещества в лесах, КДО участвуют в процессах почвообразования, обогащая почву питательными веществами (Базилевич, Титлянова, 2008; Włóńska et al., 2017) и делая их доступными для микробиоты и растений (Piaszczyk et al., 2019). В ряде исследований валеж – структурный элемент КДО – рассматривается в качестве так называемых педогенных «горячих точек» (*pedogenic hotspots*) (Stutz, Lang, 2017), представленных многообразием древесных субстратов разной степени разложения, мозаично расположенных в БГЦ (Стороженко, 2010) и обладающих различными

¹Исследование выполнено в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН (рег. №121061500082-2), а также по теме «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации; обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6) в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения (ВИПГЗ) «Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ».

физико-химическими свойствами (Harmon, 2021). Непосредственное участие валежной древесины в биогеохимических процессах является одним из основных механизмов устойчивости старовозрастных лесов (Stutz et al., 2019). Однако диапазон варьирования характеристик валежа, а также спектр факторов, влияющих на них, изучены фрагментарно, что ограничивает возможности использования потенциала КДО в аспекте сохранения экосистемных функций лесов (Stutz, Lang, 2017).

Мертвая древесина представляет собой значительный резервуар биогенных элементов (Hafner et al., 2005). Динамика элементного состава КДО в процессе разложения зависит от множества факторов: исходного химического состава (Holub et al., 2001; Laiho, Prescott, 2004), видоспецифичных особенностей древесной породы (Berg, McLaugherty, 2020), определяющих физико-химические параметры фракций ствола – коры и древесины (Chang et al., 2020), климатических и лесорастительных условий (Mukhortova, 2012), иных абиотических (Schwarze et al., 2000) и биотических факторов (Zhou et al., 2007). Среди процессов, определяющих динамику биогенных элементов, в КДО выделяют: а) выветривание, выщелачивание и вымывание под действием ветра, осадков и инсоляции (Стороженко и др., 1992; Harmon, 2021); б) механическую фрагментацию, растрескивание и отслаивание фрагментов ствола с их последующим переносом в лесную подстилку (Ulyshen, 2014; Shorohova et al., 2016); в) транслокацию грибами при помощи гиф, мицелия и плодовых тел (Harmon et al., 1994).

В последние десятилетия количество исследований, посвященных изучению функциональной роли КДО в круговороте биогенных элементов, значительно возросло (Russel et al., 2015). Основное внимание уделяют наиболее значимым биогенным элементам – углероду (С) и азоту (N) (Palviainen et al., 2011; Harmon, 2021; Romashkin et al., 2021), в то время как динамика других, не менее важных макроэлементов изучена в меньшей степени (Krankina et al., 1999; Harmon, 2021). Фосфор (P) является одним из важнейших биогенных элементов, необходимых для функционирования лесных экосистем (Cleveland, Townsend, 2006; Filipiak, 2016; Filipiak et al., 2016). Бореальные леса, в отличие от экосистем умеренной зоны (Holub et al., 2001), относительно бедны фосфором (Родин, Базилевич, 1965; Федорец, Бахмет, 2003), что значительно ограничивает рост и развитие растений почвенной и ксилофильной биоты (Базилевич, Титлянова, 2008). Калий (K) и сера (S), наряду с N и P, являются важнейшими макроэлементами, обеспечивающими жизнедеятельность растений (Аристархов, 2007; Marschner, 2012). Кальций (Ca) обеспечивает поглощение растениями питательных веществ и доступность других макро- и микроэлементов (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Магний (Mg) входит в состав хлорофилла, клеточных мембран и стенок, активизирует деятельность ряда ферментов, а также влияет на передвижение и превращение фосфорных соединений (Аканова и др., 2021). Несмотря на значимую роль вышеперечисленных макроэлементов, имеющиеся данные об их динамике в процессе разложения КДО трудно сопоставимы ввиду методических несоответствий между различными исследованиями (Berg, McLaugherty, 2020), различий в климатических условиях (Mukhortova, 2012), особенностей изучаемых древесных пород (Minnich et al., 2021).

Цель данной работы – исследовать динамику элементного состава валежа основных лесообразующих пород средней подзоны тайги. Были поставлены следующие задачи: а) определить исходное содержание ряда важнейших макроэлементов – P, K, Ca, Mg и S – в коре и древесине до начала разложения; б) выявить закономерности изменения их содержания в процессе разложения валежа; в) исследовать динамику их запасов в масштабах валежного ствола.

Мы предположили, что, помимо различий в исходном элементном составе между породами и фракциями ствола, интенсивность и направленность динамики элементного состава валежа в процессе разложения имеют видоспецифичные закономерности. Согласно нашей гипотезе, в коре, как в наиболее богатой элементами фракции ствола, происходит их вынос, в том числе в связи с ее фрагментацией и опадением с поверхности ствола. В древесине, наоборот, более вероятно накопление некоторых макроэлементов, в частности P, с их последующим переносом в почву на поздних стадиях разложения вместе с фрагментами ствола. Особенности динамики элементного состава коры и древесины валежа подчеркивают их различную значимость в биогеохимическом круговороте в масштабах БГЦ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование проведено на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Республика Карелия, Россия). Среднегодовая температура воздуха составляет +2.4 °С, среднегодовое количество осадков – 625 мм, продолжительность вегетационного периода – 90 дней (Скороходова, 2008). Исследование проводили на трех постоянных пробных площадях Института леса Карельского научного центра (ИЛ КарНЦ РАН), заложенных в среднетаежных ельниках черничных и кислично-черничных типов леса на подзолистых с микропрофилем подзоло (Glossic Stagnic Retisol (Siltic, Cutanic)) и элювиально-метаморфических типичных (Albic Stagnosol Loamic) почвах. Характеристики пробных площадей представлены в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика исследуемых ельников на территории заповедника «Кивач»

№	Площадь, га	Координаты	Тип леса	Состав древостоя	Возраст, лет	Запас древостоя, м ³ га ⁻¹	Относ. полнота	Запас КДЮ, м ³ га ⁻¹	Запас валежа, м ³ га ⁻¹				
									распределение по классам разложения				
всего										береза	ель	сосна	осина
1	0.30	62.284°, с.ш. 33.959°, в.д.	ельник черничный (<i>Piceetum myrtillosum</i>)	8 Е 1 Б 1 Ос	140 – 180 40 – 60 70	340	0.8	97	1) 0.3 2) 3.6 3) 12.2 4) 7.2 5) 7.0	1) 5.2 2) 8.2 3) 12.2 4) 3.1 5) 18.3	1) – 2) – 3) – 4) – 5) –	1) 6.4 2) – 3) 2.5 4) 1.0 5) –	
2	0.38	62.284°, с.ш. 33.968°, в.д.	ельник кислично-черничный (<i>Piceetum oxalidosomyrtillosum</i>)	6 Е 3 Ос 1 Б	40 – 160 70 – 80 70 – 80	319	0.8	162	1) 3.3 2) 4.4 3) 8.9 4) 3.3 5) 1.3	1) 15.3 2) 10.8 3) 23.5 4) 6.0 5) 8.4	1) – 2) – 3) 6.8 4) – 5) –	1) 37.6 2) 6.7 3) 1.4 4) 0.1 5) 0.1	
3	0.35	62.286°, с.ш. 33.950°, в.д.		6 Е 4 С + Б	40 – 120 120 – 220 10 – 50	478	0.9	147	1.9.2 2.3.1 3.7.1 4.3.8 5.8.8	1) 13.9 2) 7.6 3) 13.8 4) 7.5 5) 31.6	1) 1.5 2) 3.6 3) 6.0 4) 0.8 5) 3.2	1) – 2) – 3) – 4) – 5) –	

Объектом исследования являлся валеж основных лесобразующих пород средней подзоны тайги – ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) (далее – ель), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (далее – сосна), березы повислой (*Betula pendula* Roth) (далее – береза) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) (далее – осина). Было подобрано 73 валежных ствола разных классов разложения диаметром (на 1.3 м от основания ствола) 16–80 см и давностью отпада до 60 лет (табл. 2).

В качестве методического подхода использован метод замены временных рядов пространственными, заключающийся в реконструкции процесса разложения с помощью подбора объектов разной давности отмирания (Shorohova, Kapitsa, 2014). Давность отмирания деревьев определяли с помощью методов перекрестного датирования – по изменению прироста соседних деревьев и/или наличию механических повреждений (Dynesius, Jonsson, 1991). Для каждого валежного ствола устанавливали принадлежность к древесной породе и класс разложения (Shorohova, Shorohov, 2001).

Образцы коры и древесины прямоугольной формы отбирали в нескольких (от двух до семи) повторностях в тангентальном (с трех секций ствола

– основания, средней части и вершины ствола) и радиальном (по сечению ствола) направлениях с разделением по типу гнили и степени разложения. Контрольные образцы отбирали с валежа текущего года или живых деревьев с помощью возрастного бурава Пресслера в количестве пяти-восьми повторностей для каждой древесной породы.

Химический анализ образцов проведен на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (лаборатория аналитическая ИЛ КарНЦ РАН). Образцы лиофильно высушивали при температуре –30...–40°C. Для фиксации тканей их механически растирали с использованием жидкого азота. Содержание Р определяли методом Дениже-Аткинса (СФ-2000), содержание S – методом Ринькиса (СФ-2000). Содержание металлов (К, Са, Mg) определяли с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра Shimadzu AA-7000. Базисную плотность коры и древесины в абсолютно сухом состоянии (г см^{-3}) рассчитывали путем деления массы образца на его объем, который определяли методом гидростатического взвешивания (Полубояринов, 1976).

Таблица 2. Характеристика валежных стволов изучаемых древесных пород

Порода	Класс разложения	Число стволов	Давность, лет	Длина, м	Диаметр (1.3 м), см	Покрытие корой, %
Береза	1	7	2 (1)	21 (1)	27 (5)	99 (1)
	2	2	11 (4)	20 (2)	34 (3)	90 (2)
	3	2	18 (6)	20 (3)	27 (4)	92 (3)
	4	3	20 (4)	17 (2)	28 (5)	90 (2)
	5	1	22 (3)	14 (4)	23 (2)	80 (6)
Ель	1	7	4 (1)	23 (4)	31 (4)	85 (5)
	2	5	11 (3)	23 (5)	34 (4)	85 (7)
	3	2	12 (5)	19 (5)	32 (5)	30 (12)
	4	5	22 (6)	17 (2)	35 (3)	20 (8)
	5	3	40 (5)	17 (3)	40 (6)	8 (4)
Осина	1	9	4 (1)	20 (2)	55 (7)	86 (6)
	2	5	12 (3)	20 (4)	50 (9)	78 (8)
	3	2	19 (5)	20 (5)	49 (8)	62 (12)
	4	1	22 (4)	17 (3)	51 (7)	90 (5)
	5	1	40 (8)	20 (2)	54 (6)	70 (9)
Сосна	1	7	5 (1)	23 (3)	31 (2)	50 (21)
	2	2	15 (6)	23 (4)	37 (3)	10 (8)
	3	4	25 (7)	24 (2)	37 (3)	10 (9)
	4	3	33 (11)	15 (1)	30 (4)	8 (6)
	5	2	58 (7)	13 (2)	27 (2)	8 (6)

Примечание. Показаны средние значения характеристик, в скобках – стандартная ошибка среднего.

Наши предыдущие исследования (Romashkin et al., 2018, 2021) показали различия в динамике содержания элементов в процессе разложения древесины и коры в зависимости от способа расчета показателя – на единицу массы или объема. Данные различия обусловлены особенностями изменения базисной плотности разных фракций ствола. Влияние изменчивости базисной плотности на динамику содержания макроэлементов в процессе разложения учитывали путем анализа содержания элемента на единицу объема. Этот показатель (X_v) рассчитывали умножением значений содержания элемента на единицу массы (X_m) на базисную плотность образца.

Скорость потери запасов элементов рассчитана по аналогии с показателем скорости разложения КДО, выраженной в константе разложения (k , год⁻¹) (Shorohova et al., 2016). Коэффициент потери запасов элементов рассчитан на основе экспоненциальной модели (Olson, 1963), связанной с их исходными запасами в древесном стволе до начала разложения.

Статистическую обработку данных, а также создание графических материалов производили в программной среде R с использованием пакетов *agricolae*, *ggplot2*, *grid*, *stats*, *survey* (R Core Team, 2024). Все данные проанализировали на нормальность распределения. Для определения зависимости содержания элементов в деревьях до начала разложения от: а) фракции ствола (кора и древесина), б) видовой принадлежности, в) диаметра и г) секции ствола использовали дисперсионный анализ (ANOVA), обобщенные линейные модели (GLM) и многограновый тест Дункана (*Duncan test*). Зависимости содержания элементов в валеже в процессе разложения от комплекса факторов, включающих: а) фракцию ствола, б) видовую принадлежность, в) давность отмирания дерева, г) класс разложения, д) диаметр ствола, е) секции ствола (комлевая, средняя и верхинная части) и их комбинации, тестировали с использованием GLM. Оптимальные модели отбирали на основе критериев отношения правдоподобия и информационного критерия Акаике (AIC). Взаимосвязь значений содержания элементов во фракциях ствола оценивали с помощью теста линейной корреляции Пирсона (*Pearson's correlation test*), а также метода неметрического многомерного шкалирования (*Non-metric MultiDimensional Scaling, NMDS*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание элементов в древесине и коре до начала разложения

Содержание большинства макроэлементов у рассматриваемых древесных пород было выше в коре, чем в древесине (табл. 3).

Различия варьировали от 1.4 до 100.2 раза в зависимости от элемента и показателя его содержания (на единицу массы или единицу объема). В ряде случаев данная закономерность нарушалась. Например, у сосны содержание Mg в расчете как на единицу массы (Mg_m), так и объема (Mg_v), а также у березы содержание S в расчете на единицу массы (S_m) статистически значимо не различались между фракциями ствола (табл. 3). Достоверных различий в содержании элементов в зависимости от секции ствола и его диаметра не было обнаружено, в то время как различия между породами были наиболее значимыми (табл. 3).

Древесина лиственных пород более богата биогенными элементами по сравнению с хвойными (Włodarska et al., 2017). Это отчасти подтверждают и наши данные: значения K_m , K_v , Mg_m , Mg_v , S_m и S_v в древесине лиственных пород были выше по сравнению с таковыми у хвойных (табл. 3). В то же время содержание P, независимо от показателя, было наибольшим в древесине березы и сосны и несколько меньшим – у ели и осины. Содержание Ca как на единицу массы (Ca_m), так и на единицу объема (Ca_v) значимо не различалось между древесными породами. В коре наблюдалась несколько иная закономерность. Содержание P на единицу массы (P_m) было наибольшим у осины и значимо не различалось в коре остальных древесных пород. В расчете на единицу объема (P_v) содержание этого элемента уменьшалось в ряду: осина > береза ≥ ель ≥ сосна. Содержание K и Mg, независимо от показателя, было выше у лиственных пород по сравнению с таковым у хвойных. Независимо от показателя, содержание Ca снижалось в ряду: осина = ель > береза > сосна, содержание S – в ряду: сосна = осина > ель > береза (табл. 3).

Содержание элементов даже в рамках одной древесной породы может варьировать в широких пределах (Meerts, 2002). Химический состав различных фракций древесного ствола непостоянен и может зависеть от климата, условий произрастания, возраста и состояния дерева, сезона года (Saarela, 2009). Хотя порядок полученных нами значений содержания макроэлементов в стволе живых деревьев несколько отличается, но в целом сопоставим с результатами других исследований (Казимиров, Морозова, 1973; Казимиров и др., 1977, 1978; Гелес, 2001; Фаустова, 2005; Апостолов, 2006; Skonieczna et al., 2014). Значения содержания P и S в древесине были выше, в то время как для K, Ca и Mg – либо сравнимы, либо несколько ниже значений, полученных вышеупомянутыми авторами. В коре полученные нами значения содержания P были в среднем ниже, K – выше, а для Ca, Mg и S – сопоставимы с ранее опубликованными данными.

Фракции ствола неоднородны по строению и химическому составу. Кора состоит из внутренней (флоэма) и наружной (ритидом) частей, различных

Таблица 3. Исходное содержание элементов в расчете на единицу массы и единицу объема в коре и древесине рассматриваемых древесных пород до начала разложения. Показаны средние значения, в скобках указана стандартная ошибка среднего (*SE*). Буквами обозначены статистически значимые различия ($p < 0.05$) в зависимости от фракции ствола и древесной породы, установленные на основе дисперсионного анализа и теста Дункана

Элемент	Содержание	Кора				Древесина			
		осина	береза	сосна	ель	осина	береза	сосна	ель
P, %	на единицу массы (m)	0.050 (0.006) <i>a</i>	0.035 (0.004) <i>b</i>	0.042 (0.007) <i>ab</i>	0.036 (0.004) <i>b</i>	0.008 (0.001) <i>c</i>	0.015 (0.002) <i>c</i>	0.015 (0.002) <i>c</i>	0.011 (0.002) <i>c</i>
	на единицу объема (v)	0.032 (0.003) <i>a</i>	0.026 (0.003) <i>ab</i>	0.021 (0.005) <i>b</i>	0.021 (0.003) <i>b</i>	0.004 (0.001) <i>c</i>	0.007 (0.001) <i>c</i>	0.006 (0.001) <i>c</i>	0.005 (0.001) <i>c</i>
K, %	на единицу массы (m)	0.904 (0.115) <i>b</i>	1.636 (0.369) <i>a</i>	0.637 (0.175) <i>b</i>	0.937 (0.187) <i>b</i>	0.155 (0.024) <i>c</i>	0.063 (0.013) <i>cd</i>	0.018 (0.002) <i>d</i>	0.014 (0.001) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.562 (0.064) <i>b</i>	1.207 (0.291) <i>a</i>	0.318 (0.090) <i>c</i>	0.618 (0.126) <i>b</i>	0.067 (0.011) <i>d</i>	0.032 (0.007) <i>e</i>	0.007 (0.001) <i>f</i>	0.006 (0.001) <i>f</i>
Ca, %	на единицу массы (m)	1.06 (0.081) <i>a</i>	0.547 (0.038) <i>b</i>	0.337 (0.258) <i>c</i>	1.001 (0.054) <i>a</i>	0.130 (0.013) <i>d</i>	0.141 (0.015) <i>d</i>	0.093 (0.012) <i>d</i>	0.111 (0.011) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.685 (0.070) <i>a</i>	0.396 (0.029) <i>b</i>	0.166 (0.157) <i>c</i>	0.656 (0.035) <i>a</i>	0.056 (0.006) <i>d</i>	0.071 (0.008) <i>d</i>	0.038 (0.005) <i>d</i>	0.047 (0.004) <i>d</i>
Mg, %	на единицу массы (m)	0.102 (0.012) <i>a</i>	0.053 (0.006) <i>b</i>	0.013 (0.003) <i>d</i>	0.026 (0.008) <i>cd</i>	0.041 (0.006) <i>bc</i>	0.039 (0.004) <i>bc</i>	0.020 (0.002) <i>d</i>	0.016 (0.001) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.063 (0.005) <i>a</i>	0.038 (0.005) <i>b</i>	0.006 (0.002) <i>d</i>	0.017 (0.005) <i>cd</i>	0.017 (0.003) <i>bc</i>	0.020 (0.002) <i>bc</i>	0.008 (0.001) <i>d</i>	0.007 (0.001) <i>d</i>
S, %	на единицу массы (m)	0.041 (0.005) <i>ab</i>	0.026 (0.004) <i>bc</i>	0.048 (0.008) <i>a</i>	0.031 (0.005) <i>b</i>	0.023 (0.005) <i>bc</i>	0.025 (0.004) <i>bc</i>	0.017 (0.006) <i>c</i>	0.013 (0.002) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.026 (0.004) <i>a</i>	0.019 (0.003) <i>b</i>	0.023 (0.006) <i>a</i>	0.020 (0.003) <i>ab</i>	0.010 (0.002) <i>cd</i>	0.013 (0.002) <i>c</i>	0.008 (0.003) <i>cd</i>	0.006 (0.001) <i>d</i>

по структуре, физическим свойствам и элементному составу (Полубояринов, Сорокин, 1992). Древесина также состоит из двух структурных компонентов (Saarela, 2009) — заболонной древесины, расположенной по периметру поперечного сечения ствола, и сердцевинной древесины (физиологически неактивная часть ствола), отличающейся от заболони базисной плотностью, влажностью, химическим составом и др. (Bergström, 2003). Хотя влияние особенностей строения древесного ствола на разложение и динамику элементного состава погибших деревьев невозможно отрицать, изучение этого вопроса требует дополнительных исследований и остается за рамками данной работы.

*Динамика содержания элементов
в валеже в процессе разложения*

В предыдущем исследовании (Romashkin et al., 2021) было показано, что видоспецифичные особенности валежа оказывают значительное влияние на скорость разложения, а также динамику С и N. Хвойные и лиственные породы имеют существенные различия в структуре древесины, соотношении сердцевины и заболони, химическом составе, содержании дубильных, экстрактивных и других веществ (Minnich et al., 2021). Различные виды дереворазрушающих грибов специализируются на разложении древесины определенных пород (Boddy, 2001) и, обладая специфичным набором ксилолитических ферментов, избирательно разлагают ее структурные компоненты (Pastorelli et al., 2023). Благодаря деятельности грибов происходит трансформация органического вещества, что обеспечивает рециркуляцию биогенных элементов в масштабах БГЦ (Brais et al., 2006). Элементы, содержащиеся в растении в составе клеточных стенок (N, P, Ca, S и другие), вовлекаются в круговорот именно посредством биодegradации, в то время как динамику элементов, находящихся в ионных формах (K, Na, Mg и другие), чаще всего связывают с выщелачиванием (Berg, McLaugherty, 2020).

Статистически значимого влияния секции и диаметра ствола на динамику элементного состава валежа в процессе разложения нами не выявлено. Динамика рассматриваемых макроэлементов в коре и древесине в зависимости от класса разложения валежа в целом соответствовала закономерностям, полученным при использовании продолжительности разложения (давности отмирания) в качестве ковариаты. Ниже представлены закономерности динамики P, K, Ca, Mg и S в процессе разложения валежа рассматриваемых древесных пород.

Содержание макроэлементов коррелировало между собой в различной степени зависимости от фракции ствола и показателя содержания (на массу или объем). Коэффициент корреляции между содержанием макроэлементов в расчете

на единицу массы и объема варьировал в коре от 0.87 (P) до 0.98 (K), в древесине — от 0.58 (Ca) до 0.88 (K). В коре содержание макроэлементов коррелировало в меньшей степени по сравнению с таковыми в древесине: коэффициент корреляции варьировал от -0.31 (S_m и K_v) до 0.40 (P_v и S_v). Содержание P положительно коррелировало с содержанием S ($R = 0.21...0.40$ в зависимости от показателя содержания), K — с Mg ($R = 0.29...0.38$), Ca — с Mg ($R = 0.28...0.39$), отрицательно — содержание S с K ($R = -0.20...-0.31$). В древесине содержание различных макроэлементов было более взаимосвязано: содержание P положительно коррелировало с содержанием Ca ($R = 0.31...0.58$), Mg — с K ($R = 0.50...0.74$) и Ca ($R = 0.21...0.54$).

Фосфор. В процессе разложения содержание P на единицу массы (P_m) практически не изменялось в коре валежа осины и сосны, но до 1.5 раз увеличивалось у березы и ели. В древесине валежа давностью 20 лет значения этого показателя увеличивались на 20, 70, 140 и 220% для сосны, ели, осины и березы соответственно. В валеже давностью 40 лет значения P_m увеличились уже на 100, 350 и 380% для сосны, ели и осины соответственно, а у валежа сосны давностью 60 лет — на 110%. Содержание P на единицу объема (P_v) возрастало только в коре валежа ели — на 40% по истечении 40-летнего периода разложения. У валежа других пород выраженной закономерности к росту значений P_v не отмечено ни в коре, ни в древесине (рис. 1, табл. 4).

Содержание P в разлагающейся древесине в несколько раз выше по сравнению с таковым в древесине живых деревьев (Sollins et al., 1987; Busse, 1994; Krankina et al., 1999). Ряд исследователей отмечает перенос P дереворазрушающими грибами из почвы в разлагаемый ими древесный субстрат (Wells, Boddy, 1995; Clinton et al., 2009), причем чем ниже исходное содержание этого элемента, тем выше интенсивность его накопления (Laiho, Prescott, 1999). Наши данные позволяют предположить, что увеличение содержания P в коре в процессе разложения происходит наиболее интенсивно у древесных пород с меньшим исходным содержанием этого элемента. Динамика содержания P имеет видоспецифичный характер (Laiho, Prescott, 2004) и, помимо этого, зависит от типа КДО, климатических и лесорастительных условий (Holub et al., 2001). В зависимости от этого в КДО может наблюдаться как увеличение содержания этого элемента (Krankina et al., 1999; Laiho, Prescott, 2004; Khan et al., 2022), так отсутствие изменений (Ganjegunte et al., 2004) или уменьшение на начальных стадиях разложения с последующим значительным накоплением на поздних стадиях (Saunders et al., 2011; Filipiak et al., 2016).

Калий. Содержание K экспоненциально уменьшалось в коре и древесине валежа всех исследуемых пород. Наиболее интенсивное снижение

отмечено в коре валежа березы: в течение 20 лет разложения содержание К снизилось на 80% относительно исходного содержания. В коре валежа осины, ели и сосны потери К составили в среднем 25, 40 и 65% после 20 лет и 55, 65 и 85% – после 40 лет разложения соответственно. Схожая интенсивность потери К наблюдалась в древесине

валежа всех пород, кроме осины. У данной породы содержание К снижалось наиболее интенсивно – потери составили 40 и 70% после 20 и 40 лет разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). Большинство исследователей отмечают, что содержание К либо уменьшается (Means et al., 1992; Krankina et al., 1999; Holub et al., 2001; Ganjgunte et al., 2004),

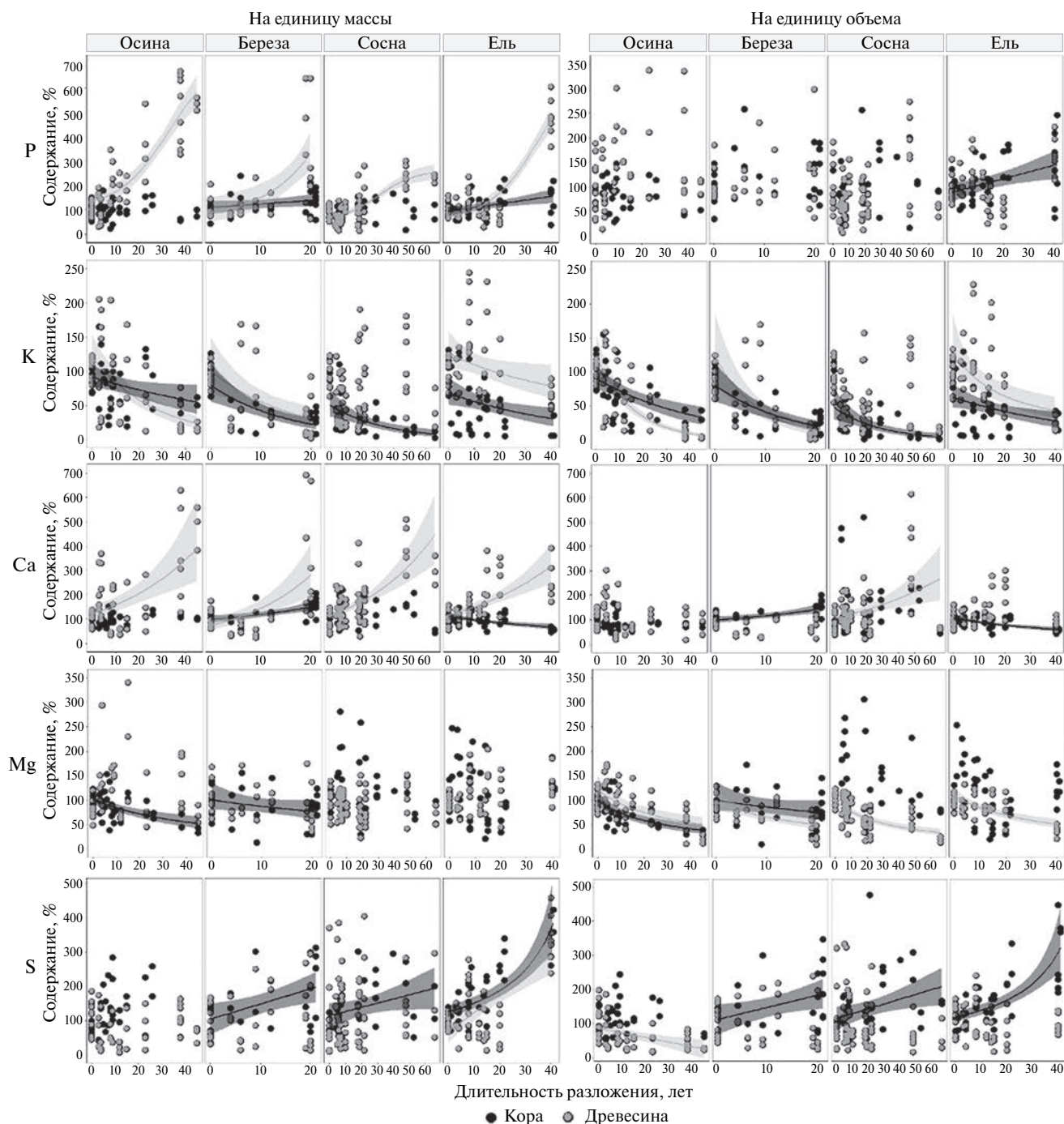


Рис. 1. Динамика содержания P, K, Ca, Mg и S в расчете на единицу массы и объема (%) в коре и древесине валежа в процессе разложения. Значения коэффициентов параметров используемых обобщенных линейных моделей (GLM) представлены в табл. 4.

Таблица 4. Коэффициенты параметров обобщенных линейных моделей (*GLM*) динамики содержания макроэлементов в расчете на единицу массы и объема образца в коре и древесине валежа в зависимости от принадлежности от принадлежности к древесной породе и ланности отмирания дерева. Показаны средние значения коэффициентов, стандартная ошибка среднего (*SE*) (в скобках), хи-квадрат Вальда (χ^2 Wald), коэффициент Фишера (*F*). Статистическая значимость (*p*): *** – 0.001, ** – 0.01, * – 0.05, ns – > 0.05. Используемые модели: 1) *GLM*, Gaussian family, log link function; 2) *GLM*, Gaussian family, identity link function

Элемент	Содержание	Кора					Древесина					χ^2 Wald	F
		давность отмирания: древесная порода					давность отмирания: древесная порода						
		intersept	осина	береза	сосна	ель	intersept	осина	береза	сосна	ель		
P, %	на единицу массы (m)	4.580 ¹ (0.050) ***	-0.001 (0.005) ns	0.017 (0.005) ***	0.00003 (0.003) ns	0.011 (0.003) ***	4.410 1 (0.080) ***	0.044 (0.002) ***	0.068 (0.005) ***	0.017 (0.003) ***	0.040 (0.003) ***	387.0 ***	94.9 ***
	на единицу объема (v)	4.550 ¹ (0.060) ***	-0.010 (0.007) ns	0.016 (0.008) ns	0.003 (0.003) ns	0.010 (0.003) **	4.520 1 (0.060) ***	-0.012 (0.006) ns	0.016 (0.008) ns	0.0001 (0.004) ns	0.010 (0.005) ns	19.7 ***	4.3 **
K, %	на единицу массы (m)	4.490 ¹ (0.050) ***	-0.011 (0.004) *	-0.095 (0.024) ***	-0.141 (0.038) ***	-0.046 (0.010) ***	4.590 1 (0.060) ***	-0.024 (0.007) **	-0.053 (0.019) **	-0.010 (0.005) ns	-0.001 (0.000) *	17.8 ***	7.2 ***
	на единицу объема (v)	4.510 ¹ (0.050) ***	-0.025 (0.007) ***	-0.090 (0.020) ***	-0.209 (0.053) ***	-0.058 (0.011) ***	4.600 1 (0.060) ***	-0.040 (0.010) ***	-0.064 (0.016) ***	-0.042 (0.022) ns	-0.014 (0.006) *	38.3 ***	14.6 ***
Ca, %	на единицу массы (m)	4.630 ¹ (0.040) ***	0.002 (0.003) ns	0.019 (0.004) ***	0.004 (0.003) ns	-0.009 (0.004) *	4.660 1 (0.080) ***	0.032 (0.003) ***	0.048 (0.006) ***	0.020 (0.002) ***	0.024 (0.004) ***	163.4 ***	34.5 ***
	на единицу объема (v)	4.730 ¹ (0.070) ***	-0.015 (0.010) ns	0.010 (0.005) *	0.006 (0.004) ns	-0.018 (0.008) *	4.740 1 (0.070) ***	-0.006 (0.006) ns	-0.034 (0.018) ns	0.011 (0.002) ***	0.003 (0.005) ns	29.0 ***	6.5 ***
Mg, %	на единицу массы (m)	4.730 ¹ (0.050) ***	-0.022 (0.009) **	-0.021 (0.008) *	-0.001 (0.003) ns	-0.001 (0.004) ns	4.760 1 (0.070) ***	0.011 (0.009) ns	-0.019 (0.007) ns	-0.011 (0.007) ns	0.002 (0.005) ns	27.4 **	6.0 **
	на единицу объема (v)	4.740 1 ¹ (0.058) ***	-0.036 (0.013) **	-0.023 (0.010) *	0.002 (0.003) ns	-0.003 (0.005) ns	4.690 1 (0.030) ***	-0.016 (0.003) ***	-0.042 (0.007) ***	-0.029 (0.003) ***	-0.019 (0.004) ***	81.0 ***	29.9 ***
S, %	на единицу массы (m)	4.780 ¹ (0.060) ***	0.002 (0.006) ns	0.024 (0.006) ***	0.007 (0.003) *	0.027 (0.004) ***	4.520 1 (0.080) ***	-0.002 (0.007) ns	0.017 (0.009) ns	0.010 (0.005) ns	0.029 (0.003) ***	98.3 ***	13.5 ***
	на единицу объема (v)	4.740 ¹ (0.070) ***	-0.007 (0.009) ns	0.024 (0.007) ***	0.010 (0.003) ***	0.025 (0.003) ***	100.790 2 (7.010) ***	-2.191 (0.491) ***	-0.911 (0.952) ns	-0.642 (0.381) ns	-0.453 (0.561) ns	20.2 ***	5.0 ***

либо существенно не изменяется в КДО в процессе разложения (Mukhortova, 2012). Содержание этого элемента может варьировать в зависимости от видового состава дереворазрушающих грибов. Например, A. Ostrofsky et al. (1997) показали, что содержание К в древесине возрастает при инокуляции *Armillaria* spp. и снижается при инокуляции *Tinea versicolor*. Содержание К уменьшается со значительно большей интенсивностью как по сравнению с другими элементами (Palviainen et al., 2011), так и по сравнению с потерями массы самого субстрата в процессе разложения (Laiho, Prescott, 2004). В нашем исследовании основная часть К как в коре, так и в древесине валежа терялась в течение первых нескольких лет с момента начала разложения, что согласуется с данными других исследователей (Fahey et al., 1998; Ganjegunte et al., 2004; Palviainen, Finer, 2015).

Кальций. Содержание Са в коре оставалось без изменений у осины и сосны, увеличивалось в среднем на 50% у березы и снижалось примерно на 35% у ели. В древесине значения Са_м увеличивались у валежа всех пород: после 20-летнего периода разложения рост составил 65, 80, 95 и 160% у валежа ели, сосны, осины и березы соответственно, после 40 лет разложения – 150, 215 и 250% у сосны, ели и осины соответственно. У валежа сосны давностью 60 лет значения Са_м выросли на 350% относительно исходных. В свою очередь, значения Са_в широко варьировали, но значимо не изменялись в древесине валежа всех пород, кроме сосны, у которой наблюдалось увеличение этого показателя относительно исходного уровня на 30, 80 и 160% по истечении 20, 40 и 60 лет разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). Динамика Са в КДО во многом зависит от скорости разложения структурных компонентов древесины (Laiho, Prescott, 2004). Вариативность динамики Са в процессе разложения КДО отмечали многие авторы (Holub et al., 2001; Laiho, Prescott, 2004; Соколова и др., 2007; Ханина и др., 2023). В валеже тополя осинообразного (*Populus tremuloides* Michx.), ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss), сосны смолистой (*Pinus resinosa* Ait.) и сосны Банкса (*Pinus banksiana* Lamb.) после 11–17 лет разложения содержание Са увеличивалось двукратно (Alban, Pastor, 1993). В валеже сосны лучистой (*Pinus radiata*) содержание Са в коре было выше, чем в древесине, в течение всего периода разложения, при этом в коре наблюдалась его потеря, а в древесине – накопление (Ganjegunte et al., 2004). Накопление Са также отмечалось в заболонной древесине клена красного (*Acer rubrum* L.), ели красной (*Picea rubens* Sarg.), березы бумажной (*Betula papyrifera* Marsh.), тсуги канадской (*Tsuga canadensis* (L.) Sarg.), стволы которых разлагались в течение 6–8 лет при непосредственном контакте с почвой (Smith et al., 2007). В разлагающейся в течение 20 лет древесине валежа ели европейской

содержание ионно- и катионно-связанного кальция увеличивалось в шесть и четыре раза соответственно (Shortle et al., 2012). В нашем исследовании содержание Са в расчете на единицу массы возрастало в древесине всех пород, а в древесине сосны – в том числе и на единицу объема. Предполагается, что накопление Са может быть связано с вырабатываемыми дереворазрушающими грибами оксалатами, которые образуют с этим элементом труднорастворимые комплексы (Jellison et al., 1997; Schilling, 2006).

Магний. Содержание Mg в расчете на единицу массы (Mg_м) значимо не изменялось, но широко варьировало без явно выраженной закономерности в коре и в древесине хвойных, а также в древесине лиственных пород. В коре валежа березы и осины давностью 20 лет значения Mg_м уменьшались относительно исходных на 20 и 25% соответственно, в то время как значения Mg_в – на 25 и 40% соответственно. В коре валежа осины давностью 40 лет значения Mg_м и Mg_в уменьшались уже на 45 и 55% соответственно. В древесине значения Mg_в также экспоненциально уменьшались у всех пород: на 20, 25, 30 и 50% у ели, сосны, осины и березы после 20 лет разложения и примерно на 50 и 55% – у всех пород по истечении 40- и 60-летнего периодов разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). В ряде исследований отмечается вариативность динамики содержания Mg в процессе разложения КДО (Busse, 1994; Holub et al., 2001; Laiho, Prescott, 2004; Соколова и др., 2007; Khan et al., 2022), которая, вероятно, в значительной степени связана с активностью дереворазрушающих грибов (Holub et al., 2001). Потери Mg часто объясняют деятельностью грибов, вызывающих коррозионный тип гнили, которые не способны утилизировать нерастворимые в воде соли щавелевой кислоты (оксалат магния), что, в свою очередь, предотвращает накопление Mg в разлагаемом субстрате. Грибы, вызывающие деструктивную гниль, наоборот, перерабатывающие щавелевую кислоту, содействуют накоплению Mg (Griffiths et al., 1994; Dutton, Evans, 1996). Наши данные могут лишь косвенно подтвердить эти наблюдения, поскольку схожие закономерности отмечены только в коре валежа, в то время как в древесине наблюдается снижение Mg, независимо от древесной породы и доминирующего типа гнили.

Сера. Содержание S в коре валежа увеличивалось у всех пород, кроме осины: рост составил соответственно 15, 80 и 95% у сосны, ели и березы после 20 лет разложения, 50 и 280% – у сосны и ели после 40 лет разложения, 80% – у валежа сосны давностью 60 лет. В древесине значения S_м варьировали, но значимо не изменялись у всех пород, кроме ели, где наблюдалось увеличение этого показателя на 50 и 180% по истечении 20- или 40-летнего периодов разложения соответственно.

В свою очередь, содержание S на единицу объема (S_v) в древесине значимо не изменялось у всех пород, кроме осины, у которой наблюдалось снижение этого показателя на 50 и 70% после 20 и 40 лет разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). Сера является важнейшим макроэлементом, который, наряду с N, P и K, участвует в дыхании, фотосинтезе, синтезе белка и других процессах, происходящих в растительных клетках (Аристархов, 2007). При этом его роль в процессах, связанных с разложением растительных остатков, в том числе КДО, практически не изучена. Отмечается как накопление этого элемента при разложении (Krankina et al., 1999), так и отсутствие изменений относительно исходного содержания (Filipiak et al., 2016). В нашем исследовании содержание S увеличивалось в коре всех пород, кроме осины. В коре березы по сравнению с другими породами наблюдалось наименьшее исходное содержание S и наиболее интенсивное его накопление в процессе разложения. Можно предположить, что эти изменения, наблюдаемые в древесной коре, могут быть обусловлены уменьшением доли флоэмы, которая активно разлагается в течение первых лет с момента отмирания дерева (Shorohova et al., 2016). Потери S, которые нами отмечены в древесине осины, могут быть связаны с интенсивным разложением лигнина (Браунс Ф.Э., Браунс Д.А., 1964) вследствие деятельности грибов, вызывающих коррозийный тип гнили.

Различия в динамике элементного состава коры и древесины в процессе разложения также подтверждаются результатами многомерного шкалирования (NMDS) (рис. 2).

В коре валежа значимо возрастало содержание S, а в древесине — P и Ca. Содержание других макроэлементов не изменялось или уменьшалось. Содержание K снижалось во всех фракциях валежного ствола. Содержание Mg оставалось постоянным в расчете на единицу массы и уменьшалось в расчете на единицу объема (рис. 2, А). При рассмотрении каждой фракции ствола в коре содержание и динамика макроэлементов значимо не различались у березы и ели, в то время как различия между осинной и сосновой были наиболее значимы (рис. 4, В). В древесине, наоборот, отсутствовали значимые отличия между древесными породами, но при этом, в отличие от коры, у некоторых макроэлементов наблюдались различия в динамике содержания на единицу массы и объема. Содержание Ca на единицу массы увеличивалось в древесине валежа практически у всех пород, но снижалось при пересчете на единицу объема. Содержание Mg оставалось стабильным в расчете на единицу массы и снижалось в расчете на единицу объема (рис. 2, С).

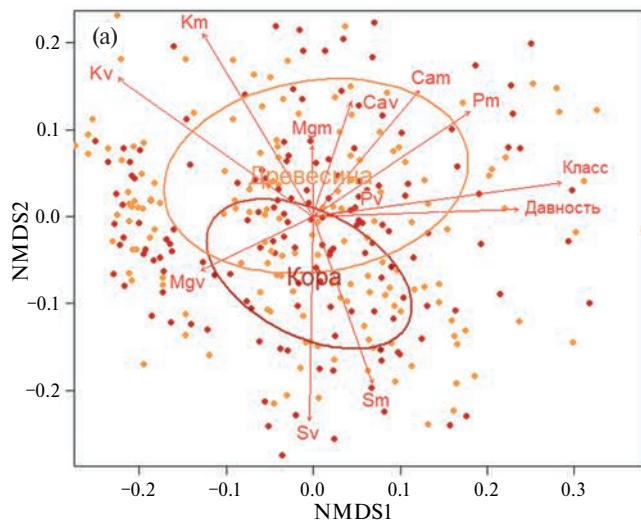
Модели динамики запасов макроэлементов валежного ствола в процессе разложения

В предыдущем исследовании (Romashkin et al., 2021) динамика потери массы валежа с учетом скорости разложения и фрагментации коры и древесины была описана с использованием экспоненциальной модели. В качестве исходных данных использованы значения массы коры и древесины ствольной части живых деревьев с пересчетом на 1 м^3 . На основе полученных в этом исследовании данных предложены модели динамики запасов макроэлементов 60-летнего периода разложения валежного ствола (рис. 3, табл. 5).

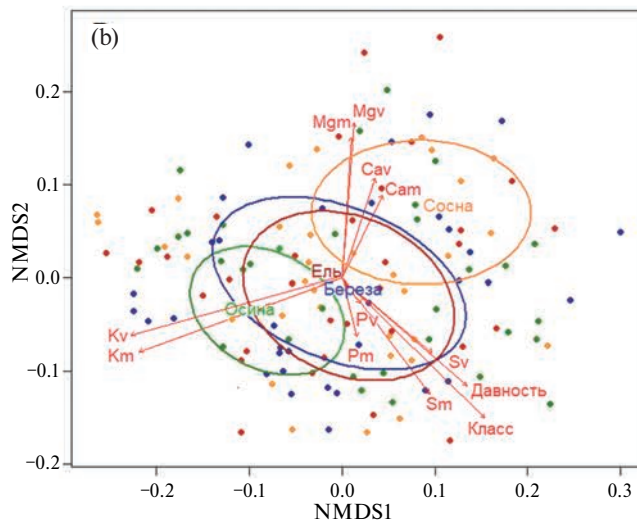
В процессе разложения запасы P в коре валежа экспоненциально уменьшались: в зависимости от древесной породы интенсивность потери запасов P возрастала в ряду: береза (-0.08 год^{-1}) < осина (-0.09 год^{-1}) < ель (-0.15 год^{-1}) < сосна (-0.26 год^{-1}). Расчетное время потери 25, 50 и 95% запасов P в коре составило для березы 4, 9 и 36 лет, для осины — 3, 8 и 33 года, для ели — 2, 5 и 20 лет, для сосны — 1, 3 и 5 лет соответственно. В древесине валежа осины запасы P значимо не изменялись относительно исходного значения (0.04 кг м^{-3}). В древесине валежа березы запасы P возрастали в три раза — от исходных 0.05 до 0.15 кг м^{-3} . У сосны по истечении 60 лет разложения запасы P в древесине снижались на 45% — от исходных 0.07 до 0.04 кг м^{-3} , в то время как у ели увеличивались в семь раз — от исходных 0.02 до 0.14 кг м^{-3} (рис. 3, табл. 5).

Запасы K в коре снижались наиболее интенсивно. Скорость потери запасов K составила -0.14 , -0.23 , -0.24 и -0.69 год^{-1} для осины, ели, березы и сосны соответственно, а расчетное время потери 25, 50 и 95% запасов K в коре для осины — 2, 5 и 21 год, для ели и березы — 1, 3 и 13 лет, для сосны — 0.4, 2 и 4 года. В древесине запасы K также уменьшались у всех пород: скорость потери была ниже, чем в таковой в коре, и варьировала в зависимости от породы в диапазоне $-0.03...-0.08 \text{ год}^{-1}$. Расчетное время потери 25, 50 и 95% запасов K в древесине составило 10, 23 и 100 лет для ели, 6, 14 и 60 лет — для сосны, 5, 12 и 50 лет — для осины, 4, 9 и 38 лет — для березы (рис. 3, табл. 5).

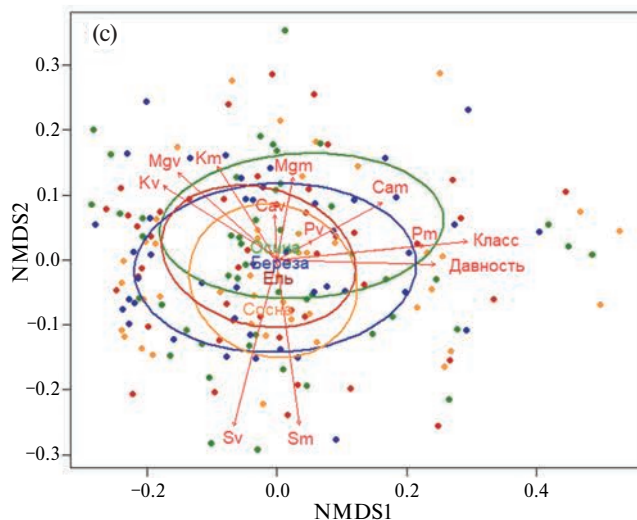
Запасы Ca в коре в процессе разложения снижались наиболее интенсивно у валежа хвойных пород — скорость потери составила -0.19 и -0.23 год^{-1} для сосны и ели соответственно. У лиственных пород значения этого показателя были ниже и составили -0.06 и -0.09 год^{-1} у березы и осины соответственно. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Ca в коре составило 4, 10 и 45 лет для березы, 3, 8 и 35 лет — для осины, 1.5, 2.0 и 16 лет — для сосны, 1, 4 и 13 лет — для ели. Запасы Ca в древесине валежа также уменьшались: у осины на 40% (от исходных 0.65 до 0.40 кг м^{-3}), у сосны



Параметр	R ²	p
давность	0.491	0.001
класс	0.717	0.001
P m	0.403	0.001
K m	0.437	0.001
Ca m	0.331	0.001
Mg m	0.074	0.001
S m	0.502	0.001
P v	0.025	0.021
K v	0.553	0.001
Ca v	0.033	0.004
Mg v	0.156	0.001
S v	0.568	0.001



Параметр	R ²	p
давность	0.479	0.001
класс	0.703	0.001
P m	0.064	0.011
K m	0.818	0.001
Ca m	0.149	0.001
Mg m	0.352	0.001
S m	0.371	0.001
P v	0.011	0.504
K v	0.787	0.001
Ca v	0.195	0.001
Mg v	0.428	0.001
S v	0.239	0.001



Параметр	R ²	p
давность	0.561	0.001
класс	0.788	0.001
P m	0.491	0.001
K m	0.274	0.001
Ca m	0.319	0.001
Mg m	0.159	0.001
S m	0.617	0.001
P v	0.036	0.034
K v	0.459	0.001
Ca v	0.046	0.014
Mg v	0.388	0.001
S v	0.656	0.001

Рис. 2. Результаты анализа динамики содержания макроэлементов (P, K, Ca, Mg и S) в коре и древесине валежа рассматриваемых древесных пород с использованием многомерного шкалирования (NMDS). Обозначения: А – различия между фракциями ствола без учета породы; В – различия между породами в коре; С – различия между породами в древесине; давность – давность отмирания дерева (продолжительность разложения), класс – класс разложения, X_{m(v)} – содержание элемента (X) на единицу массы (m) или единицу объема (v). Овалы показывают стандартное отклонение, стрелки – направленность увеличения значения параметра.

Таблица 5. Коэффициенты параметров моделей динамики запасов макроэлементов в коре и древесине валежа в масштабе валежного ствола в пересчете на объем 1 м³. Показаны средние значения коэффициентов, стандартная ошибка среднего (SE) (в скобках), коэффициент Фишера (F), величина достоверности аппроксимации (R²). Статистическая значимость (p): *** – 0.001, ** – 0.01, * – 0.05, ns – > 0.05. Используемые модели: 1) экспоненциальное снижение ($y = aebx$); 2) сигмоидальный рост ($y=a/(1+\exp(-(x-x_0)/b))$); 3) линейный рост ($y = b + a * x$)

Элемент	Коэф фициент	Осина		Береза		Сосна		Ель	
		кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина
P	a	0.029 ¹ (0.003)	-0.0001 ³ (0.0003)	0.022 ¹ (0.002)	0.170 ² (0.050)	0.018 ¹ (0.001)	-0.001 ³ (0.000)	0.020 ¹ (0.002)	0.0004 ³ (0.0003)
	b	-0.092 (0.012)	0.039 (0.006)	-0.078 (0.012)	12.444 (8.247)	-0.264 (0.022)	0.063 (0.008)	-0.152 (0.019)	0.036 (0.005)
	x ₀	—	—	—	6.296 (8.747)	—	—	—	—
	F	168.9 ***	0.7 ns	47.5 ***	6.7 *	260.8 ***	2.1 ns	157.2 ***	2.0 ns
	R ²	0.90	0.01	0.80	0.60	0.94	0.12	0.89	0.12
K	a	0.540 ¹ (0.070)	0.450 ¹ (0.110)	0.930 ¹ (0.090)	0.290 ¹ (0.070)	0.320 ¹ (0.020)	0.060 ¹ (0.010)	0.330 ¹ (0.050)	0.060 ¹ (0.010)
	b	-0.140 (0.020)	-0.060 (0.020)	-0.240 (0.030)	-0.080 (0.060)	-0.690 (0.070)	-0.050 (0.020)	-0.230 (0.040)	-0.030 (0.010)
	F	83.0 ***	15.1 ***	113.8 ***	2.31 *	186.6 ***	30.4 ***	65.2 ***	15.4 ***
	R ²	0.83	0.58	0.90	0.34	0.92	0.65	0.76	0.52
Ca	a	0.610 ¹ (0.040)	-0.004 ³ (0.006)	0.300 ¹ (0.030)	-0.002 ³ (0.012)	0.150 ¹ (0.020)	-0.003 ³ (0.002)	0.690 ¹ (0.060)	-0.001 ³ (0.004)
	b	-0.090 (0.010)	0.610 (0.120)	-0.070 (0.010)	0.530 (0.101)	-0.190 (0.030)	0.490 (0.040)	-0.230 (0.020)	0.520 (0.070)
	F	276.6 ***	0.4 ns	51.2 ***	0.81 ns	70.1 ***	2.2 ns	159.7 ***	0.04 ns
	R ²	0.95	0.04	0.81	0.08	0.82	0.12	0.88	0.07
Mg	a	0.060 ¹ (0.010)	0.105 ¹ (0.040)	0.030 ¹ (0.001)	0.180 ¹ (0.020)	0.010 ¹ (0.001)	0.080 ¹ (0.010)	0.020 ¹ (0.001)	0.060 ¹ (0.001)
	b	-0.100 (0.010)	-0.030 (0.020)	-0.110 (0.010)	-0.040 (0.001)	-0.200 (0.020)	-0.030 (0.010)	-0.160 (0.030)	-0.020 (0.010)
	F	193.6 ***	3.9 *	60.9 ***	10.7 ***	104.6 ***	101.6 ***	64.0 ***	18.6 ***
	R ²	0.92	0.26	0.84	0.54	0.87	0.86	0.76	0.57
S	a	0.030 ¹ (0.041)	0.050 ¹ (0.110)	0.016 ¹ (0.019)	-0.002 ³ (0.001)	0.027 ¹ (0.012)	-0.0003 ³ (0.0013)	0.020 ¹ (0.022)	-0.048 ¹ (0.005)
	b	-0.093 (0.011)	-0.028 (9.740)	-0.060 (0.010)	0.151 (0.131)	-0.226 (0.015)	0.074 (0.031)	-0.122 (0.021)	0.004 (0.601)
	F	55.9 ***	9.8 **	20.9 ***	1.4 ns	39.4 ***	2.9 ns	26.4 ***	1.1 ns
	R ²	0.89	0.23	0.69	0.07	0.90	0.02	0.96	0.02

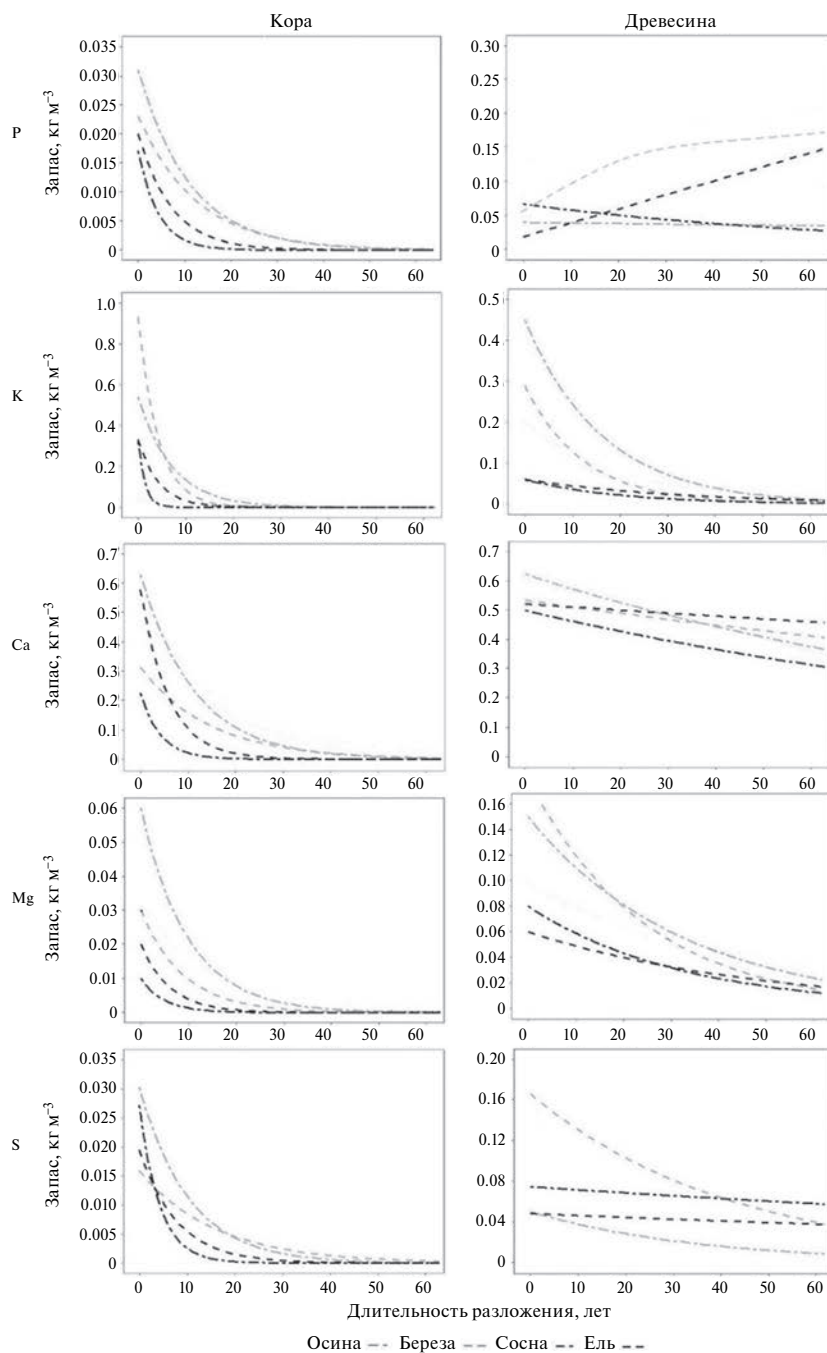


Рис. 3. Модели динамики запасов (кг м^{-3}) макроэлементов (P, K, Ca, Mg и S) в коре и древесине валежа в процессе разложения в масштабе валежного ствола в пересчете на 1 м^3 . Параметры моделей представлены в таблице 5.

– на 38% (от 0.50 до 0.30 кг м^{-3}), у березы – на 25% (от 0.55 до 0.40 кг м^{-3}). В древесине ели запасы Ca оставались без значимых изменений в среднем на уровне 0.5 кг м^{-3} . Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Ca в древесине значительно превышало время потери ее массы в процессе разложения и составило для осины 38, 75 и 145 лет, для сосны – 40, 82 и 155 лет, для березы – 66, 133 и

250 лет, для ели – 130, 260 и 495 лет соответственно (рис. 3, табл. 5).

Скорость потери запасов Mg в коре валежа ели и сосны составила -0.16 и -0.20 год^{-1} соответственно, у осины и березы – -0.10 и -0.11 год^{-1} соответственно. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Mg в коре составило соответственно 3, 10 и 45 лет для осины, 3, 6 и 27 лет

— для березы, 2, 4 и 20 лет — для ели, 1,5, 4 и 15 лет — для сосны. В древесине запасы Mg также снижались экспоненциально: в зависимости от древесной породы скорость потери варьировала от -0.02 до -0.04 год^{-1} . Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Mg в древесине составило соответственно 14, 35 и 150 лет для ели, 10, 23 и 100 лет — для осины и сосны, 7, 17 и 75 лет — для березы (рис. 3, табл. 5).

Запасы S в коре валежа снижались у всех древесных пород: скорость потери запасов этого элемента варьировала от -0.06 до -0.23 год^{-1} в зависимости от древесной породы. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов S в коре составило 5, 12 и 50 лет для березы, 3, 8 и 32 года — для осины, 2, 6 и 25 лет — для ели, 1,5, 3 и 13 лет — для сосны. В древесине валежа хвойных пород запасы S значительно не изменялись в течение всего рассматриваемого периода относительно исходных значений 0.07 и 0.05 кг м^{-3} у сосны и ели соответственно. У валежа лиственных пород запасы S значимо уменьшались со скоростью -0.03 и -0.09 год^{-1} для березы и осины соответственно. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов S в древесине лиственных пород составило для березы 5, 12 и 50 лет, для осины — 3, 8 и 32 года соответственно (рис. 3, табл. 5).

Потеря основной части коры происходит за счет ее фрагментации и отслоения с поверхности ствола, а также уменьшения доли легкоразлагаемой флоэмы (Shorohova et al., 2016). Полная потеря коры и ее переход в верхние горизонты почвы в зависимости от древесной породы могут происходить за период от нескольких лет до нескольких десятилетий (Krankina et al., 1999; Harmon, 2021). По нашим данным, период, в течение которого происходит потеря 95% массы коры валежного ствола, составляет примерно 10 лет для сосны, 20 лет — для ели, 33 года — для осины, 37 лет — для березы. Таким образом, скорость фрагментации коры в масштабах валежного ствола заметно выше скорости ее биогенного разложения (Shorohova et al., 2016). Это позволяет предположить значительное влияние макро- и микрофрагментации коры (Harmon, 2021) на скорость и продолжительность разложения валежа и, как следствие, перераспределение запасов биогенных элементов в масштабах БГЦ. Интенсивность потери запасов почти всех макроэлементов в коре была в целом сопоставима со значениями потери ее массы, полученными нами ранее (Romashkin et al., 2021). Если в коре на уровне образца наблюдалось накопление элементов, например, P, Ca и S, то интенсивность потери их запасов была ниже или сопоставима с интенсивностью потери массы коры. В то же время запасы K снижались с большей интенсивностью по сравнению со потерями массы коры ствола, что, по нашему мнению, связано с выщелачиванием этого элемента. Как итог, несмотря на более

высокое исходное содержание биогенных элементов по сравнению с древесиной и более интенсивное накопление некоторых из них в процессе разложения, потенциальная роль коры в качестве долговременного пула элементов в составе валежа относительно невелика. Сравнительно короткий срок сохранности коры на поверхности валежного ствола с постепенным ее переходом в верхние горизонты почвы позволяет предположить ее большую значимость в биогеохимическом круговороте в лесах в качестве составной части лесной подстилки (Minnich et al., 2021).

Динамика запасов рассматриваемых макроэлементов в древесине была более разнообразной по сравнению с таковой, наблюдаемой в коре валежа. Накопление P имело видоспецифичный характер: в стволах березы и ели запасы этого элемента возрастали, в то время как у осины и сосны они оставались без значимых изменений. Мы предполагаем, что видоспецифичность накопления P обусловлена различным составом ксилофильных организмов, использующих в качестве субстрата и среды обитания валеж определенных древесных пород, степени разложения и, как следствие, элементного состава (Fillipiak et al., 2016). Запасы других макроэлементов либо значимо не изменялись, либо уменьшались с различной скоростью, причем у лиственных пород интенсивность потери была выше по сравнению с таковой у хвойных.

Полученные нами ранее значения потери массы древесины (Romashkin et al., 2021) в целом сопоставимы со скоростью ее разложения на уровне образца при схожих условиях (Yatskov et al., 2003; Shorohova, Kapitsa, 2014). Константы потери массы древесины ствола составили -0.025 , -0.028 , -0.030 , -0.037 год^{-1} для сосны, ели, березы и осины соответственно, в то время как расчетное время потери 95% массы этой фракции ствола составило 120, 110, 95 и 80 лет соответственно (Romashkin et al., 2021). Нами отмечено, что содержание Ca и в некоторых случаях Mg и S в древесине снижается заметно менее интенсивно по сравнению со скоростью разложения этой фракции ствола, а расчетное время потери запасов этих макроэлементов в масштабах ствола значительно превышает длительность его разложения до полной гумификации. Это позволяет сделать вывод, что древесина валежа, прежде всего, хвойных пород, является долговременным пулом макроэлементов, в первую очередь P, Ca, Mg и S. Накопление и постепенное высвобождение биогенных элементов из валежа в процессе разложения в течение десятков лет благоприятно влияет на характеристики лесных почв и, как следствие, на рост и развитие растений, почвенной и ксилофильной биоты (Stutz, Lang, 2017), что в свою очередь является одним из ключевых аспектов сохранения биологического разнообразия и в связи с этим — устойчивости таежных лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходное содержание Р, К и Са в древесной коре выше по сравнению с таковым в древесине, в то время как содержание Mg и S (прежде всего, S_m) в коре и древесине сопоставимы. Кора и древесина лиственных пород более богаты макроэлементами – содержание К, Mg и S в них выше, чем у хвойных. Интенсивность и направленность динамики рассмотренных макроэлементов в процессе разложения валежа варьируют в зависимости от древесной породы и фракции ствола. В процессе разложения как в коре, так и в древесине содержание Р, Са и S возрастает в зависимости от породы с различной интенсивностью. В коре содержание Mg снижается у валежа лиственных пород и не изменяется у хвойных, в древесине – снижается у всех пород. Содержание К снижается во фракциях ствола всех пород. В масштабах валежного ствола запасы всех макроэлементов в коре уменьшаются со скоростью от -0.08 до -0.69 год⁻¹ и находятся в прямой зависимости от интенсивности ее фрагментации и, как следствие, перехода в верхние горизонты почвы. Это позволяет предположить наиболее значимую роль коры в биогеохимическом круговороте в качестве составной части лесной подстилки. В древесине валежа наблюдается аккумуляция Р, прежде всего, у березы и ели, а также длительное постепенное высвобождение Са, Mg и S. Интенсивность потери запасов всех макроэлементов в древесине хвойных пород ниже по сравнению с таковой у лиственных, а длительность этого процесса в масштабах валежного ствола может в несколько раз превышать период его полного разложения. Полученные результаты подчеркивают значимую роль КДО, в особенности хвойных пород, в качестве долговременного пула макроэлементов в рамках биогеохимического круговорота в лесном БГЦ.

Авторы выражают искреннюю благодарность работникам Государственного природного заповедника «Кивач» за содействие в выполнении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аканова Н.И., Козлова А.В., Мухина М.Т. Роль магния в системе питания растений // *Агрохимический вестник*. 2021. № 6. С. 66–72.
DOI: 10.24412/1029-2551-2021-6-014
- Апостолов С.А. Новый справочник химика и технолога. Сырье и продукты промышленности органических и неорганических веществ. Ч. 2. СПб: Профессионал, 2006. 1142 с.
- Аристархов А.Н. Агрохимия серы. М.: ВНИИА, 2007. 272 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 376 с.
- Браунс Ф.Э., Браунс Д.А. Химия лигнина. М.: Лесная промышленность, 1964. 757 с.
- Гелес И.С. Древесная биомасса и основы экологически приемлемых технологий ее химико-механической переработки. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 382 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная промышленность, 1976. 159 с.
- Полубояринов О.И., Сорокин А.М. Физические свойства осинового коры и ее компонентов // *Известия вузов. Лесной журнал*. 1992. № 3. С. 67–69.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.-Л.: Наука, 1965. 253 с.
- Скорородова С.Б. О климате заповедника «Кивач» // *Труды Государственного природного заповедника «Кивач»*. 2008. № 4. С. 3–34.
- Соколова В.Е., Шорохова Е.В., Соловьев В.А., Гринькова Е.Я., Алексеева С.А. Динамика минеральных элементов при ксилолизе крупных древесных остатков в ельниках кисличных южной тайги // *Лесоведение*. 2007. № 5. С. 32–38.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Стороженко В.Г. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза // *Хвойные бореальной зоны*. 2010. Т. 27. № 3–4. С. 279–283.
- Фаустова Н.М. Химический состав коры и древесины осины *Populus tremula* L.: дис. ... канд. хим. наук: 05.21.03. СПб., 2005. 208 с.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
- Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Элементный состав валежа различных древесных пород и стадий разложения в широколиственном лесу заповедника «Калужские засеки» // *Лесоведение*. 2023. № 4. С. 353–368.

- Alban D.H., Pastor J.* Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota // *Canadian Journal of Forest Research*. 1993. V. 23. № 9. P. 1744–1749.
- Berg B., McClaugherty C.* Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Springer Cham, Switzerland, 2020. 332 p.
- Bergström B.* Chemical and structural changes during heartwood formation in *Pinus sylvestris* // *Glasgow Medical Journal*. 2003. V. 76. № 1. P. 59–71. DOI: 10.1093/forestry/76.1.45
- Блоńska E., Касprzyк M., Spólnik A.* Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage // *Ecological Research*. 2017. V. 32. № 2. P. 193–203.
- Boddy L.* Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris // *Ecological Bulletin*. 2001. V. 49. P. 43–56.
- Brais S., Paré D., Lierman C.* Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances // *Canadian Journal of Forest Research*. 2006. V. 36. № 9. P. 2331–2340.
- Busse M.D.* Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of Central Oregon // *Soil Science Society of America Journal*. 1994. V. 58. № 1. P. 221–227.
- Chang C., Wang Z., Tan B., Li J., Cao R., Wang Q., Yang W., Weedon J.T., Cornelissen J.H.C.* Tissue type and location within forest together regulate decay trajectories of *Abies faxoniana* logs at early and mid-decay stage // *Forest Ecology and Management*. 2020. V. 475. P. 1–10. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118411
- Clinton P.W., Buchanan P.K., Wilke J.P., Small S.J., Kimberley M.O.* Decomposition of *Nothofagus* wood in vitro and nutrient mobilization by fungi // *Canadian Journal of Forest Research*. 2009. V. 39. P. 2193–2202.
- Cleveland C.C., Townsend A.R.* Nutrient Additions to a Tropical Rain Forest Drive Substantial Soil Carbon Dioxide Losses to the Atmosphere // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103. № 27. P. 10316–10321.
- Dutton M.V., Evans C.S.* Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment // *Canadian Journal of Microbiology*. 1996. V. 42. № 9. P. 881–895.
- Dynesius M., Jonsson B.G.* Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest // *Canadian Journal of Forest Research*. 1991. V. 21. № 5. P. 655–665.
- Fahey T.J., Battles J.J., Wilson G.F.* Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability // *Ecological Monographs*. 1998. V. 68. P. 183–212.
- Filipiak M.* Pollen stoichiometry may influence detrital terrestrial and aquatic food webs // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2016. V. 4. P. 138. DOI:10.3389/fevo.2016.00138
- Filipiak M., Sobczyk Ł., Weiner J.* Fungal transformation of tree stumps into a suitable resource for xylophagous beetles via changes in elemental ratios // *Insects*. 2016. V. 7. P. 13. DOI:10.3390/insects7020013
- Ganjugunte G.K., Condrion L.M., Clinton P.W., Davis M.R., Mahieu N.* Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris // *Forest Ecology and Management*. 2004. V. 187. P. 197–211. DOI: 10.3832/for1591-008
- Griffiths R.P., Baham J.E., Caldwell B.A.* Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1994. V. 26. P. 331–337. DOI: 10.1016/0038-0717(94)90282-8
- Hafner S.D., Groffman P.M., Mitchell M.J.* Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York state // *Biogeochemistry*. 2005. V. 74. P. 257–282. DOI:10.1007/s10533-004-4722-6
- Harmon M.E., Sexton J., Caldwell B.A., Carpenter S.E.* Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition // *Canadian Journal of Forest Research*. 1994. V. 24. P. 1883–1893.
- Harmon M.E.* The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future // *Biogeochemistry*. 2021. V. 154. P. 349–369. DOI: 10.1007/s10533-020-00751-x
- Holub S.M., Lajtha K., Spears J.D.H.* A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris // *Canadian Journal of Forest Research*. 2001. V. 31. № 11. P. 1894–1902. DOI: 10.1139/cjfr-31-11-1894
- Jellison J., Connolly J., Goodell B., Illman B., Frank F., Ostrofsky A.* The role of cations in the biodegradation of wood by the brown rot fungi // *International Biodeterioration and Biodegradation*. 1997. V. 39. P. 165–179.
- Khan K., Hussain A., Jamil M.A., Duan W., Chen L., Khan A.* Alteration in forest soil biogeochemistry through coarse wood debris in northeast China // *Forests*. 2022. V. 13. № 11. P. 1861. DOI: 10.3390/f13111861
- Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V.* Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level // *Canadian Journal of Forest Research*. 1999. V. 29. № 1. P. 20–32.
- Laiho R., Prescott C.E.* The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests // *Canadian Journal of Forest Research*. 1999. V. 29. № 10. P. 1592–1603. DOI: 10.1139/x99-132
- Laiho R., Prescott C.E.* Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis // *Canadian Journal of Forest Research*. 2004. V. 34. № 4. P. 763–777. DOI: 10.1139/X03-241

- Marschner H.* Mineral Nutrition of Higher Plants. 3rd Edition. London: Academic Press, 2012. 651 p.
- Means J.E., MacMillan P.C., Cromack K.* Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, USA // *Canadian Journal of Forest Research*. 1992. V. 22. P. 1536–1546.
- Meerts P.* Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review // *Annals of Forest Science*. 2002. V. 59. № 7. P. 713–722. DOI: 10.1051/forest:2002059
- Minnich C., Peršoh D., Poll C., Borken W.* Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: An experiment with logs of 13 tree species in 30 forests // *Ecosystems*. 2021. V. 142. P. 287–300. DOI: 10.1007/s10021-020-00562-z
- Mukhortova L.V.* Carbon and nutrient release during decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems of Central Siberia // *Folia Forestalia Polonica*. 2012. V. 54. № 2. P. 71–83. DOI: 10.5281/zenodo.30777
- Müller J., Bütler R.* A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests // *European Journal of Forest Research*. 2010. V. 129. № 6. P. 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- Olson J.S.* Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems // *Ecology*. 1963. V. 44. № 2. P. 322–331.
- Ostrofsky A., Jellison J., Smith K.T., Shortle W.C.* Changes in cation concentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi // *Canadian Journal of Forest Research*. 1997. V. 27. № 4. P. 567–571. DOI: 10.1139/x96-188
- Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I.* Phosphorus and base cation accumulation and release patterns in decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 260. P. 1478–1489. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.07.046
- Palviainen M., Finér L.* Decomposition and nutrient release from Norway spruce coarse roots and stumps – A 40-year chronosequence study // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 358. № 1. P. 1–11. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.08.036
- Pastorelli R., De Meo I., Lagomarsino A.* The necrobiome of deadwood: The life after death // *Ecologies*. 2023. V. 4. № 1. P. 20–38. DOI: 10.3390/ecologies4010003
- Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J.* Soil biochemical properties and stabilization of soil organic matter in relation to deadwood of different species // *FEMS Microbiological Ecology*. 2019. V. 95. № 3. P. f011. DOI: 10.1093/femsec/fiz011
- R Core Team.* R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2024.
- Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K.* Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*. 2018. V. 137. № 5. P. 1–15. DOI: 10.1007/s10342-018-1131-2
- Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K.* Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2021. V. 491. P. 119143. DOI: 10.1016/j.foreco.2021
- Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J.* Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 350. P. 107–128. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.04.033
- Saarela K.-E.* Elemental analysis of wood materials by external millibeam thick target PIXE. PhD thesis. Åbo Akademi University, Åbo, Finland, 2009. 64 p.
- Saunders M.R., Fraver S., Wagner R.G.* Nutrient concentration of down woody debris in mixedwood forests in central Maine, USA // *Silva Fennica*. 2011. V. 45. № 2. P. 197–210. DOI: 10.14214/sf.112
- Schilling J.S.* Oxalate production and cation translocation during wood biodegradation by fungi. PhD thesis. The University of Maine, 2006. 120 p.
- Schwarze F.W.M.R., Engels J., Mattheck C.* Fungal strategies of wood decay in trees. Heidelberg: Springer Berlin, 2000. 185 p. DOI: 10.1007/978-3-642-57302-6
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H.* Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2016. V. 377. P. 36–45. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.036
- Shorohova E., Kapitsa E.* Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 315. P. 173–184. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.025
- Shorohova E., Shorohov A.* Coarse woody debris dynamics and stores in the boreal virgin spruce forest // *Ecological Bulletin*. 2001. V. 49. P. 129–135. DOI: 10.2307/20113270
- Shortle W.C., Smith K.T., Jellison J., Schilling J.S.* Potential of decaying wood to restore root-available base cations in depleted forest soils // *Canadian Journal of Forest Research*. 2012. V. 42. № 6. P. 1015–1024. DOI: doi.org/10.1139/X2012-056
- Skonieczna J., Małek S., Polowy K., Węgiel A.* Element content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities // *Drewno*. 2014. V. 57. № 192. P. 77–87. DOI: 10.12841/wood.1644-3985.S13.05
- Smith K.T., Shortle W.C., Jellison J., Connolly J., Schilling J.* Concentrations of Ca and Mg in early stages of sapwood decay in red spruce, eastern hemlock, red maple, and paper birch // *Canadian Journal of Forest Research*. 2007. V. 37. № 5. P. 957–965. DOI: 10.1139/X06-264
- Sollins P., Cline S.P., Verhoeven T., Sachs D., Spycher G.* Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forests //

- Canadian Journal of Forest Research. 1987. V. 17. P. 1585–1595. DOI: 10.1139/x87-243
- Stutz K., Kaiser K., Wambsganss J., Santos F., Berhe A.A., Lang F. Lignin from white-rotted European beech deadwood and soil functions // Biogeochemistry. 2019. V. 145. P. 81–105. DOI: 10.1007/s10533-019-00593-2
- Stutz K.P., Lang F. Potentials and unknowns in managing coarse woody debris for soil functioning // Forests. 2017. V. 8. № 2. P. 37. DOI: 10.3390/f8020037
- Ulyshen M.D. Wood decomposition as influenced by invertebrates // Biological Reviews. 2014. V. 91. № 1. P. 70–85.
- Wells J.M., Boddy L. Effect of temperature on wood decay and translocation of soil-derived phosphorus in mycelial cord systems // New Phytology. 1995. V. 129. P. 289–297.
- Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia // Canadian Journal of Forest Research. 2003. V. 33. № 7. P. 1211–1226.
- Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem // Journal of Forestry Research. 2007. V. 18. P. 48–54.

Dynamics of Certain Macroelements During The Decomposition of Fallen Trees in an Old-Growth Middle-Taiga Spruce Forest of Kivach Nature Reserve

I. V. Romashkin^{1,*}, E. A. Kapitsa², K. M. Nikerova¹, E. V. Shorohova²

¹Forest Research Institute of Karelian Research Center RAS, st. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

²Saint-Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirova, Institutskiy per., 5, St. Petersburg, 194021 Russia

*E-mail: romashkin@krc.karelia.ru

The dynamics of certain macroelements' content (P, K, Ca, Mg and S) during the decomposition of bark and wood of fallen trees of the main forest-forming tree species the middle-taiga blueberry spruce forest (Kivach Nature Reserve, Republic of Karelia) was estimated. The initial content of most macroelements was higher in bark compared to that in wood. The direction and intensity of the element content dynamics in deadwood during the decomposition depended on the tree species identity and the log fraction. Depending on tree species, the content of P, and S increased in both bark and wood. The Mg content decreased in bark of deciduous species' deadwood and did not change significantly in the bark of conifers, whereas it decreased in wood of all studied tree species. The K content decreased in both bark and wood of all studied tree species. The models of the macroelements stocks dynamics on the log scale were presented. In the bark, the stock of all macroelements decreased in direct proportion to the intensity of bark fragmentation: the loss rates varied from -0.08 to -0.69 year⁻¹, depending on the tree species. In wood, the P amount increased in spruce logs and changed only slightly in logs of the other tree species. The stock of other macroelements decreased at a rate not exceeding -0.08 year⁻¹. The loss intensity of those macroelements was higher in the logs of deciduous tree species compared to that in coniferous ones. The results obtained highlight the significant role of coarse woody debris, primarily coniferous tree species, as a long-term pool of macroelements within the biogeochemical cycle in the forest ecosystems.

Keywords: coarse woody debris, nutrients, xylolysis, bark, wood detritus.

Acknowledgements: The research was funded by the state research assignment of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Forest Institute) (№ 121061500082-2), as well as within the topic "Development of a system for land-based and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas flows in Russian Federation; providing for the creation of a data-registering system for recording data for climatically active substances and the carbon budget in forests and other terrestrial ecosystems" (№ 123030300031-6) as part of the implementation of the most important innovative project of national importance (MIIPNI) "Unified national system for monitoring climatically active substances".

REFERENCES

- Akanova N.I., Kozlova A.V., Mukhina M.T., Rol' magniya v sisteme pitaniya rastenii (Magnesium role in plant nutrition system), *Agrokhimicheskii vestnik*, 2021, No. 6, pp. 66–72. DOI: 10.24412/1029-2551-2021-6-014
- Alban D.H., Pastor J., Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota, *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, Vol. 23, No. 9, pp. 1744–1749.
- Apostolov S.A., *Novyi spravochnik khimika i tekhnologa. Syr'e i produkty promyshlennosti organicheskikh i neorganicheskikh veshchestv* (New handbook of a chemist and technologist. Raw materials and products of the organic and inorganic substances industry), Saint Petersburg: Professional, 2006, Part 2, 1142 p.
- Aristarkhov A.N., *Agrokhiimiya sery* (Agrochemistry of sulfur), Moscow: VNIIA, 2007, 272 p.
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemakh* (Biotic turnover on five continents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008, 376 p.
- Berg B., McClaugherty C., *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*, Switzerland: Springer Cham, 2020, 332 p.
- Bergström B., Chemical and structural changes during heartwood formation in *Pinus sylvestris*, *Glasgow Medical Journal*, 2003, Vol. 76, No. 1, pp. 59–71. DOI: 10.1093/forestry/76.1.45
- Błońska E., Kacprzyk M., Spólnik A., Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage, *Ecological Research*, 2017, Vol. 32, No. 2, pp. 193–203.
- Boddy L., Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris, *Ecological Bulletin*, 2001, Vol. 49, pp. 43–56.
- Brais S., Paré D., Lierman C., Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances, *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, Vol. 36, No. 9, pp. 2331–2340.
- Brauns F.E., Brauns D.A., *Khimiya lignina* (Chemistry of lignin), *Lesnaya promyshlennost'*: 1964, 757 p.
- Busse M.D., Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of Central Oregon, *Soil Science Society of America Journal*, 1994, Vol. 58, No. 1, pp. 221–227.
- Chang C., Wang Z., Tan B., Li J., Cao R., Wang Q., Yang W., Weedon J.T., Cornelissen J.H.C., Tissue type and location within forest together regulate decay trajectories of *Abies faxoniana* logs at early and mid-decay stage, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 475, pp. 1–10. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118411
- Cleveland C.C., Townsend A.R., Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, Vol. 103, No. 27, pp. 10316–10321.
- Clinton P.W., Buchanan P.K., Wilke J.P., Small S.J., Kimberley M.O., Decomposition of *Nothofagus* wood in vitro and nutrient mobilization by fungi, *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, Vol. 39, pp. 2193–2202.
- Dutton M.V., Evans C.S., Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment, *Canadian Journal of Microbiology*, 1996, Vol. 42, No. 9, pp. 881–895.
- Dynesius M., Jonsson B.G., Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, Vol. 21, No. 5, pp. 655–665.
- Fahey T.J., Battles J.J., Wilson G.F., Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability, *Ecological Monographs*, 1998, Vol. 68, pp. 183–212.
- Faustova N.M., *Khimicheskii sostav kory i drevesiny osiny Populus tremula L.: diss. kand. khim. nauk* (Chemical composition of bark and wood of *Populus tremula* L. Candidate's chem. sci. thesis), Saint Petersburg, 2005, 208 p.
- Fedorets N.G., Bakhmet O.N., *Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh* (Ecological specifics of carbon and nitrogen compounds conservation), Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 2003, 240 p.
- Filipiak M., Pollen stoichiometry may influence detrital terrestrial and aquatic food webs, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2016, Vol. 4, Article 138, pp. 1–8. DOI:10.3389/fevo.2016.00138
- Filipiak M., Sobczyk Ł., Weiner J., Fungal transformation of tree stumps into a suitable resource for xylophagous beetles via changes in elemental ratios, *Insects*, 2016, Vol. 7, Article 13, pp. 1–12. DOI:10.3390/insects7020013
- Ganjegunte G.K., Condrón L.M., Clinton P.W., Davis M.R., Mahieu N., Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris, *Forest Ecology and Management*, 2004, Vol. 187, pp. 197–211. DOI: 10.3832/for1591-008
- Geles I.S., *Drevesnaya biomassa i osnovy ekologicheskoi priemlemoykh tekhnologii ee khimiko-mekhanicheskoi pererabotki* (Wood biomass and the principles of environmentally friendly technologies for its chemical-mechanical processing), Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2001, 382 p.
- Griffiths R.P., Baham J.E., Caldwell B.A., Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil, *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, Vol. 26, pp. 331–337. DOI: 10.1016/0038-0717(94)90282-8
- Hafner S.D., Groffman P.M., Mitchell M.J., Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York state, *Biogeochemistry*, 2005, Vol. 74, pp. 257–282. DOI:10.1007/s10533-004-4722-6

- Harmon M.E., Sexton J., Caldwell B.A., Carpenter S.E., Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition, *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, Vol. 24, pp. 1883–1893.
- Harmon M.E., The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future, *Biogeochemistry*, 2021, Vol. 154, pp. 349–369. DOI: 10.1007/s10533-020-00751-x
- Holub S.M., Lajtha K., Spears J.D.H., A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris, *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, Vol. 31, No. 11, pp. 1894–1902. DOI: 10.1139/cjfr-31-11-1894
- Jellison J., Connolly J., Goodell B., Illman B., Frank F., Ostrofsky A., The role of cations in the biodegradation of wood by the brown rot fungi, *International Biodeterioration and Biodegradation*, 1997, Vol. 39, pp. 165–179.
- Kabata-Pendias A., Pendias H., *Trace elements in soil & plants*, Moscow: Mir, 1989, 440 p.
- Kazimirov N.I., Morozova R.M., *Biologicheskii krugovorot veshchestv v el'nikakh Karelii* (Biological cycle of matter in spruce forests of Karelia), Leningrad: Nauka, 1973, 175 p.
- Kazimirov N.I., Morozova R.M., Kulikova V.K., *Organicheskaya massa i potoki veshchestva v bereznyakakh srednei taigi* (Mass of organics and material flows of birch forests in middle taiga), Leningrad: Nauka, 1978, 216 p.
- Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zyabchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M., *Obmen veshchestv i energii v sosnovykh lesakh Evropeiskogo Severa* (Mass and energy exchange of pine forests in Northern Europe), Leningrad: Nauka, 1977, 303 p.
- Khan K., Hussain A., Jamil M.A., Duan W., Chen L., Khan A., Alteration in forest soil biogeochemistry through coarse wood debris in northeast China, *Forests*, 2022, Vol. 13, No. 11, Article 1861, pp. 1–17. DOI: 10.3390/f13111861
- Khanina L.G., Smirnov V.E., Bobrovskii M.V., Elementnyi sostav valezha razlichnykh drevesnykh porod i stadii razlozheniya v shirokolistvennom lesu zapovednika "Kaluzhskie zaseki" (Dead wood elements composition in different tree species and stages of decay in the broad-leaved forests of the Kaluzhskie Zaseki Reserve), *Lesovedenie*, 2023, No. 4, pp. 353–368.
- Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V., Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level, *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, Vol. 29, No. 1, pp. 20–32.
- Laiho R., Prescott C.E., Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis, *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, Vol. 34, No. 4, pp. 763–777. DOI: 10.1139/X03-241
- Laiho R., Prescott C.E., The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, Vol. 29, No. 10, pp. 1592–1603. DOI: 10.1139/x99-132
- Marschner H., *Mineral Nutrition of Higher Plants*, London: Academic Press, 2012, 651 p.
- Means J.E., MacMillan P.C., Cromack K., Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, USA, *Canadian Journal of Forest Research*, 1992, Vol. 22, pp. 1536–1546.
- Meerts P., Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review, *Annals of Forest Science*, 2002, Vol. 59, No. 7, pp. 713–722. DOI: 10.1051/forest:2002059
- Minnich C., Peršoh D., Poll C., Borcken W., Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: An experiment with logs of 13 tree species in 30 forests, *Ecosystems*, 2021, Vol. 142, pp. 287–300. DOI: 10.1007/s10021-020-00562-z
- Mukhortova L.V., Carbon and nutrient release during decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems of Central Siberia, *Folia Forestalia Polonica*, 2012, Vol. 54, No. 2, pp. 71–83. DOI: 10.5281/zenodo.30777
- Müller J., Bütler R., A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests, *European Journal of Forest Research*, 2010, Vol. 129, No. 6, pp. 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- Olson J.S., Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems, *Ecology*, 1963, Vol. 44, No. 2, pp. 322–331.
- Ostrofsky A., Jellison J., Smith K.T., Shortle W.C., Changes in cation concentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi, *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, Vol. 27, No. 4, pp. 567–571. DOI: 10.1139/x96-188
- Palviainen M., Finér L., Decomposition and nutrient release from Norway spruce coarse roots and stumps – A 40-year chronosequence study, *Forest Ecology and Management*, 2015, Vol. 358, No. 1, pp. 1–11. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.08.036
- Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I., Phosphorus and base cation accumulation and release patterns in decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps, *Forest Ecology and Management*, 2011, Vol. 260, pp. 1478–1489. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.07.046
- Pastorelli R., De Meo I., Lagomarsino A., The necrobiome of deadwood: The life after death, *Ecologies*, 2023, Vol. 4, No. 1, pp. 20–38. DOI: 10.3390/ecologies4010003
- Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J., Soil biochemical properties and stabilization of soil organic matter in relation to deadwood of different species, *FEMS Microbiological Ecology*, 2019, Vol. 95, No. 3, fiz011. DOI: 10.1093/femsec/fiz011
- Poluboyarinov O.I., *Plotnost' drevesiny* (The density of wood), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1976, 159 p.
- Poluboyarinov O.I., Sorokin A.M., Fizicheskie svoystva osinovoï kory i ee komponentov (Physical properties of aspen bark and its components), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal.*, 1992, No. 3, pp. 67–69.
- R Core Team, *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2024.

- Rodin L.E., Bazilevich N.I., *Dinamika organicheskogo veshchestva i biologicheskii krugovorot zol'nykh elementov i azota v osnovnykh tipakh rastitel'nosti zemnogo shara* (Organic matter dynamics and biogeochemical cycles of mineral constituents and nitrogen across the dominant vegetation types around the world), Moscow – Leningrad: Nauka, 1965, 253 p.
- Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K., Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest, *European Journal of Forest Research*, 2018, Vol. 137, No. 5, pp. 1–15. DOI: 10.1007/s10342-018-1131-2
- Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K., Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 491, Article 119143, pp. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119143>
- Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J., Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review, *Forest Ecology and Management*, 2015, Vol. 350, pp. 107–128. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.04.033
- Saarela K.-E., *Elemental analysis of wood materials by external millibeam thick target PIXE*, PhD thesis, Åbo, Finland: Åbo Akademi University, 2009, 64 p.
- Saunders M.R., Fraver S., Wagner R.G., Nutrient concentration of down woody debris in mixedwood forests in central Maine, USA, *Silva Fennica*, 2011, Vol. 45, No. 2, pp. 197–210. DOI: 10.14214/sf.112
- Schilling J.S., *Oxalate production and cation translocation during wood biodegradation by fungi*, PhD thesis, The University of Maine, 2006, 120 p.
- Schwarze F.W.M.R., Engels J., Mattheck C., *Fungal strategies of wood decay in trees*, Heidelberg: Springer Berlin, 2000, 185 p. DOI: 10.1007/978-3-642-57302-6
- Shorohova E., Kapitsa E., Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 315, pp. 173–184. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.025
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H., Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 377, pp. 36–45. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.036
- Shorohova E., Shorohov A., Coarse woody debris dynamics and stores in the boreal virgin spruce forest, *Ecological Bulletin*, 2001, Vol. 49, pp. 129–135. DOI: 10.2307/20113270
- Shortle W.C., Smith K.T., Jellison J., Schilling J.S., Potential of decaying wood to restore root-available base cations in depleted forest soils, *Canadian Journal of Forest Research*, 2012, Vol. 42, No. 6, pp. 1015–1024. DOI: doi.org/10.1139/X2012-056
- Skonieczna J., Małek S., Polowy K., Węgiel A., Element content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities, *Drewno*, 2014, Vol. 57, No. 192, pp. 77–87. DOI: 10.12841/wood.1644-3985.S13.05
- Skorokhodova S.B., O klimate zapovednika "Kivach" (Climate of Kivach Nature Reserve), In: *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kivach"* (Proceedings of Kivach State Nature Reserve), Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2008, Vol. 4, pp. 3–34.
- Smith K.T., Shortle W.C., Jellison J., Connolly J., Schilling J., Concentrations of Ca and Mg in early stages of sapwood decay in red spruce, eastern hemlock, red maple, and paper birch, *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, Vol. 37, No. 5, pp. 957–965. DOI: 10.1139/X06-264
- Sokolova V.E., Shorokhova E.V., Solov'ev V.A., Grin'kova E.Y., Alekseeva S.A., Dinamika mineral'nykh elementov pri ksilolize krupnykh drevesnykh ostatkov v el'nikakh kislichnykh yuzhnoi taigi (The dynamics of mineral nutrients in the course of xylosis of large wood debris in wood sorrel spruce forests of the Southern taiga), *Lesovedenie*, 2007, No. 5, pp. 32–38.
- Sollins P., Cline S.P., Verhoeven T., Sachs D., Spycher G., Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, Vol. 17, pp. 1585–1595. DOI: 10.1139/x87-243
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Solov'ev V.A., Krutov V.I., *Nauchnye osnovy ustoichivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* (The fundamentals of forest resilience to wood-destroying fungi), Moscow: Nauka, 1992, 122 p.
- Storozhenko V.G., Drevesnyi otpad v strukturakh lesnogo biogeotsenoza (Wood coarse debris in forest biogeocenosis structures), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2010, Vol. 27, No. 3–4, pp. 279–283.
- Stutz K., Kaiser K., Wambsgans J., Santos F., Berhe A.A., Lang F., Lignin from white-rotted European beech deadwood and soil functions, *Biogeochemistry*, 2019, Vol. 145, pp. 81–105. DOI: 10.1007/s10533-019-00593-2
- Stutz K.P., Lang F., Potentials and unknowns in managing coarse woody debris for soil functioning, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 2, Article 37. DOI: 10.3390/f8020037
- Ulyshen M.D., Wood decomposition as influenced by invertebrates, *Biological Reviews*, 2014, Vol. 91, No. 1, pp. 70–85.
- Wells J.M., Boddy L., Effect of temperature on wood decay and translocation of soil-derived phosphorus in mycelial cord systems, *New Phytology*, 1995, Vol. 129, pp. 289–297.
- Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N., A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia, *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, Vol. 33, No. 7, pp. 1211–1226.
- Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L., Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem, *Journal of Forestry Research*, 2007, Vol. 18, pp. 48–54.

УДК 599.735.31: 631.41:58.073

ВЛИЯНИЕ МОЧИ ЛОСЯ ЕВРОПЕЙСКОГО НА ХИМИЧЕСКИЙ ПРОФИЛЬ ПОЧВЫ В ТАЕЖНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ

© 2024 г. А. Е. Скопин^{а, *}, С. В. Липатникова^а

^аВсероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. профессора Б.М. Житкова, ул. Преображенская, д. 79, Киров, 610000 Россия

*E-mail: scopin@bk.ru

Поступила в редакцию 23.12.2022 г.

После доработки 20.06.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Оценка участия животных в циклах биогенных элементов позволяет определить значимость видов в функционировании экосистем и мощность экологических связей внутри биома. В обширной зоне бореальных лесов, включающей разнообразные сообщества травоядных животных, подобные исследования особенно актуальны. Непосредственное воздействие диких копытных на химический состав почвы происходит преимущественно через экскременты и мочу. Цель исследования – оценить изменение в химическом составе почвы под влиянием мочи самого крупного таежного фитофага – лося (*Alces alces* L.) на северо-востоке европейской части России. В период стаивания снега были замаркированы зимние мочевые пятна лося на зарастающем поле с мозаично произрастающей древесно-кустарниковой растительностью. Под точками уринации лося и в контроле были взяты образцы в двух горизонтах почвы (0–5 см и 5–20 см). В почве проанализированы стандартные показатели: рН, содержание органического вещества, NH_4^+ , NO_3^- , P_2O_5 , K_2O , Ca, Mg. В весенних образцах почвы, взятых под точками уринации лося, отмечено снижение кислотности, повышенная концентрация подвижного калия и некоторых азотсодержащих соединений. В частности, концентрация аммония в почве под воздействием мочи на 350% выше контрольного показателя. Особенно заметное воздействие от поступления мочи наблюдалось в самом верхнем горизонте почвы. Повышенные локальные концентрации химических веществ на мочевых точках лося создают аномальное химическое поле почвы. К осени по многим показателям почвы происходит снижение концентраций веществ в местах весенне-зимних уринаций лося до фонового уровня, то есть происходит быстрая деградация и трансформация компонентов поступившей мочи в почвенном горизонте в течение одного вегетационного сезона. Между почвенными образцами с мочевых точек лося и контролем не обнаружено значимых различий в концентрации органического вещества, кальция и магния. Рассчитано, что все популяционные группировки лосей в России ежегодно выделяют 3.85 Мт мочи на общей площади около 700 км². Внесение лосем в экосистему продуктов своей жизнедеятельности значительно повышает гетерогенность почвенного покрова и способствует интенсификации биогеохимических циклов.

Ключевые слова: лось, моча, почва, химический состав, таежная экосистема.

DOI: 10.31857/S0024114824050111 EDN: OWAOWI

История формирования и существование бореальных лесных экосистем в рамках мозаично-циклической концепции и концепции комплементарности во многом связана с жизнедеятельностью гетеротрофных организмов и, в частности, таких ключевых видов, как крупные фитофаги (The Mosaic-cycle concept..., 1991; Смирнова и др., 1999; Орлова и др., 2011; Смирнова и др., 2021). Крупные фитофаги выступают в качестве выраженного

зоогеохимического фактора в экосистеме, в том числе через участие в пищевых сетях, связанных с циклом формирования и разложения детрита (Leroux et al., 2020).

Лось – самый крупный представитель оленьих лесной зоны. Это типичный дендрофаг (браузер), обитание которого неразрывно связано с различными типами лесных сообществ. Лось обычно

ведет семейный или одиночный образ жизни, поэтому его роль в экосистемах не всегда ярко заметна, в отличие от стадных видов копытных. И только в зимний период года, когда лоси часто концентрируются на ограниченных участках местности, иногда называемых стойбищами (Язан, 1972), можно наблюдать сильное и во многом негативное воздействие на лесную растительность (Козловский, 1960; Тимофеева, 1974). При ежегодном интенсивном использовании лосями одних и тех же кормовых участков происходит значительное изменение состава и структуры подлеска и подроста (Смирнов, 1987). Однако воздействие лосей не ограничивается изменением характеристик растительного покрова. В тех биотопах, где активность копытного максимальна по времени, наблюдается более обильное выделение экскрементов. Лось, локально перемещаясь, способствует переносу экскрементов, обогащающих питательными веществами подстилку, по разным лесным сообществам в пределах своего индивидуального участка (Тимофеева, 1974).

Биогеоценотическое воздействие лосей на различные компоненты ландшафта исследуется уже довольно давно. В частности, на примере американского лося (*Alces americanus*) показано, что он, как ключевой вид в экосистеме, участвует в деструкционных процессах и может заметно изменять химический ландшафт растительных сообществ и почв (Molvar et al., 1993; Pastor et al., 1993, 1998; Kielland, Bryant, 1998; Butler, Kielland, 2008; Pastor, 2016; Ellis, Leroux, 2017). По европейскому лосю подобные исследования немногочисленны (Persson et al., 2005; Kolstad et al., 2018, 2019). Большинство работ было нацелено на выявление роли лосиных экскрементов, которые создают локальный пул химических элементов в почвенных горизонтах экосистемы (Гусев, 1984, 1989; Пилипко, 2005; Guernsey et al., 2015).

На порядок меньше исследований, касающихся воздействия мочи диких копытных на биогеохимический профиль почвы. Во многом это связано с тем, что с мочой травоядных млекопитающих в почву поступает значительно меньше макроэлементов, чем с пометом (Пахомов, 1998). Тем не менее известно, что моча лосей содержит высокую концентрацию микро- и макроэлементов (Кочанов и др., 1981; Вебер и др., 1992; Scopin, Rukavishnikova, 2007). По исследованию других видов млекопитающих известно, что внесение мочи может существенно изменять химический состав почвы и биомассу растительности, особенно в местах постоянного обитания и высокой плотности млекопитающих (Day, Detling, 1990; Haynes, Williams, 1993; Hobbs, 1996; Somda et al., 1997; Пахомов, 1998; Frank et al., 2004; Selbie et al., 2015).

Цель нашего исследования состояла в сравнительной оценке химического состава почв с

фоновой территории (контроль) и под зимними точками уринации лосей. Это позволит выяснить значение мочи как источника, предопределяющего формирование мозаичности в химическом профиле почвенного покрова таежной экосистемы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Опытный участок. Опыты проводили в 2021 г. в пределах НООХ ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова», располагающегося в подзоне южной тайги в Зуевском районе Кировской области.

Образцы проб почвы собраны на разных участках однородного по структуре растительности зарастающего поля общей площадью около 80 га, ранее используемого для посева зерновых культур, а впоследствии — для выпаса скота. Древесно-кустарниковая растительность распространена мозаично. Общее проективное покрытие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) составляет 15%, березы повислой (*Betula pendula*) — 5%, встречаются отдельные деревья ели сибирской (*Picea obovata*). Высота большинства деревьев не превышает 7–8 м. Кустарниковый ярус слабо выражен и представлен разрозненно растущими ивой козьей (*Salix caprea* L.), ивой пурпурной (*S. purpurea* L.), ивой филиколистной (*S. phlyicifolia*). В период вегетации густой напочвенный покров включает более 50 видов трав. Покрытие мохового покрова не превышает 10%. Доминирующий тип почвы — трансформированные иллювиально-железистые подзолы с хорошим промывным режимом и легким гранулометрическим составом. Окружающая растительность — спелый смешанный елово-сосновый и березово-еловый лес.

Отбор образцов. В марте отмечали участки концентрации лосей. В период стаивания снега (конец апреля-начало мая) проводили поиск точек уринации лосей и их маркировку. Точки уринации легко обнаружить в местах массовой дефекации лосей, либо непосредственно на поверхности снегового покрова, либо на поверхности подстилки сразу после стаивания снега, поскольку на пятнах мочи начинают быстро развиваться плесени и аскомицеты. Нами выбрано 9 независимых наиболее крупных пятен уринации лосей, под которыми в дальнейшем отбирали образцы почв.

Во второй половине мая выполнили отбор образцов в виде прикопок на глубину до 20 см прямо посередине мочевого точки. На расстоянии 1.5–2.0 м от нее выполняли прикопку на фоновом участке (контроль). Выбранная глубина отбора образца определяется тем, что именно этот горизонт на легких песчаных почвах наиболее полно осваивают корни растений под сосновыми сообществами и их производными в подзоне южной тайги

(Орлов, 1991). Эта же глубина почвенных горизонтов вполне достаточна для демонстрации влияния мочи на почву, выполненной на примере домашних животных, так как глубже в почву она редко проникает в большом объеме (Thomas et al., 1988; Haynes, Williams, 1993; Somda et al., 1997).

После отделения слоя подстилки каждую прикопку разделяли на два почвенных слоя (горизонта) — 0–5 см и 5–20 см. Из каждого горизонта был взят образец почвы объемом до 500 г. Всего в мае было выполнено 10 прикопок (5 — на мочевых точках и 5 — на фоновых участках) и проанализировано 20 образцов почвы. В конце сентября провели аналогичный отбор образцов почвы на замаркированных с весны точках уринации лося и на фоновой территории. Всего было выполнено 8 прикопок (4 — на мочевых точках и 4 — на фоне) и проанализировано 16 образцов почвы. Расстояние между разными парами (опыт-контроль) прикопок составляло от 20 до 100 м.

Химический анализ. Методы подготовки и анализ почвенных образцов выполнены в соответствии с принятыми методологическими подходами (Расстворова и др., 1995; Воробьева, 2006). В образцах почвы по действующим ГОСТ определены стандартные почвенные показатели: рН, P_2O_5 (мг/кг), K_2O (мг/кг) и NH_4^+ (мг/кг) — с помощью фотоэлектродколориметра, NO_3^- (мг/кг) — с помощью ионоселективного электрода, органическое вещество (%) — фотометрически, Ca (ммоль/100 г) и Mg (ммоль/100 г) определены атомно-абсорбционным методом.

Результаты химического анализа обработаны в программе Statistica. Для определения статистической значимости различий между химическими компонентами почв с мочой лося и контрольными образцами использован критерий Стьюдента (t-test для независимых групп).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Органическое вещество. В почве между мочевыми точками лося и контролем не обнаружено значимых отличий в концентрации органического вещества (рис.1). На точках уринации весной содержание органического вещества в верхнем горизонте почвы варьирует от 1.7 до 3.6 %, а на фоновых точках — от 1.6 до 3.9%. Однако отмечено естественное, более высокое (в 1.7–1.8 раза) содержание органического вещества в верхнем горизонте почвы по сравнению с нижним. Выявлены сезонные отличия: весной концентрация органического вещества в почве в среднем больше, чем осенью. На мочевых точках в мае средняя концентрация органического вещества в верхнем горизонте составила 2.6%, а в сентябре — 2.4%, на фоновых точках соответственно 2.5 и 2.1%.

рН. Этот показатель почвы наиболее изменчив под воздействием поступившей мочи лося. После просачивания мочи кислотность почвы значительно снижается и рН почвы начинает приближаться к нормальной. В верхнем горизонте почвы повышенный показатель рН наиболее заметен по сравнению с более глубокими горизонтами, где концентрация поступившей мочи невелика. В мае в верхнем горизонте почвы на точках уринации рН варьирует от 5.5 до 6.8, а на фоновой точке (контроль) — от 5.3 до 5.7. Эти различия значимы ($t = 3.29$, $df = 8$, $p = 0.011$). В нижнем горизонте эти показатели варьируют от 5.3–5.7 на мочевых точках до 4.7–5.4 на контроле. В течение вегетационного периода кислотность почвы начинает постепенно повышаться, и к осени рН почвы на мочевых и фоновых точках уже не отличается. В нижнем горизонте рН в некоторых образцах к осени снижается до величины 4.2 (рис.1).

Подвижные фосфаты. На мочевых точках лося в весенний период концентрация фосфатов в среднем немного выше, чем осенью (рис.2), но различия этих показателей из-за малой выборки статистически незначимы. В верхнем горизонте концентрация фосфатов в мае составила от 26 до 204 мг/кг, а в сентябре — от 73 до 129 мг/кг. Разница в концентрации фосфатов между проанализированными почвенными горизонтами незначительна (не более чем в два раза). Осенью уровень фосфатов на мочевых точках не отличался от фона. Максимальное содержание фосфатов в почве, отмеченное на точках уринации осенью, — 120 мг/кг, а в контроле — 153 мг/кг. На фоновой территории не выявлено заметных отличий в концентрации подвижных фосфатов весной и осенью, а также между поверхностными и более глубокими горизонтами почвы.

Азотсодержащие соединения — основной компонент мочи, изменяющий химический состав почвы. Показатели аммония и нитрат-ионов в почве на мочевых точках лося обычно резко контрастируют с их концентрацией на фоновых участках зарастающего поля.

Содержание NO_3^- в верхнем горизонте почвы в весенний период достаточно высокое и сильно варьирует как на мочевых точках (1.3–53.1 мг/кг), так и на фоновой территории (1.9–82.3 мг/кг) (рис. 2). В нижнем горизонте почвы на фоновой территории концентрация нитратов заметно ниже (2.3–9.1 мг/кг). Однако средний показатель концентрации NO_3^- на мочевых точках в мае выше контрольных в нижнем горизонте почвы примерно в 6 раз, а в верхнем горизонте — не более чем 2 раза. На экспериментальном участке почва характеризуется отсутствием мощной подстилки, слабой буферностью, высокой порозностью, что способствует проникновению фракций мочи в более глубокие горизонты. Неравномерность распределения нитратов

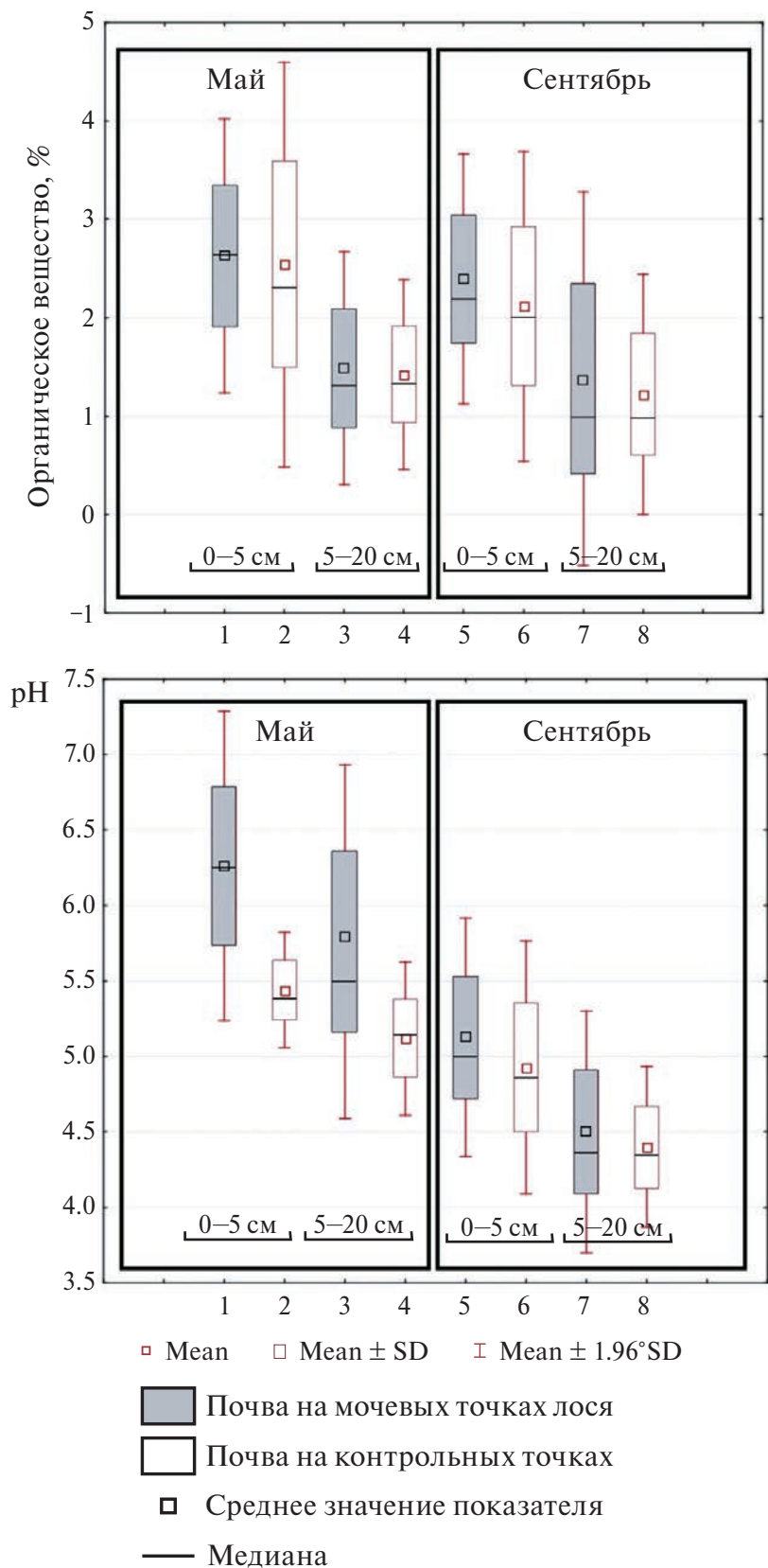


Рис. 1. Содержание органического вещества и рН почвы на мочевых точках лося и на фоновой территории (контроль).

в почвах связана с поступлением их из биологического опада животного и растительного происхождения. В первую очередь накопление повышенных концентраций этих веществ происходит в пониженных участках микрорельефа после стаивания снегового покрова, содержащего жидкие фракции разных органических соединений.

В сентябре на мочевых точках в верхнем горизонте концентрация нитратов, по сравнению с весенними образцами почв, снизилась незначительно — не более чем в 1.3 раза, но в нижнем горизонте уровень нитратов сократился в два раза. По средним показателям концентрации NO_3^- отличия между верхним и нижним горизонтами на точках уринации незначительны и статистически незначимы как в мае, так и в сентябре. Различия по концентрации нитратов в почве на мочевых точках, по сравнению с контролем, наиболее отчетливо проявляются осенью. В этот период содержание нитратов на мочевых точках лося заметно выше, чем в контроле, хотя из-за сильного варьирования NO_3^- различия между этими показателями недостоверны.

Несколько иная картина наблюдается в распределении катионов аммония в структуре почвенного профиля (рис. 2). В весенний период на мочевых точках лося наблюдается очень высокая концентрация аммония, превышающего обычные показатели для экосистемы в 20–30 раз. Уровень аммония на многих проанализированных мочевых точках превышает 180 мг/кг по всему проанализированному профилю почвы. В контроле концентрация аммония низка и в весенний период достигает лишь 44.7 мг/кг в верхнем горизонте почвы. Различия по концентрации аммония в верхнем горизонте почвы на мочевых точках и в контроле статистически значимы ($t = 3.20$, $df = 8$, $p = 0.013$). На точках уринации в течение летнего вегетационного периода происходит практически полная утилизация поступившего в почву аммония, и осенью его концентрация незначительно отличается от таковой, наблюдаемой на фоновой территории. В проанализированных горизонтах почвы на мочевых точках в сентябре концентрация аммония варьирует от 4.0 до 21.1 мг/кг, а на фоновой территории находится в пределах 3.2–17.0 мг/кг.

В целом средние показатели концентрации аммония в обоих горизонтах почвы в мае на точках уринации отличаются от контрольных в 4.5–5.0 раз, а в сентябре — до 1.5 раз. Разница в содержании NH_4^+ между верхним и нижним горизонтами на мочевых точках в мае составила в среднем 20.6 мг/кг, тогда как в контроле эта разница была всего 4.6 мг/кг. В сентябре отличия сглаживаются: на мочевых точках разница по концентрации аммония между почвенными слоями составила 7.8 мг/кг, в контроле — 4.1 мг/кг.

Калий. Содержание подвижного калия в почвах на мочевых точках лося в среднем выше, чем на фоновой территории (рис. 2). Особенно это заметно в весенний период: максимальная концентрация калия в верхнем горизонте почвы достигает на мочевых точках 859 мг/кг, на фоновой территории — 308 мг/кг (различия значимы: $t = 2.40$, $df = 8$, $p = 0.043$). На всех точках отбора образцов концентрация калия в верхнем горизонте почвы выше, чем в нижнем (в мае — в 2.0–2.4 раза, в сентябре — в 1.4–2.1 раза). Однако эти различия между почвенными горизонтами статистически незначимы.

Магний и кальций. Уровень содержания магния и кальция в почвах на мочевых точках лося и на фоновой территории сходен (рис. 3). Концентрация кальция в почве слабо варьирует по сезонам. На мочевых точках по профилю концентрация кальция составляет 2.3–10.4 мг/кг, на фоновой территории — 2.5–10.9 мг/кг. Концентрация магния на мочевых точках варьирует от 0.9 до 1.8 мг/кг, на контроле — от 0.6 до 1.8 мг/кг. В верхнем горизонте почвы содержание кальция выше, чем в нижнем горизонте, но это превышение незначительно (в 1.2–1.4 раза). По уровню магния не выявлено значимых отличий в пределах анализируемого профиля почвы.

Почвы бореальной зоны по структуре, физическим и химическим свойствам имеют высокую мозаичность горизонтального расчленения и выраженную неоднородность по вертикальному профилю (Карпачевский, 1977). Чем больше на территории ландшафтных разностей, сильнее варьирование рельефных образований разного масштаба, выше представленность разнородными растительными сообществами и богатством фауны, тем сильнее проявляются в почвенном покрове мозаичность и неоднородность. Удобрение почвы навозом и мочой животных является частью эндогенного нарушения экосистемы (Бобровский, 2010), что также заметно повышает гетерогенность местообитания.

Моча лося — жидкое вещество зелено-желтого цвета летом и желтого или красновато-желтого зимой (Кнорре Е.П., Кнорре Е.К., 1959). У лося моча имеет нейтральную среду (Вебер и др., 1992), хотя есть указания на то, что она может быть слабощелочной и кислой. Зимой по средним показателям моча лося на европейском северо-востоке имеет рН 6.1 (Кочанов и др., 1981). В нашем исследовании весной максимальный показатель рН в верхнем горизонте почвы под точкой уринации лося составил 6.8, тогда как на фоновой территории он не превышал 5.7. Это говорит о том, что моча лося на экспериментальном полигоне имела более щелочной характер, о чем было известно из литературы (Кочанов и др., 1981). В целом подщелачивание, в том числе и за счет мочевых точек

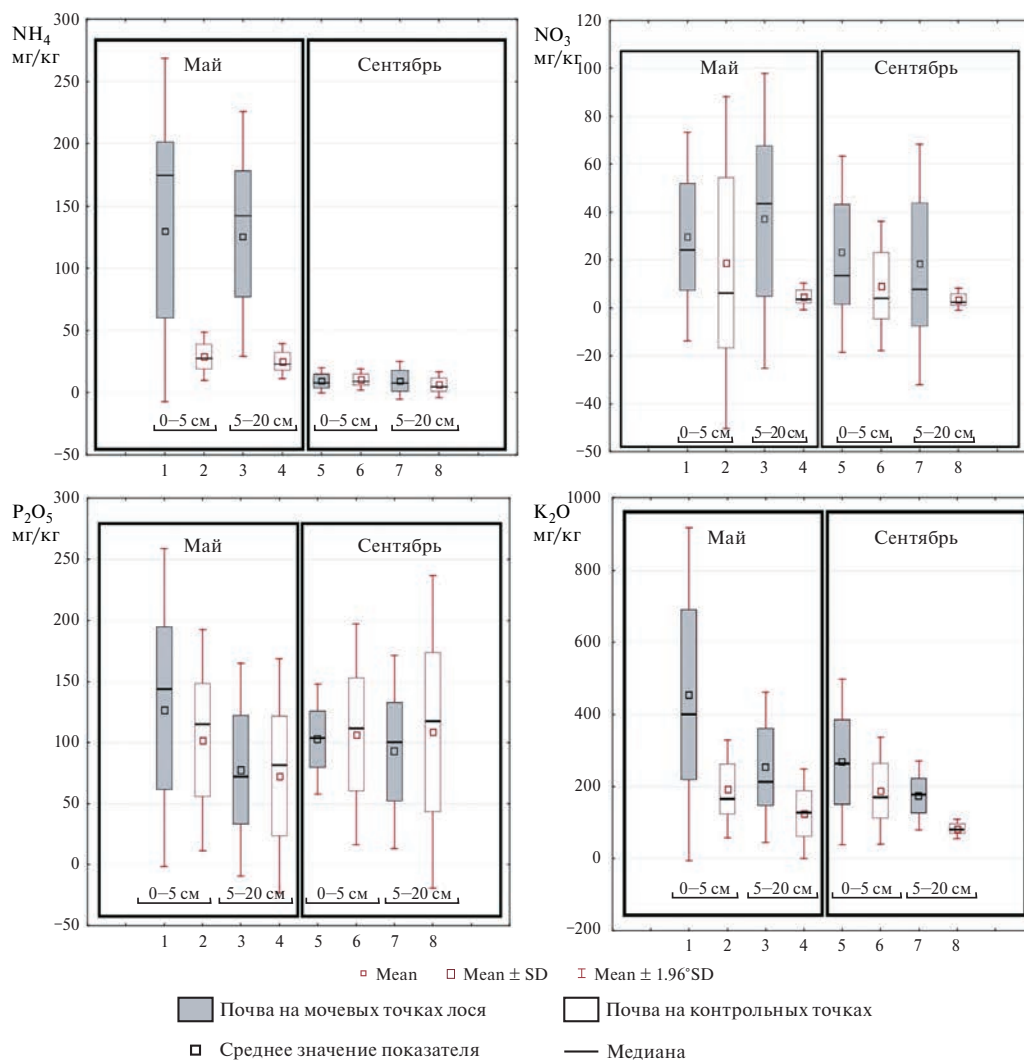


Рис. 2. Содержание азотных соединений, фосфатов и калия в почве на мочевых точках лоса и на фоновой территории (контроль).

животных, уменьшает сорбционные свойства почв, как и промораживание, и способствует дополнительному накоплению, например, азотных соединений (Безносиков, 2001).

Почвы с легким гранулометрическим составом обладают высокой степенью порозности, что предопределяет более легкое проникновение органических соединений в глубокие горизонты, поэтому рН почвы сразу увеличивается после внесения мочи (Bronson et al., 1999) и может сохраняться достаточно долго даже при частых осадках (Somda et al., 1997). Тем не менее после попадания мочи самое высокое варьирование и резкое изменение показателя рН наблюдается в самом поверхностном слое почвы (Thomas et al., 1988). В весенних образцах почвы под мочевыми точками лоса повышенный уровень рН наблюдался даже в нижнем горизонте. Здесь максимальный показатель рН =

6.5. К осени происходит постепенное восстановление уровня кислотности почвы под зимними мочевыми точками лоса до уровня, соответствующего фоновому состоянию, что связано с функционированием процессов гумификации, выделениями растений и с жизнедеятельностью ряда таксономических групп грибов, которые ответственны за выработку органических кислот (Шамрикова, 2013).

Круговорот азота в экосистемах нашей планеты является вторым по значимости после углерода и хорошо количественно описан (McNeill, Unkovich, 2007; Follett, 2008; Dolman, 2019). Азот – один из наиболее лимитированных химических элементов в почве, определяющий во многом степень продуктивности таежных лесов (Попова, 1983). Дефицит азота в дерново-подзолистых почвах этих лесов является следствием недостатка тепла, избытка влаги, короткого вегетативного сезона,

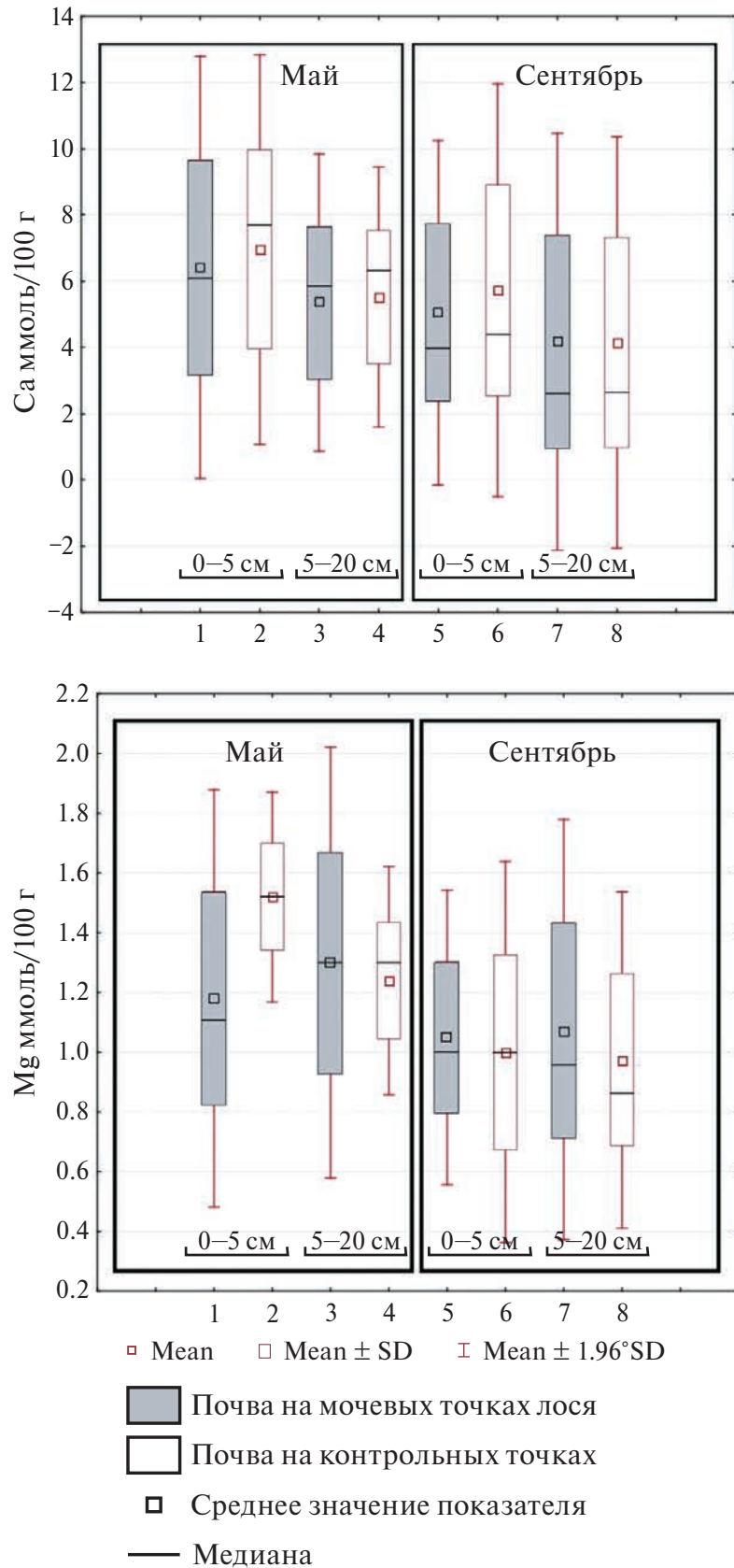


Рис. 3. Содержание магния и кальция в почве на мочевых точках лося и на фоновой территории (контроль).

незначительной микробиологической активности, замедления процессов разложения и синтеза органического вещества (Безносиков, 2001). Кроме того, наблюдаются потери почвенного азота в результате выноса растительного материала из экосистемы при рубках леса и в результате пожаров (Меняйло и др., 2018), за счет выноса в результате жизнедеятельности растений, вымывания и денитрификации (Безносиков, 2001). С другой стороны, при локальном избытке азота может наблюдаться токсический эффект, направленный на флору и почвенные микроорганизмы, но на мочевых точках лося это не выявлено. Поверхностный слой подстилки под мочевыми точками лося служит хорошей питательной средой для развития аскомицетов, бурное плодоношение которых наблюдается на мочевых точках этого копытного в весенний период. При разложении растительной органики большое количество азота закрепляется именно в мицелии грибов (Заварзин, 2004).

В целом моча диких копытных, как и экскременты, может быть одним из главных потоков поступления азота в экосистему (Hobbs, 1996; Frank et al., 2004; Guernsey et al., 2015). При этом азот мочи представлен в форме, легкодоступной для растений и разных представителей почвенной микрофлоры, в которых азот активно иммобилизируется (Hobbs, 1996). В зимний период аммиачный азот в моче лося преобладает — аммоний составляет около 60% катионного состава мочи (Вебер и др., 1992), что связано с древесно-кустарниковой диетой этого копытного. Именно поэтому концентрация катионов аммония в весенних почвах под мочевыми точками лося имеет крайне высокие показатели (рис. 2). Высокие концентрации NH_4^+ после попадания мочи в почву — это обычное явление, но часть этих катионов связывается с органическими коллоидными частицами почвы и даже с глинами (Haynes, Williams, 1993). Повышенное содержание аммония в почве мочевых точек лося весной было значительно выше, чем осенью. В начале осени концентрация катионов аммония в почвах под зимними мочевыми точками лося снижается до фонового уровня (рис. 2). Сходное явление отмечено и в других исследованиях. Например, концентрация аммония в почве после внесения туда мочи овец приближается к фоновым показателям в течение 1–3 месяцев в зависимости от сезона поступления мочи (Marsden et al., 2018). В поверхностном горизонте аммония больше, чем в нижележащих почвенных горизонтах, и в течение первого месяца наблюдается резкое снижение концентрации аммония в почве после поступления мочи (Thomas et al., 1988). Падение концентрации почвенного аммония к концу активного вегетационного периода объясняется достаточно быстрой его конвертацией до оксидов азота прокариотами и археями (Dolman, 2019).

Потери азота в почве под мочевой точкой копытного вызывают разные причины: улетучивание аммиака (потери NH_3 до 15–25%) и эмиссия закиси азота (N_2O), потери нитратов при растворении осадками, потери при иммобилизации почвенными микроорганизмами и грибами и через функционирование самой пастбищной экосистемы — абсорбция азотсодержащих соединений растениями. Причем, чем выше содержание азотных веществ в почве, тем выше темп их улетучивания (Haynes, Williams, 1993; McNeill, Unkovich, 2007; Selbie et al., 2015; Marsden et al., 2020).

Итак, в составе зимней мочи лося превалирует аммоний. Даже та часть мочи, которая представляет другую форму азота, может гидролизироваться в почве до аммония особенно, если сохраняется нейтральность pH и высокая температура (Somda et al., 1997; Bronson et al., 1999), что в свою очередь создаст повышенную концентрацию аммония в верхнем горизонте почвы. Впоследствии этот аммоний в течение нескольких недель трансформируется в нитраты (Thomas et al., 1988; Hobbs, 1996). Слишком высокая концентрация аммония приводит к дополнительной потере азота — выбросу закиси азота из пятен мочи, особенно заметной на хорошо аэрируемых почвах (Carter, 2007). Но очень высокая концентрация NH_4^+ и высокая pH могут ингибировать процесс нитрификации (Haynes, Williams, 1993).

В нашем исследовании концентрация NO_3^- в почве ниже, чем NH_4^+ . Низкий уровень pH, прохладная и влажная погода снижают скорость нитрификации (Thomas et al., 1988). Вероятно, слишком сухие условия также сильно замедляют конвертацию азота в форму NO_3^- , хотя в оптимальных теплых условиях NO_3^- — главная форма азота в почве на месте мочевых точек у домашних копытных (Haynes, Williams, 1993).

Заметное варьирование концентраций азота в почве после попадания мочи в проанализированных образцах легко объяснить тем, что в организме самих травоядных концентрация азота, выводимого с мочой, сильно изменчива у разных видов и отдельных особей, что напрямую связано с концентраций азотистых веществ в потребленном ими корме (Haynes, Williams, 1993; Hobbs, 1996; Dijkstra et al., 2013; Marsden et al., 2020). В корме лося зимой меньше протеина, и, следовательно, меньше азота выделяется с мочой в природу. Причем объемы выделяемых лосями мочевых органических соединений зависят от индивидуальной массы животного (Иванова, Вебер, 1977), поэтому отдельные мочевые точки очень разнородны по поступившей концентрации биологических компонентов. Зимой за сутки лось выделяет 0.56 г аммонийного азота (Вебер и др., 1992), а за весь период зимы — около 100 г. Концентрация же общего азота в моче лося на порядок выше (Иванова, Вебер, 1977). В среднем с одной зимней мочевой точки лося в почву поступает примерно 3.3 г азота (Иванова, Вебер,

1977), а за сутки один лось выделяет в среднем 23 г общего азота, за зиму (180 дней) – 4.16 кг. Для более крупного американского лоса указывают гораздо большие расчетные объемы выделения азота с мочой в экосистему (в сутки около 79 г азота, включающего 1.9 мг NH_4^+ и 1.2 мг NO_3^-). Таким образом, за зиму (около 200 дней) от одной особи лоса поступит в экосистему до 110 кг азота, в том числе до 2.6 г NH_4^+ и 1.7 г NO_3^- (Christenson et al., 2010).

Весь этот объем легкодоступного мочевого азота, поступающего в почву, полностью поглощается ее микробиомом и растениями в течение летнего вегетационного сезона. Напротив, в экскрементах лоса азот связан с органическим материалом и попадает в почву только после постепенного разложения этой органики (Иванова, Вебер, 1977). Тем не менее, считается, что зимой лось с экскрементами возвращает в природу до 90% азота, поступившего с кормом (Иванова, Вебер, 1977). Таким образом, нашими исследованиями подтверждается, что присутствие лоса может способствовать накоплению азота в почве лесной экосистемы (Molvar et al., 1993).

Другим компонентом, который поступает с мочой и в течение вегетационного периода подвергается деградации, является калий. Концентрация калия в почве примерно в два раза выше на мочевых точках, чем на фоне. Калий играет важную роль в метаболизме азота у лосей. Так выведение азота из организма лоса снижается, если происходит замена аммония катионом калия (Кочанов и др., 1981). Калий составляет примерно половину катионов мочи лоса в летний период, но зимой его концентрация заметно меньше. При этом калия больше в моче молодых особей (Вебер и др., 1992). Зимой лось потребляет калия с кормом в 5 раз меньше, чем летом, поэтому в среднем с одной зимней мочевой точки в почву поступает всего около 0.1 г калия. Остальная подавляющая часть калия выводится с экскрементами, поскольку калий зимой лосем практически не усваивается (Иванова, Вебер, 1977; Кочанов и др., 1981). Калий из мочи травоядных имеет большое значение и активно поглощается растениями, так как является для них важным электролитом, но при высокой дозе поступления в экосистему калий может подавлять развитие почвенной фауны (Kaspari, Welti, 2023).

Фосфаты в зимний период практически отсутствуют в моче лоса, так как они крайне плохо усваиваются им зимой из корма (Кочанов и др., 1981; Вебер и др., 1992). Поэтому выраженных отличий в почве под мочевыми точками лоса и на фоновой территории по этим веществам не наблюдается. По кальцию и магнию в разных почвенных образцах не было найдено отличий. В моче лосей кальций и магний присутствуют, причем в зимний период кальция в 3 раза больше, чем магния (Вебер и др., 1992). Однако в среднем с одной зимней мочевой

точки лоса в почву поступает всего 0.7 г кальция и 0.15 г магния (Иванова, Вебер, 1977). Основная же часть магния выводится через помет (Кочанов и др., 1981). Концентрация магния в снегу на месте зимней мочевой точки лоса на зарастающих полях невелика – в среднем 15 мг/кг (Scopin, Rukavishnikova, 2007). Поэтому эти макроэлементы быстро включаются в биогеохимический цикл, участвующий в нейтрализации почв (Шамрикова, 2013). Кальций и магний быстрее других элементов выносятся из цикла, связываясь с неорганическими агрегатами почвы (Заварзин, 2004).

Моча лоса может значительно изменять химический состав почв по некоторым показателям. Пространственное варьирование pH в верхних горизонтах подзолистых почв не превышает 10% (Шамрикова, 2013). Однако после попадания на поверхность мочи лоса происходит резкое изменение ряда химических показателей почвы в сторону их повышения. Особенно это заметно в весенний период в верхнем горизонте: pH выше на 15% и концентрация аммония – на 350% от среднего показателя на контроле. Влияние мочи лоса настолько значительно, что позволяет рассматривать деятельность крупных фитофагов в качестве важного фактора при формировании мозаичности химической структуры почвенного профиля. Именно повышенные локальные концентрации химических веществ (азотные соединения и калий) на мочевых точках лоса создают аномальное химическое поле почвы, которое может быть причиной формирования мозаичного пятна в структуре растительного покрова и отразится в распределении почвенной фауны. Однако срок жизни этого аномального химического пятна, вызванного поступлением мочи от дикого копытного, недолог. Деградация мочи происходит на порядок быстрее, чем скорость разложения экскрементов лоса (Гусев, 1984, 1989; Пилипко, 2005; Guernsey et al., 2015). Микроместообитание, созданное за счет удобрения почвы крупным фитофагом, имеет короткий жизненный цикл (Бобровский, 2010). В течение летнего вегетационного периода большинство химических компонентов метаболизируется к осени микробиомом почвы и растительностью.

Быстрая минерализация мочи и экскрементов травоядных в пастбищной экосистеме интенсифицирует циклы элементов, особенно азота (Базилевич, Титлянова, 2008). Поэтому при высокой плотности лосей на локальных территориях количество таких химически отличных от фоновой территории пятен, создающих своеобразные микроботопы, резко возрастает, и они уже могут оказывать существенное влияние на макроэкосистему (Molvar et al., 1993; Christenson et al., 2010). В зимний период за один день один лось выделяет примерно около 3.5 литров мочи, покрывая около 2 м² поверхности почвы этими выделениями. В зоне средней и южной тайги срок зимнего периода составляет примерно 6

месяцев. За этот период одним лосем будет выделено в среднем 630 литров мочи, которая будет распределена на поверхности, затрагивающей 378 м² лесной экосистемы. Средняя плотность лосей на европейском северо-востоке составляет 2.5 особи / 1000 га. При такой плотности в течение зимы лоси выделяют в среднем 157.5 литров мочи/км². При максимальных показателях плотности лосей – 50 особей/1000 га, нередко регистрируемых в местах их массовых зимних стойбищ на Европейском Севере (Язан, 1972), в зимний период в такую таежную экосистему поступит около 3150 литров мочи/км², а в течение года – 21400 литров мочи/км². В целом в России обитает популяция, насчитывающая около 900 тысяч лосей (Колесников и др., 2021), которые ежегодно будут выделять 3.85 Мт мочи на площади около 700 км². Эти цифры показывают значительный масштаб воздействия только жидких зоогенных выделений и только одного дикого крупного фитофага – лося на экосистему таежного леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Средообразующая деятельность лося является одним из необходимых элементов, поддерживающих устойчивость биогеоценологического покрова южно-таежных экосистем. Естественное внесение этим копытным на зарастающие поля продуктов своей жизнедеятельности поддерживает биогеохимические циклы в экосистеме, значительно повышая ее гетерогенность. Поступление азотных соединений и калия из зимней мочи лося способствует формированию высокопродуктивных пастбищ для этих дендрофагов и, вероятно, ускоряет процесс лесовосстановления в силу большей доступности питательных веществ в почве.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
- Безносиков В.А.* Баланс и превращения азота удобрений // Структурно-функциональная организация почв и почвенного покрова европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 2001. С. 163–178.
- Бобровский М.В.* Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
- Вебер А.Э., Симаков А.Ф., Чувьорова Н.И., Чалышев А.В., Бадло Л.П., Кочан Т.И., Мочалов Н.И.* Физиология питания и обмен веществ лося. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 123 с.
- Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Л.А. Воробьевой. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
- Гусев А.А.* Роль копытных в деструкционных процессах в лесостепи // Эколого-фаунистические исследования Центральной лесостепи европейской части СССР. М.: ЦНИЛ Главохоты, 1984. С. 130–139.
- Гусев А.А.* Животные на заповедных территориях. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1989. 207 с.
- Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2004. 348 с.
- Иванова Г.М., Вебер А.Э.* Северный олень и лось в биогеоценозе тайги Европейского Севера // Зоологический журнал. 1977. Т. 56. № 9. С. 1389–1396.
- Карпачевский Л.О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: МГУ, 1977. 312 с.
- Кнорре Е.П., Кнорре Е.К.* Материалы по изучению некоторых физиологических особенностей лося // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 7. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1959. С. 133–167.
- Козловский А.А.* Охрана леса от повреждений лосями. М.: ВНИИЛМ, 1960. 64 с.
- Колесников В.В., Дворников М.Г., Зарубин Б.Е., Козлова А.В., Пиминов В.Н., Панарин А.О., Панкратов А.П., Синецких А.А., Скуматов Д.В., Соловьев В.А., Стрельников Д.П., Утробина В.В., Шевнина М.С., Экономов А.В.* Принципы развития ресурсов основных видов охотничье-промысловых животных и возможности прогнозирования и своевременного реагирования на тенденции динамики их численности как фундаментальная основа рационального управления популяциями. Киров: ФГБНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова, 2021. 120 с.
- Кочанов Н.Е., Иванова Г.М., Вебер А.Э., Симаков А.Ф.* Обмен веществ у диких жвачных животных (северные олени и лоси). Л.: Наука, 1981. 192 с.
- Меняйло О.В., Матвиенко А.И., Макаров М.И., Ченг Ш.-К.* Роль азота в регуляции цикла углерода в лесных экосистемах // Лесоведение. 2018. № 2. С. 143–159.
- Орлов А.А.* Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. М.: Наука, 1991. 102 с.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В.* Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
- Пахомов А.Е.* Биогеоценологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. Книга 2. Днепропетровск: ДГУ, 1998. 216 с.
- Пилипко Е.Н.* Содержание нитратного азота в почве при разложении экскреций *Alces alces* (Mammalia) в лабораторном эксперименте // Вісник Дніпропетровського Університету. Серія Біологія, Екологія. 2005. Вип. 13. Т. 2. № 3/2. С. 143–147.
- Попова Э.П.* Азот в лесных почвах. Новосибирск: Наука, 1983. 137 с.
- Растворова О.Г., Андреев Д.П., Гагарина Э.И., Касаткина Г.А., Федорова Н.Н.* Химический анализ почв. СПб.: СПбГУ, 1995. 262 с.
- Смирнов К.А.* Роль лося в биоценозах южной тайги. М.: Наука, 1987. 111 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В.* Концепция иерархического континуума как основа для

анализа сукцессионных процессов и разработки методов сохранения биоразнообразия // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: РБО, 1999. С. 14–26.

Смирнова О.В., Гераскина А.П., Алейников А.А. Концепция комплементарности как основа модельных и натуральных реконструкций потенциальной биоты в условиях современного климата // Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. С. 10–24.

Тимофеева Е.К. Лось: экология, распространение и хозяйственное значение. Л.: ЛГУ, 1974. 168 с.

Шамрикова Е.В. Кислотность почв таежной и тундровой зон Европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 2013. 157 с.

Язан Ю.П. Охотничьи звери печорской тайги. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1972. 382 с.

Bronson K.F., Sparling G.P., Fillery I.R.P. Short-term N dynamics following application of 15 N-labeled urine to a sandy soil in summer // Soil Biology and Biochemistry. 1999. V.31. № 7. P.1049–1057.

Butler L., Kielland K. Acceleration of vegetation turnover and element cycling by mammalian herbivory in riparian ecosystems // Journal of Ecology. 2008. V. 96. № 1. P. 136–144.

Carter M.S. Contribution of nitrification and denitrification to N₂O emissions from urine patches // Soil Biology and Biochemistry. 2007. V. 39. № 8. P. 2091–2102.

Christenson L.M., Mitchell M.J., Groffman P.M., Lovett G.M. Winter climate change implications for decomposition in northeastern forests: comparisons of sugar maple litter with herbivore fecal inputs // Global Change Biology. 2010. V. 16. № 9. P. 2589–2601.

Day T.A., Detling J.K. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition // Ecology. 1990. V. 71. № 1. P. 180–188.

Dijkstra J., Oenema O., van Groenigen J.W., Spek J.W., van Vuuren A.M., Bannink A. Diet effects on urine composition of cattle and N₂O emissions // Animal. 2013. V. 7. № 2. P. 292–302.

Dolman H. Biogeochemical Cycles and Climate. Oxford: Oxford University Press, 2019. 251 p.

Ellis N.M., Leroux Sh.J. Moose directly slow plant regeneration but have limited indirect effects on soil stoichiometry and litter decomposition rates in disturbed maritime boreal forests // Functional Ecology. 2017. V. 31. P. 790–801.

Follett R.F. Transformation and transport processes of nitrogen in agricultural systems // Nitrogen in the Environment: Sources, Problems, and Management. New York: Elsevier Inc, 2008. P. 19–50.

Frank D.A., Evans R.D., Tracy B.F. The role of ammonia volatilization in controlling the natural ¹⁵N abundance of a grazed grassland // Biogeochemistry. 2004. V. 68. P. 169–178.

Guernsey N.C., Lohse K.A., Bowyer R.T. Rates of decomposition and nutrient release of herbivore inputs are driven by habitat microsite characteristics // Ecological Research. 2015. V. 30. P. 951–961.

Haynes R.J., Williams P.H. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem // Advances in Agronomy. 1993. V. 49. P. 119–199.

Hobbs N.Th. Modification of ecosystems by ungulates // The Journal of Wildlife Management. 1996. V. 60. № 4. P. 695–713.

Kaspari M., Welti E.A.R. Electrolytes on the prairie: how urine-like additions of Na and K shape the dynamics of a grassland food web // Ecology. 2023. V. 104. № 1: e3856.

Kielland K., Bryant J.P. Moose herbivory in taiga: Effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession // Oikos. 1998. V. 82. P. 377 – 383.

Kolstad A.L., Austrheim G., Solberg E.J., Venete A.M.A., Woodin S.J., Speed J.D.M. Cervid exclusion alters boreal forest properties with little cascading impacts on soils // Ecosystems. 2018. V. 21. № 5. P. 1027–1041.

Kolstad A.L., Austrheim G., Graaf B.J., Solberg E.J., Strimbeck G.R., Speed J.D.M. Moose effects on soil temperatures, tree canopies, and understory vegetation: a path analysis // Ecosphere. 2019. V. 10. № 12: e02966.

Leroux Sh.J., Wiersma Y.F., Vander Wal E. Herbivore impacts on carbon cycling in boreal forests // Trends in Ecology and Evolution. 2020. V. 35. № 11. P.1001–1010.

Marsden K.A., Holmberg J.A., Jones D.L., Chadwick D.R. Sheep urine patch N₂O emissions are lower from extensively-managed than intensively-managed grasslands // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2018. V. 265. P. 264–274.

Marsden K.A., Lush L., Holmberg J.A., Whelan M.J., King A.J., Wilson R.P., Charteris A.F., Cardenas L.M., Jones D.L., Chadwick D.R. Sheep urination frequency, volume, N excretion and chemical composition: Implications for subsequent agricultural N losses // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2020. V. 302: 107073. 10 p.

McNeill A., Unkovich M. The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems // Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. P. 37–64.

Molvar E.M., Bowyer R.T., Van Ballenberghe V. Moose herbivory, browse quality and nutrient cycling in an Alaskan treeline community // Oecologia. 1993. V. 94. № 4. P. 472–479.

Pastor J. What Should a Clever Moose Eat? Natural History, Ecology, and the North Woods. Washington et al.: Island Press, 2016. 298 p.

Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., McInnes P.F., Cohen Y. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park // Ecology. 1993. V. 74. № 2. P. 467–480.

Pastor J., Dewey B., Moen R., Mladenoff D.J., White M., Cohen Y. Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale, Michigan, USA // Ecological Applications. 1998. V. 8. № 2. P. 411–424.

Persson I.-L., Pastor J., Danell K., Bergström R. Impact of moose population density on the production and composition of litter in boreal forests // Oikos. 2005. V. 108. № 2. P. 297–306.

Scopin A.E., Rukavishnikova T.L. Trace elements content in moose (*Alces alces* L.) urine in winter // Biodiversity

and Role of Animals in Ecosystems. Dnipropetrovsk: DNU, 2007. P. 503–504.

Selbie D.R., Buckthought L.E., Shepherd M.A. The challenge of the urine patch for managing nitrogen in grazed pasture systems // *Advances in Agronomy*. 2015. V. 29. P. 229–292.

Somda Z.C., Powell J.M., Bationo A. Soil pH and nitrogen changes following cattle and sheep urine deposition //

Communications in Soil Science and Plant Analysis. 1997. V. 28. № 15–16. P. 1253–1268.

Thomas R.J., Logan K.A.B., Ironside A.D., Bolton G.R. Transformations and fate of sheep urine-N applied to an upland U.K. pasture at different times during the growing season // *Plants and Soil*. 1988. V. 107. P. 173–181.

The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems / Ed. H. Remmert. Berlin et al.: Springer-Verlag, 1991. 168 p.

Effect of Moose Urine on the Chemical Profile of Soils in a Taiga Ecosystem

A. E. Scopin^{1,*}, S. V. Lipatnikova¹

¹B. M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Preobrazhenskaya st. 79, Kirov, 610000 Russia

*E-mail: scopin@bk.ru

The assessment of animals' participation in the cycles of biogenic compounds allows to determine the key importance of species in the functioning of ecosystems and the strength of ecological connections within the biome. Such studies are especially relevant in the vast zone of boreal forests with diverse herbivore communities. The direct impact of wild ungulates on the chemical composition of a soil occurs primarily through feces and urine. The purpose of our study is to assess changes in the chemical composition of the soil under the influence of urine of the largest taiga herbivore – moose (*Alces alces*) in the north-east of the European part of Russia. During the period of snow melting, winter moose urine spots were marked on an overgrown field with a mosaic of tree-shrub vegetation. Soil samples were taken in two horizons (0–5 cm and 5–20 cm) under the points of moose urination and in the control. Standard soil indicators were analyzed: pH, organic matter content, NH_4^+ , NO_3^- , P_2O_5 , K_2O , Ca, Mg. The decrease in acidity, high concentration of potassium oxide and some nitrogen-containing compounds were noted in the spring soil samples taken under the winter urinary patches. In particular, the concentration of ammonium in the soil under the influence of moose urine is 350% higher than the control soil location. Maximum changes in the chemical profile from the presence of urine was found in the uppermost soil horizon. The local concentrations of chemicals on the urinary patch create an anomalous soil chemical spot. By autumn, according to many indicators, the concentrations of urinary substances in the affected soil decrease to the background level, that is, rapid degradation and transformation of urine components occur in the soil during one warm growing season. No significant differences in the concentration of organic matter, calcium and magnesium in the soil were found between the soil samples from moose urinary patches and the control. It is calculated that all population groups of moose in Russia annually excrete 3.85 Mt of urine over a total area of about 700 km². The moose excretions increase the heterogeneity of the soil profile and contribute to the intensification of biogeochemical cycles.

Keywords: Alces alces, urine, soil, chemical composition, taiga ecosystem.

REFERENCES

Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemakh* (Biotic turnover on five continents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008, 381 p.

Beznosikov V.A., Balans i prevrashcheniya azota udobrenii (Balance and transformation of nitrogen fertilizers), In: *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya pochv i pochvennogo pokrova evropeiskogo Severo-Vostoka*

(Structural and functional organization of soils and soil cover of the European North-East), Saint Petersburg, 2001, pp. 163–178

Bobrovskii M.V., *Lesnye pochvy Evropeiskoi Rossii. Bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya* (Forest soil in European Russia: biotic and anthropogenic factors in pedogenesis), Moscow: KMK, 2010, 359 p.

Bronson K.F., Sparling G.P., Fillery I.R.P., Short-term N dynamics following application of 15 N-labeled urine to a sandy soil in summer, *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, Vol. 31, No. 7, pp. 1049–1057.

- Butler L., Kielland K., Acceleration of vegetation turnover and element cycling by mammalian herbivory in riparian ecosystems, *Journal of Ecology*, 2008, Vol. 96, No. 1, pp. 136–144.
- Carter M.S., Contribution of nitrification and denitrification to N₂O emissions from urine patches, *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, Vol. 39, No. 8, pp. 2091–2102.
- Christenson L.M., Mitchell M.J., Groffman P.M., Lovett G.M., Winter climate change implications for decomposition in northeastern forests: comparisons of sugar maple litter with herbivore fecal inputs, *Global Change Biology*, 2010, Vol. 16, No. 9, pp. 2589–2601.
- Day T.A., Detling J.K., Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition, *Ecology*, 1990, Vol. 71, No. 1, pp. 180–188.
- Dijkstra J., Oenema O., van Groenigen J.W., Spek J.W., van Vuuren A.M., Bannink A., Diet effects on urine composition of cattle and N₂O emissions, *Animal*, 2013, Vol. 7, No. 2, pp. 292–302.
- Dolman H., *Biogeochemical Cycles and Climate*, Oxford: Oxford University Press, 2019, 251 p.
- Ellis N.M., Leroux Sh.J., Moose directly slow plant regeneration but have limited indirect effects on soil stoichiometry and litter decomposition rates in disturbed maritime boreal forests, *Functional Ecology*, 2017, Vol. 31, pp. 790–801.
- Follett R.F., Transformation and transport processes of nitrogen in agricultural systems, In: *Nitrogen in the Environment: Sources, Problems, and Management*, New York: Elsevier Inc, 2008, pp. 19–50.
- Frank D.A., Evans R.D., Tracy B.F., The role of ammonia volatilization in controlling the natural ¹⁵N abundance of a grazed grassland, *Biogeochemistry*, 2004, Vol. 68, pp. 169–178.
- Guernsey N.C., Lohse K.A., Bowyer R.T., Rates of decomposition and nutrient release of herbivore inputs are driven by habitat microsite characteristics, *Ecological Research*, 2015, Vol. 30, pp. 951–961.
- Gusev A.A., Rol' kopytnykh v destruktivnykh protsessakh v lesostepi (The role of ungulates in destructive processes in the forest-steppe), In: *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya Tsentral'noi lesostepi evropeiskoi chasti SSSR* (Ecological and faunistic studies of the Central forest-steppe of the European part of the USSR), Moscow: TsNIL Glavokhoty, 1984, pp. 130–139.
- Gusev A.A., *Zhivotnye na zapovednykh territoriyakh* (Animals in protected areas), Voronezh: Tsentral'no-Chernozemnoe kn. izd-vo, 1989, 207 p.
- Haynes R.J., Williams P.H., Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem, *Advances in Agronomy*, 1993, Vol. 49, pp. 119–199.
- Hobbs N.Th., Modification of ecosystems by ungulates, *The Journal of Wildlife Management*, 1996, Vol. 60, No. 4, pp. 695–713.
- Ivanova G.M., Veber A.E., Severnyi olen' i los' v biogeotsenoze taigi Evropeiskogo Severa (Reindeer and elk in the taiga biogeocenosis of the European North), *Zoologicheskii zhurnal.*, 1977, Vol. 56, No. 9, pp. 1389–1396.
- Karpachevskii L.O., *Pestota pochvennogo pokrova v lesnom biogeotsenoze* (Diversity of soil cover in forest biogeocenosis), Moscow: Izd-vo MGU, 1977, 312 p.
- Kaspari M., Welti E.A.R., Electrolytes on the prairie: how urine-like additions of Na and K shape the dynamics of a grassland food web, *Ecology*, 2023, Vol. 104, No. 1: e3856.
- Kielland K., Bryant J.P., Moose herbivory in taiga: Effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession, *Oikos*, 1998, Vol. 82, pp. 377–383.
- Knorre E.P., Knorre E.K., Materialy po izucheniyu nekotorykh fiziologicheskikh osobennosti losya (Materials on the study of some physiological characteristics of the moose), In: *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika* (Proceeding of Pechora-Ilych Nature Reserve), Syktyvkar: Komi kn. izd-vo, 1959, Issue 7, pp. 133–167.
- Kochanov N.E., Ivanova G.M., Veber A.E., Simakov A.F., *Obmen veshchestv u dikikh zhvachnykh zhivotnykh (severnye oleni i losi)* (Metabolism in wild ruminants (reindeer and elk)), Leningrad: Nauka, 1981, 192 p.
- Kolesnikov V.V., Dvornikov M.G., Zarubin B.E., Kozlova A.V., Piminov V.N., Panarin A.O., Pankratov A.P., Sinitsyn A.A., Skumatov D.V., Solov'ev V.A., Strel'nikov D.P., Utrobina V.V., Shevnina M.S., Ekonomov A.V., *Printsipy razvitiya resursov osnovnykh vidov okhotnich'epromyslovykh zhivotnykh i vozmozhnosti prognozirovaniya i svoevremennogo reagirovaniya na tendentsii dinamiki ikh chislennosti kak fundamental'naya osnova ratsional'nogo upravleniya populyatsiyami* (Principles of development of resources of the main species of game animals and the possibilities of forecasting and timely response to trends in the dynamics of their numbers as a fundamental basis for rational management of populations), Kirov: FGBNU VNIIOZ im. prof. B.M. Zhitkova, 2021, 120 p.
- Kolstad A.L., Austrheim G., Graaf B.J., Solberg E.J., Strimbeck G.R., Speed J.D.M., Moose effects on soil temperatures, tree canopies, and understory vegetation: a path analysis, *Ecosphere*, 2019, Vol. 10, No. 12: e02966.
- Kolstad A.L., Austrheim G., Solberg E.J., Venete A.M.A., Woodin S.J., Speed J.D.M., Cervid exclusion alters boreal forest properties with little cascading impacts on soils, *Ecosystems*, 2018, Vol. 21, No. 5, pp. 1027–1041.
- Kozlovskii A.A., *Okhrana lesa ot povrezhdenii losyami* (Protecting forests from damage by moose), Moscow: VNIILM, 1960, 64 p.
- Leroux Sh.J., Wiersma Y.F., Vander Wal E., Herbivore impacts on carbon cycling in boreal forests, *Trends in Ecology and Evolution*, 2020, Vol. 35, No. 11, pp. 1001–1010.
- Marsden K.A., Holmberg J.A., Jones D.L., Chadwick D.R., Sheep urine patch N₂O emissions are lower from extensively-managed than intensively-managed grasslands, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2018, Vol. 265, pp. 264–274.
- Marsden K.A., Lush L., Holmberg J.A., Whelan M.J., King A.J., Wilson R.P., Charteris A.F., Cardenas L.M., Jones D.L., Chadwick D.R., Sheep urination frequency, volume, N excretion and chemical composition: Implications for subsequent agricultural N losses,

- Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2020, Vol. 302: 107073, 10 p.
- McNeill A., Unkovich M., The nitrogen cycle in terrestrial ecosystems, In: *Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems*, Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2007, pp. 37–64.
- Menyailo O.V., Matvienko A.I., Makarov M.I., Cheng S.-K., Rol' azota v regulyatsii tsikla ugleroda v lesnykh ekosistemakh (Nitrogen effects on the carbon cycle in forest ecosystems: a review), *Lesovedenie*, 2018, No. 2, pp. 143–159.
- Molvar E.M., Bowyer R.T., Van Ballenberghe V., Moose herbivory, browse quality and nutrient cycling in an Alaskan treeline community, *Oecologia*, 1993, Vol. 94, No. 4, pp. 472–479.
- Orlov A.Y., *Pochvenno-ekologicheskie osnovy lesovodstva v yuzhnoi taige* (Soil and environmental basis for silviculture in boreal domain), Moscow: Nauka, 1991, 102 p.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V., Mozaichnost' lesnykh biogeotsenozov i plodorodie pochv (Forest ecosystem mosaics and soil fertility), *Lesovedenie*, 2011, No. 6, pp. 39–48.
- Pakhomov A.E., *Biogeotsenoticheskaya rol' mlekopitayushchikh v pochvoobrazovatel'nykh protsessakh stepnykh lesov Ukrainy* (Biogeocenotic role of mammals in soil-forming processes of steppe forests of Ukraine), Dnepropetrovsk: DGU, 1998, Book 2, 216 p.
- Pastor J., Dewey B., Moen R., Mladenoff D.J., White M., Cohen Y., Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale, Michigan, USA, *Ecological Applications*, 1998, Vol. 8, No. 2, pp. 411–424.
- Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., McInnes P.F., Cohen Y., Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park, *Ecology*, 1993, Vol. 74, No. 2, pp. 467–480.
- Pastor J., *What Should a Clever Moose Eat? Natural History, Ecology, and the North Woods*, Washington D.C.: Island Press, 2016, 298 p.
- Persson I.-L., Pastor J., Danell K., Bergström R., Impact of moose population density on the production and composition of litter in boreal forests, *Oikos*, 2005, Vol. 108, No. 2, pp. 297–306.
- Pilipko E.N., Soderzhanie nitratnogo azota v pochve pri razlozhenii ekskretsii *Alces alces* (Mammalia) v laboratornom eksperimente (Nitrate nitrogen content in soil during decomposition of *Alces alces* (Mammalia) excrements in a laboratory experiment), *Visnik Dnipropetrovs'kogo Universitetu. Seriya Biologiya, Ekologiya*, 2005, Vol. Issue 13, Vol. 2, No. 3/2, pp. 143–147.
- Popova E.P., *Azot v lesnykh pochvakh* (Nitrogen in forest soils), Novosibirsk: Nauka, 1983, 137 p.
- Rastvorova O.G., Andreev D.P., Gagarina E.I., Kasatkina G.A., Fedorova N.N., *Khimicheskii analiz pochv* (Chemical analysis of soils), Saint Petersburg: SPbGU, 1995, 262 p.
- Scopin A.E., Rukavishnikova T.L., Trace elements content in moose (*Alces alces* L.) urine in winter, In: *Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems*, Dnepropetrovsk: DNU, 2007, pp. 503–504.
- Selbie D.R., Buckthought L.E., Shepherd M.A., The challenge of the urine patch for managing nitrogen in grazed pasture systems, *Advances in Agronomy*, 2015, Vol. 29, pp. 229–292.
- Shamrikova E.V., *Kislotnost' pochv taezhnoi i tundrovoi zon Evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii* (Acidity of soils in the taiga and tundra zones of the European North-East of Russia), Saint Petersburg: Nauka, 2013, 157 p.
- Smirnov K.A., *Rol' losya v biogeotsenozakh yuzhnoi taigi* (The role of moose in boreal biogeocoenoses), Moscow: Nauka, 1987, 112 p.
- Smirnova O.V., Geras'kina A.P., Aleinikov A.A., Kontsepsiya komplementarnosti kak osnova model'nykh i naturnykh rekonstruktsii potentsial'noi bioty v usloviyakh sovremenogo klimata (The concept of complementarity as a basis for model and natural reconstructions of potential biota in modern climate conditions), In: *Bioraznობrazie i funktsionirovanie lesnykh ekosistem* (Biodiversity and functioning of forest ecosystems), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2021, pp. 10–24.
- Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Popadyuk R.V., Kontsepsiya ierarkhicheskogo kontinuumakak osnova dlya analiza suksessionnykh protsessov i razrabotki metodov sokhraneniya bioraznობraziya (The concept of a hierarchical continuum as a basis for analyzing succession processes and developing methods for preserving biodiversity), In: *Suksessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznობraziya* (Succession processes in Russian nature reserves and problems of preserving biological diversity), Saint Petersburg: RBO, 1999, pp. 14–26.
- Somda Z.C., Powell J.M., Bationo A., Soil pH and nitrogen changes following cattle and sheep urine deposition, *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1997, Vol. 28, No. 15–16, pp. 1253–1268.
- Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* (Theory and practice of the chemical analysis of soils), Moscow: GEOS, 2006, 400 p.
- The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*, Berlin.: Springer-Verlag, 1991, 168 p.
- Thomas R.J., Logan K.A.B., Ironside A.D., Bolton G.R., Transformations and fate of sheep urine-N applied to an upland U.K. pasture at different times during the growing season, *Plants and Soil*, 1988, Vol. 107, pp. 173–181.
- Timofeeva E.K., *Los': ekologiya, rasprostranenie i khozyaistvennoe znachenie* (Elk: ecology, distribution and economic importance), Leningrad: LGU, 1974, 168 p.
- Veber A.E., Simakov A.F., Chuv'yurova N.I., Chalyshhev A.V., Badlo L.P., Kochan T.I., Mochalov N.I., *Fiziologiya pitaniya i obmen veshchestv losya* (Nutritional physiology and metabolism of moose), Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 1992, 123 p.
- Yazan Y.P., *Okhotnich'i zveri pechorskoi taigi* (Game animals of the Pechora taiga), Kirov: Volgo-Vyatskoe kn. izd-vo, 1972, 382 p.
- Zavarzin G.A., *Leksii po prirovedcheskoi mikrobiologii* (Lectures in microbiology for environmental studies), Moscow: Nauka, 2004, 347 p.

К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА СМИРНОЙ ОЛЬГИ ВСЕВОЛОДОВНЫ



Ольга Всеволодовна Смирнова – известный советский и российский ученый в области демографии растений, популяционной биологии, лесной биогеоценологии и охраны природы.

О.В. Смирнова родилась 9 октября 1939 г. в самом центре Москвы, ее детство прошло в Гагаринском переулке. В школьные годы Ольга Всеволодовна стала участником Клуба юных биологов Всероссийского общества охраны природы, организованного Петром Петровичем Смолиным, и познакомилась с заведующим кафедрой ботаники МГУ им. М.В. Ломоносова профессором Алексеем Александровичем Урановым. Эта встреча навсегда определила ее преданность биологии и дальнейший выбор научного пути. В 1963 году Ольга Всеволодовна с отличием заканчивает обучение на биолого-почвенном факультете МГУ им. М.В. Ломоносова, с 1963 по 1966 год обучается в аспирантуре при Московском государственном педагогическом институте им. В.И. Ленина (МГПИ) на кафедре ботаники под руководством профессора А.А. Уранова. С 1966 по 1992 год Ольга Всеволодовна работает в Проблемной биологической лаборатории при МГПИ.

В 1968 г. Ольга Всеволодовна защищает кандидатскую диссертацию «Жизненные циклы, численность и возрастной состав популяций основных компонентов травяного покрова дубрав», в 1983 г. – докторскую диссертацию «Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов (на примере равнинных широколиственных лесов Европейской части СССР и липняков Сибири)». В 1994 г. О.В. Смирнова получает звание «профессор» по специальности «ботаника». С 1992 года по настоящее время Ольга Всеволодовна работает в Центре по проблемам экологии и продуктивности лесов (ЦЭПЛ РАН, г. Москва) в должности главного научного сотрудника. С 2006 по 2013 год О.В. Смирнова – руководитель лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем ЦЭПЛ РАН.

Вместе с профессором А.А. Урановым и плеядой его учеников О.В. Смирнова участвует в создании отечественной научной школы демографии растений. На протяжении всей своей научной деятельности Ольга Всеволодовна последовательно развивает ряд важнейших научных направлений:

- устойчивость биологических популяций;
- популяционная организация биогеоценологического покрова;
- роль комплементарных взаимодействий между популяциями ключевых видов разных трофических уровней в динамике биогеоценозов;
- методы популяционной диагностики состояния биогеоценозов;
- ландшафтообразующее значение многовековой хозяйственной деятельности человека в развитии биогеоценологического покрова лесного пояса;
- научные основы охраны биоразнообразия и экосистем.

Базой для теоретических разработок О.В. Смирновой всегда служат результаты полевых экспедиционных исследований, которые она вместе со своими учениками проводит в разных регионах, начиная с работы в МПГИ. Под ее руководством и при личном участии выполняются научные экспедиции на территории Украины (Львовская и Тернопольская области) и России (Белгородская, Калужская, Московская, Орловская, Пензенская, Свердловская, Вологодская области, Республики Карелия, Коми и Карачаево-Черкесия, Хабаровский,

Приморский и Ставропольский края, Ямало-Не-нецкий автономный округ).

При активном содействии О.В. Смирновой организованы:

– государственный природный заповедник «Калужские засеки» (1992 г.);

– Сабарский заказник в Свердловской области (2001 г.);

– Национальный парк «Бикин» в Приморском крае (2015 г.);

Ольга Всеволодовна также ходатайствовала о расширении границ Висимского государственного природного заповедника в Свердловской области (2019 г.).

О.В. Смирнова – автор более 300 статей. При ее участии издано несколько коллективных монографий по популяционной биологии (1976, 1977, 1985, 1988), которые приобрели широкую известность и стали выполнять роль базовых пособий в обучении студентов биологических специальностей и популяционных биологов растений, так же как и методические разработки по изучению ценопопуляций растений¹.

По итогам своих кандидатской и докторской диссертаций Ольга Всеволодовна публикует монографию «Структура травяного покрова широколиственных лесов» (1987). О.В. Смирнова выступает редактором ряда коллективных монографий, написанных на основе многочисленных комплексных исследований лесов, проведенных под ее руководством: «Восточноевропейские широколиственные леса» (1994), «Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия» (1999), монография в двух томах «Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность» (2004), «European Russian Forests: Their Current State and Features of Their History» (2017, по заказу редакции «Plant and Vegetation» издательства Springer). Также ею в 1990-е годы выпущены методические рекомендации по мониторингу и восстановлению биологического разнообразия в лесах нашей страны, написаны статьи «Возрастное состояние особи», «Динамика популяций», «Онтогенез дерева», «Популяционная стратегия» «Популяция» и «Эдификаторы» для энциклопедии лесного хозяйства (2006).

Для пропаганды на мировом уровне лучших достижений отечественной биогеоэкологии О.В. Смирнова организует в 2015 году международный научный журнал «Russian Journal of Ecosystem Ecology» (RJEE) и становится его главным редактором; издание освещает вопросы функционирования и динамики экосистем, организации

биогеоэкологического покрова и другие проблемы экологии.

Важная сторона многогранной деятельности О.В. Смирновой – научно-педагогическая работа. В Проблемной лаборатории МГПИ Ольга Всеволодовна организует студенческие научные семинары, практики и экспедиции, руководит курсовыми и дипломными работами. В 1993 г. в Пушкинском государственном университете на кафедре системной экологии, которую организовал и возглавил проф. А.С. Комаров, под руководством О.В. Смирновой начала работать магистерская программа «Биогеоэкология и лесная экология». О.В. Смирнова возглавляет магистерскую программу до 2008 г., более сотни магистров биологии было выпущено за это время. Помимо этого, в разные годы О.В. Смирнова читает учебные курсы («Лесная экология», «Геоботаника», «Популяционная биология», «Биогеоэкология») в Московском государственном университете леса.

Особое внимание Ольга Всеволодовна уделяет популяризации своих научных идей. С этой целью она создает курс лекций «Экология для всех», который прочитан в Марийском и Тамбовском университетах, в научно-образовательном центре «Архэ», а также на семинарах в ЦЭПЛ РАН. В этих выступлениях в доступной форме показано, что человек, начиная с конца плейстоцена, уничтожив почти все ключевые виды животных, глобально изменил функционирование экосистем. В лекциях также показано, что в основе устойчивости сообществ лежат прежде всего комплементарные отношения между видами; уничтожение видов человеком приводит к необратимой деградации ценозов. Концепции «комплементарности» посвящена серия статей О.В. Смирновой с соавторами (2018–2021).

О.В. Смирнова уделяет большое внимание подготовке кадров высшей квалификации. Под ее руководством защищено 25 кандидатских диссертаций; докторами наук стали пятеро ее учеников. Ольга Всеволодовна отличается доброжелательным отношением к своим ученикам и коллегам, бескорыстным желанием помочь в научной работе и в трудных жизненных испытаниях.

Поздравляем Ольгу Всеволодовну с прекрасным юбилеем, желаем долгих лет жизни, крепкого здоровья, творческой радости созидания на благо природы и науки!

Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН;
Научный совет РАН по лесу;
Институт глобального климата и экологии
имени академика Ю.А. Израэля;
Заповедник «Брянский лес»;
Редколлегия журнала «Лесоведение»
E-mail: angersma@gmail.com

¹ С полным списком и отсканированными копиями работ О.В. Смирновой можно ознакомиться на сайте: <https://istina.msu.ru/workers/7762639/>