

ISSN 0024-1148

Номер 6

Ноябрь — Декабрь 2024



ЛЕСОВЕДЕНИЕ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2024

От редакции

80 лет Институту лесоведения РАН	593
----------------------------------	-----

Оригинальные статьи

Формирование сосняков сложных в Серебряноборском опытном лесничестве <i>Ю. Б. Глазунов, С. А. Коротков, Д. В. Лежнев, А. В. Титовец</i>	595
Долгопериодные колебания радиального прироста и жизненного состояния дуба черешчатого в Теллермановских дубравах <i>Н. Ф. Каплина</i>	604
Изменение структуры древостоя на осушенном олиготрофном болоте за 50 лет на Западновинском лесоболотном стационаре в Тверской области <i>А. А. Егоров, Т. В. Глухова</i>	617
Влияние природно-климатических факторов на состояние и сохранность интродуцентов дендрария Джаныбекского стационара <i>М. К. Сапанов, М. Л. Сиземская, Н. А. Котельников, М. М. Елекешева</i>	626
Отбор климатипов дуба черешчатого для лесовосстановления в Теллермановском опытном лесничестве <i>В. Г. Стороженко, П. А. Чеботарёв, В. В. Чеботарёва</i>	640
Интенсивность фотосинтеза саженцев ели, сосны и дуба под пологом леса и на открытом участке в разных условиях водообеспечения <i>А. Г. Молчанов</i>	649
Лихенологические исследования в Серебряноборском опытном лесничестве <i>Е. Э. Мучник</i>	661

Обзорные статьи

Изучение насекомых-филлофагов в дубравах Теллермановского лесного массива <i>В. В. Рубцов, И. А. Уткина</i>	672
--	-----

CONTENTS

No. 6, 2024

From the editors

80 Years of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences	593
--	-----

Original Articles

Formation of Complex Pine Forests in the Serebryanny Bor Experimental Forestry Unit <i>Yu. B. Glazunov, S. A. Korotkov, D. V. Lezhnev, A. V. Titovets</i>	595
Long-Period Fluctuations of Radial Increment and Vitality of Pedunculate Oak in Tellerman Oak Forests <i>N. F. Kaplina</i>	604
Changes in the Structure of a Stand on a Drained Oligotrophic Swamp for 50 Years on West Dvina Peatland-Forest Station in Tver Oblast <i>A. A. Egorov, T. V. Glukhova</i>	617
The Impact of Natural Climatic Factors on the State and Preservation of Introduced Species in Dzhanybek Research Station's Arboretum <i>M. K. Sapanov, M. L. Sizemskaya, N. A. Kotelnikov, M. M. Yelekesheva</i>	626
Selecting Climatic Types of the Pedunculate Oak for Regeneration of Forests in Tellerman Experimental <i>V. G. Storozhenko, P. A. Chebotarev, V. V. Chebotareva</i>	640
Photosynthesis Intensity of Spruce, Pine and Oak Seedlings under Tree Canopy and in the Open Site in Different Water Supply Conditions <i>A. G. Molchanov</i>	649
Lichenological Studies in the Serebryanoborskoe Experimental Forestry <i>E. E. Muchnik</i>	661

Overviews

A Study of Phyllophagous Insects in the Oak Forests of the Tellerman Forest Massif <i>V. V. Rubtsov, I. A. Utkina</i>	672
--	-----

80 ЛЕТ ИНСТИТУТУ ЛЕСОВЕДЕНИЯ РАН

Этот номер журнала «Лесоведение» посвящен 80-летию со дня создания Института леса АН СССР. Он содержит статьи сотрудников Института лесоведения Российской академии наук, который продолжает и развивает в современных условиях идеи и программы долгосрочных стационарных исследований в лесных биоценозах, разработанные основателем Института леса АН СССР академиком В.Н. Сукачевым.

В 1958 г. Институт леса АН СССР был переведен в г. Красноярск, куда переехала часть его сотрудников. Оставшиеся вошли в состав вновь созданной Лаборатории лесоведения АН СССР, в 1991 г. преобразованной в Институт лесоведения Российской академии наук (ИЛАН). Это обеспечило преемственность научных исследований и опытных баз (лесничеств и стационаров) в Европейской части России. Первые из них, созданные при активном участии В.Н. Сукачева еще в рамках Института леса АН СССР, представляют важнейшие лесорастительные зоны и служат полигонами для углубленного исследования всего разнообразия лесных биогеоценозов. В дальнейшем сеть стационаров расширялась, они стали необходимой частью экосистемных исследований, определив дальнейшую судьбу и стиль работы ИЛАН.

Более подробная информация об истории создания ИЛАН и основных направлениях его деятельности содержится в двух обзорных работах, подготовленных под руководством академика С.Э. Вомперского, много лет возглавлявшего ИЛАН (Институт лесоведения Российской академии наук. История, современное состояние, основные результаты исследований. М.: Наука, 2000. 88 с.; Итоги и перспективы исследований: к 75-летию Института лесоведения РАН // Лесоведение. 2019. № 6. С. 467–487).

В настоящее время ИЛАН располагает несколькими научно-исследовательскими базами: 1) Серебряноборское опытное лесничество (Московская область), 2) Теллермановское опытное лесничество (Воронежская область), 3) Северная лесная опытная станция (Ярославская область), 4) Западнотвинский лесоболотный стационар (Тверская область), 5) Онежский стационар (Архангельская область), 6) Джаныбекский стационар (Волгоградская область), 7) Аршань-Зельменский стационар (Республика Калмыкия). Наиболее активно работы проводятся в Серебряноборском и Теллермановском опытных лесничествах, на Джаныбекском и Западнотвинском стационарах, что получило отражение в статьях, включенных в номер.

Серебряноборское опытное лесничество организовано в 1944 г. одновременно с Институтом леса АН СССР. Оно располагается в непосредственной близости от г. Москвы и частично на ее территории. Его территория очень разнообразна типологически, что определяется разнообразием природных условий и давностью лесопользования. В разных типах леса были заложены постоянные пробные площади, наблюдения на некоторых из них продолжают и поныне. Основное внимание уделяется динамике растительности, что особенно ценно в связи с организацией мониторинга состояния лесов и урбанизацией территории. На протяжении многих лет проводились экофизиологические исследования.

В номере представлены некоторые направления исследований, проводящихся в лесничестве. Статья Ю.Б. Глазунова с соавторами посвящена динамике и развитию сложных сосняков на разных стадиях сукцессии. Статья А.Г. Молчанова рассматривает среднесуточную зависимость фотосинтеза от солнечной радиации в разных условиях водообеспеченности основных древесных пород. Статья Е.Э. Мучник обсуждает историю, результаты и перспективы лишенологических исследований в насаждениях лесничества.

Теллермановское опытное лесничество также было создано в 1944 г., одновременно с Институтом леса АН СССР. Оно располагается на южной границе произрастания высокопродуктивных нагорных широколиственных лесов. Его ландшафтно-типологическое богатство постоянно привлекало множество специалистов. Благодаря этому изучены гидрология лесного массива и водный режим насаждений, средообразующая роль леса; определены запасы фитомассы, минеральный состав, продуктивность, энергетический баланс биогеоценозов; выполнен цикл лесоводственных экспериментов, изучены комплексы насекомых, грибов и почвенных микроорганизмов.

Наблюдения за ростом и состоянием дубрав лесостепи — центральное направление исследований на территории лесничества. Статья Н.Ф. Каплиной, рассматривающая колебания радиального прироста и жизненного состояния деревьев в перестойных дубравах, продолжает эту традицию. Программе создания лесных культур дуба черешчатого, начиная от отбора наиболее перспективных для сбора желудей климатипов и кончая агротехникой и календарем ухода за посадками, посвящена статья В. Г. Стороженко, П.А. Чеботарёва и В.В. Чеботарёвой. Обзор богатой истории лесознтомологических

исследований в насаждениях лесничества содержится в статье В.В. Рубцова и И.А. Уткиной.

Джаныбекский стационар создан в 1950 г. для разработки способов выращивания лесных насаждений разного назначения для засушливых условий глинистой полупустыни и создания устойчивых и высокоэффективных лесных и агролесных экосистем и методов рационального землепользования в аридных регионах. На протяжении 75 лет до настоящего времени ведется ежегодный мониторинг искусственных и естественных экосистем, изучены природные условия глинистой полупустыни и история хозяйственного освоения региона.

Статья М.К. Сапанова с соавторами посвящена влиянию природно-климатических факторов на состояние интродуцентов дендрария, существующего на стационаре. Авторы представили результаты постоянного 70-летнего мониторинга сохранности разных видов деревьев и кустарников и дают рекомендации по подбору ассортимента посадочного материала для выращивания в современных климатических условиях.

Западнодвинский лесоболотный стационар создан в 1974 г. Разнообразие геоморфологических условий его территории обусловило наличие практически всех зональных типов и вариантов заболачивания. Были изучены структура и продуктивность фитоценозов основных типов мелиорированных лесов, состав почвенной микрофлоры и мезофауны, выполнена оценка гидрофизических и агрохимических свойств лесных торфяных почв. Выявлены различия состава природных почвенных и грунтовых вод в лесных болотах разного генезиса и в стоковых водах мелиоративной сети, оптимальные

параметры осушительной сети, обеспечивающие заданный режим почвенно-грунтовых вод на мелиорируемой площади, проведены исследования по лесохозяйственному освоению осушенных лесных и безлесных болот.

В период 1972–1974 гг. на стационаре были заложены серии постоянных пробных площадей в разных лесомелиоративных вариантах. В статье А.А. Егорова и Т.В. Глухой анализируются различные показатели изменения структуры древостоя на облесенном олиготрофном болоте за 50 лет наблюдений после осушения.

Включенные в номер статьи отражают лишь часть основных направлений и результатов исследований. Несмотря на трудности последних лет, коллектив ИЛАН старается сохранять уникальную сеть объектов долговременного мониторинга, представляющих основные природные зоны Европейской части России, и преемственность проводимых комплексных стационарных исследований, начатых академиком В.Н. Сукачевым.

Сердечно поздравляем коллектив Института лесоведения РАН с замечательным юбилеем! По лесным меркам, 80 лет — это период зрелости, максимального расцвета и производительности. Желаем творческих достижений, новых научных проектов, значимых публикаций и признания научных результатов!

Научный совет РАН по лесу
Центр по проблемам экологии и
продуктивности лесов РАН
Редколлегия журнала “Лесоведение”
E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

УДК 630.182.21

ФОРМИРОВАНИЕ СОСНЯКОВ СЛОЖНЫХ В СЕРЕБРЯНОБОРСКОМ ОПЫТНОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ

© 2024 г. Ю. Б. Глазунов^{а, *}, С. А. Коротков^{а, б}, Д. В. Лежнев^а, А. В. Титовец^а^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия^бМосковский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), ул. 1-я Институтская, д. 1, Мытищи, Московская обл., 141005 Россия

*E-mail: yu.b.glazunov@mail.ru

Поступила в редакцию 08.04.2024 г.

После доработки 20.05.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Рассмотрена динамика и развитие сосняков сложных Серебряноборского опытного лесничества Института лесоведения РАН на различных стадиях сукцессии. Происхождение и перспективы данной группы типов леса остаются дискуссионными. Объектами исследования были старовозрастные сосновые насаждения и естественное возобновление после сплошных санитарных рубок. Установлено, что большинство сосняков имеет естественное происхождение. В возрасте более 150 лет сосновые насаждения сохраняют положительную динамику прироста по запасу. В среднем текущий прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) за 20 лет составил 1.7 м³/га в год, а средний прирост – 1.8 м³/га в год. На всех объектах исследования наилучший рост под пологом сосняков отмечается у липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.), которая везде присутствует во втором ярусе и местами выходит в первый ярус. В живом напочвенном покрове преобладают растения неморальной группы. Во всех ярусах фитоценозов происходит процесс неморализации. В случае катастрофических нарушений на вырубках наблюдается значительное количество естественного возобновления древесно-кустарниковых пород. При этом сосна обыкновенная преобладает по количеству, но существенно уступает лиственным породам по скорости роста в высоту. Несмотря на участие луговых видов, травянистый покров сохраняет лесной облик с высокой долей видов неморальной группы. Сосна обыкновенная способна успешно возобновляться после катастрофических нарушений, однако формирование сосняков возможно при условии своевременных лесоводственных уходов.

Ключевые слова: сосняки сложные, сосна обыкновенная, формирование, динамика, сукцессия, возобновление, древостой, неморализация, живой напочвенный покров, эколого-ценотические группы.

DOI: 10.31857/S0024114824060018, EDN: NVUGNN

Сосняки сложные (*Pineta composita*) распространены главным образом в зоне хвойно-широколиственных лесов и лесостепи. Из этого следует, что границы их ареала в первую очередь определяют климатические факторы, а уже на фоне последних действуют факторы эдафические (Сукачев, 1972; Рысин, Савельева, 2008; Полякова, Меланхолин, 2019; Полякова и др., 2019; Маслов, 2022; Лежнев, Лебедев, 2023).

Экологический ареал сосны широк – она произрастает на почвах разного механического состава и режима увлажнения. Отличительной чертой сосняков сложных является наличие отдельного яруса или значительная примесь к сосне обыкновенной широколиственных пород: липы сердцевидной, дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.); в подлеске часто доминирует лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.). Они формируются на относительно богатых и устойчиво-влажных или свежих

песчано-супесчаных почвах, нередко с суглинистыми прослойками, и обычно встречаются по надпойменным речным террасам (Korotkov et al., 2023).

Ряд исследователей считает, что все сосновые леса на территории Московского региона, за исключением сосняков верховых болот, имеют производное происхождение (Черненко и др., 2019).

Происхождение и будущее этой группы сосновых лесов до сих пор остаются дискуссионными. Основными факторами, обуславливающими их появление и развитие, являются климатические и антропогенные, претерпевшие значительные изменения с течением времени. До начала XX века липу сердцевидную активно использовали в хозяйственной деятельности, до 1940-х гг. в лесах практиковали пастьбу скота (Татарников, 2023). В последние десятилетия леса ближнего Подмосковья испытывают возрастающую рекреационную нагрузку и влияние техногенных выбросов. В XIX веке лесные

пожары были таким же фактором среды, как погодные и почвенные условия, и создавали благоприятные условия для возобновления породы-пирогфита — сосны обыкновенной. В настоящее время лесные пожары в обжитых районах быстро ликвидируются, в результате чего пирогенный фактор не имеет прежнего значения в формировании сосновых насаждений.

Л.П. Рысин (2012, 2013) полагал, что по крайней мере некоторые из этих формаций не имеют естественного происхождения и являются лесными культурами, посаженными во второй половине XIX века, а в перспективе сложные сосняки из-за изменившихся условий почти повсеместно сменяются широколиственными лесами.

Цель исследования — изучение процесса формирования сосняков сложных на различных стадиях сукцессий и оценка возможности их естественного возобновления в современных условиях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объект исследования — сосновые насаждения, занимающие примерно 1000 га на надпойменных террасах р. Москвы в Серебряноборском опытном участковом лесничестве. На девяти постоянных пробных площадях (ППП) в старовозрастных сосняках выполнен сплошной пересчет деревьев, по материалам которого определяли основные таксационные показатели. Почвы на объектах исследований песчаные, супесчаные и песчано-супесчаные с суглинистыми прослойками (Савельева, 2008). Тип лесорастительных условий — B_2-C_2 , бонитет — Ia — II. Представленные насаждения относятся к группе типов леса — сосняку сложному.

При пересчете на ППП учитывали деревья с диаметром более 6 см. Высоты деревьев измеряли с помощью высотомера *Haglof Vertex III*. Для характеристики вертикальной структуры насаждений высоту первого яруса считали равной средней высоте соснового элемента леса. Выделяли фитоценотический второй ярус, к которому относили деревья, высота которых составляла менее 80% от средней высоты первого яруса, при этом запас и полноту второго яруса не учитывали. Возраст древостоя определяли взятием кернов возрастным буром Пресслера на высоте 0.2–0.3 м. Возраст был определен у 53 деревьев. При необходимости деревья бурили по несколько раз для минимизации ошибки определения возраста. Текущий прирост по запасу на ППП определяли делением на период между пересчетами (2004 и 2023 гг.) разницы запасов, полученных в ходе пересчетов. Таксационные данные 2004 года для расчета текущего прироста на большинстве исследуемых ППП взяты из работ Л.И. Савельевой (2005, 2008). Для ОМ-1 использованы собственные данные авторов, на

недавно заложенной ППП-115 текущий прирост не определяли.

Для изучения начальной стадии сукцессий в данных лесорастительных условиях в период с 2020 по 2023 г. были выполнены исследования роста естественного возобновления на двух сплошных вырубках после ветровала 2017 года (Глазунов и др., 2024). Подрост на вырубках изучали на круговых учетных площадках площадью 10 м². На вырубке № 1 было заложено 22 учетных площадки, на вырубке № 2 — 24 площадки. На площадках учитывали численность и высоту жизнеспособного подроста, а также видовой состав, встречаемость и проективное покрытие травянистых растений (Лежнев и др., 2023).

В качестве фактора, оказывающего влияние на возобновление древесных видов и играющего важную роль в ходе демулационных сукцессий (Смирнова, Чумаченко, 2012), был изучен живой напочвенный покров (ЖНП), для чего в 2023 году на ППП выявлен основной флористический состав, а на учетных площадках вырубок — полный (только для сосудистых растений). Для интегральной характеристики состояния лесного сообщества виды дифференцированы по эколого-ценотическим группам (ЭЦГ) (Список сосудистых..., 2006) и фитоценотическим группам (ФГ) (Жмылев и др., 2021). Для данных о ЖНП, полученных на учетных площадках, рассчитан коэффициент Сьеренсена, мера несходства Брея-Кертиса и индекс Шеннона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам исследований установлено, что сосняки сложные к возрасту спелости формируют двухъярусные насаждения. Сосновые фитоценозы имеют условно-разновозрастный характер на большинстве ППП с разницей, местами превышающей два класса возраста, что свидетельствует об их естественном происхождении. Только на одной ППП-115 возраст трех деревьев на момент пересчета в 2022 г. был определен в 93 года и одного — в 91 год. Вероятнее всего, это лесные культуры, созданные в 1930–1931 гг. Наибольший возраст у самого молодого дерева сосны на ППП-1 был равен 203 года, у самого старого — 237 лет и в среднем составил 214 лет при пересчете в 2023 году (табл. 1).

Для сосновых древостоев Серебряноборского опытного лесничества характерны процессы неморализации, регистрируемые во всех ярусах. Липа сердцевидная присутствует на большинстве исследуемых участков во втором ярусе. На ППП-1, ППП-9 и ППП-14 часть липы начинает выходить в первый ярус. Присутствие липы во всех ярусах соснового насаждения указывает на благоприятные условия для этой породы в данных типах леса. Помимо липы сердцевидной в составе второго яруса отмечаются береза повислая (*Betula pendula* Roth),

Таблица 1. Таксационное описание постоянных пробных площадей в Серебряноборском опытном лесничестве

№ ППП S, га	Год перечета	Ярус	Состав	Густота, шт./га	Возраст, сосны, лет	Средние значения		Полнота, отн.	Запас, м³/га
						высота, м	диаметр, см		
ОМ-1 0.70	2020	I	99С 1Б	159 19	143 (116–159)	30.5 27.3	52.8 34.4	0.82 0.04	473 16
			69Б 11Д 11Лп 6Олс 3Кло	111 20 9 16 3		18.8 16.4 20.8 17.8 17.8	17.4 18.8 23.0 14.2 18.5	0.07 0.01 0.01 0.01 —	24 4 4 2 1
		II	89С 7Б 4Лп	128 12 10		32.2 30.6 30.9	59.8 55.1 45.4	0.76 0.08 0.04	514 38 23
			86Лп 9Б 5Кло	188 20 44		23.6 20.1 17.0	23.7 26.4 12.6	0.21 0.08 0.02	90 9 5
ППП-2 0.25	2021	I	93С 7Б	112 20	192	30.2 28.5	51.7 28.7	0.56 0.03	317 17
			44Лп 30Д 26Б	40 28 20		18.7 18.6 22.2	20.3 20.7 21.1	0.03 0.02 0.02	12 8 7
		II	85С 15Б	116 68		28.3 26.0	45.1 27.9	0.39 0.17	236 45
			77Д 23Лп	88 20		16.0 16.9	17.3 16.7	0.03 0.01	7 4
ППП-6 0.25	2021	I	94С 6Б	100 40	153 (134–166)	28.6 25.3	53.4 23.7	0.47 0.04	288 21
			83Д 17Лп	20 9		12.2 19.1	12.2 13.8	0.02 0.01	10 2
		II							
ППП-8 0.25	2023	I	100С 42Д 30Б	128 80 24	168 (167–168)	30.3 14.9 21.8	49.9 18.7 26.4	0.59 0.08 0.05	338 18 13
			26Лп 2Кло	40 16		18.7 16.4	19.8 11.7	0.04 0.01	11 1
		II	91С 5Б 3Лп 1Ос	144 16 8 8		29.0 23.9 26.8 25.5	53.7 38.5 47.6 31.1	0.76 0.07 0.04 0.02	425 20 16 7
			62Б 31Д 7Кло	68 40 16		19.3 10.4 15.5	18.2 20.0 12.5	0.07 0.05 0.01	16 8 2
ППП-14 0.32	2022	I	97С 3Лп	203 9	144 (134–151)	32.6 27.0	45.9 39.3	0.71 0.03	485 14
			79Лп 17Б 3Кло 2Д	222 41 31 6		21.9 23.9 17.2 15.0	19.0 20.1 10.6 18.5	0.16 0.05 0.01 0.01	64 14 2 1
		II	78С 22Б	236 86		30.0 28.4	40.4 35.3	0.60 0.26	410 109
			92Лп 8Б	400 29		12.4 18.5	11.7 15.1	0.20 0.02	38 5

Примечание. С – сосна обыкновенная; Б – береза повислая; Лп – липа сердцевидная; Д – дуб черешчатый; Кло – клен остролистный; Ос – осина обыкновенная (*Populus tremula* L.); Олс – ольха серая (*Alnus incana* L.).

дуб черешчатый и клен остролистный (*Acer platanoides* L.). Судя по соотношению высоты и диаметра, дуб черешчатый под пологом древостоя угнетен (табл. 1).

В ЖНП, на фоне высокого проективного покрытия (от 70 до 90%, в среднем — $81\% \pm 8.9$), как по числу видов, так и по доле участия абсолютно доминируют виды неморальной ЭЦГ (табл. 2). Бореальные виды представлены незначительно, хотя по доле проективного покрытия занимают почти треть, из них доминирует кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) Боровые встречаются в следовых количествах — всего 3 вида и менее 2% по доле участия (купена душистая (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)).

В ядре фитоценозов (виды, встречающиеся на большинстве ППП с высокой долей проективного покрытия) представлены виды неморальной и бореальной ЭЦГ, а также адвентивная недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC). Недотрога обладает значительной проекцией листьев, усиливающей почвенное затенение, и аллелопатическими свойствами, оказывая таким образом отрицательное влияние не только на аборигенные лесные виды, но и на состояние подроста (Прохоров, 2018).

С точки зрения ФГ (табл. 2) преобладают лесные виды, однако 17% приходится на долю сорных и сорно-лесных, а 13% принадлежит видам со смешанным типом — лесо-луговым (например, земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.) и т.д.). Высокая доля сорных видов (и одновременно однолетников, что нехарактерно для старовозрастных лесов) складывается в основном из-за экспансии недотроги мелкоцветковой.

В 2004 году на ППП-1 средняя высота сосны обыкновенной составляла 31.5 м, средний диаметр — 55.5 см. Прирост по диаметру за 20 лет составил более 4 см. Средняя высота сосны

обыкновенной увеличилась на 0.7 м. В 2023 году средняя высота сосны обыкновенной составила 32.2 м, а средний диаметр — 59.8 см. Для сосны обыкновенной в X–XI классах возраста рост в высоту вышел на плато. За 20-летний период отмечается продолжение роста в высоту, в том числе в возрасте сосны обыкновенной более 200 лет. Средняя высота липы сердцевидной была равна 17.8 м в 2004 году, и за исследуемый период липа увеличилась на 6.4 м и достигла 24.2 м. На ППП-1 за исследуемый период отпад старовозрастной березы повислой по количеству стволов составил 42.8 %, в результате чего соотношение диаметра и высоты уменьшилось (рис. 1).

В 2004 году на ППП-14 средняя высота сосны обыкновенной составила 30.9 м, средний диаметр — 42.5 см, липа сердцевидная имела среднюю высоту 19.0 м. В 2023 году сосна обыкновенная имеет высоту 32.6 м (прирост в высоту составил 1.7 м) и диаметр 45.9 см (прирост по диаметру — 3.4 см). Средняя высота липы сердцевидной в этом году достигла 22.4 м (увеличение средней высоты на 3.4 м). Прирост по высоте у пород второго яруса обусловлен, прежде всего, локальными условиями освещенности и полнотой материнского полога. Липа сердцевидная продолжает увеличивать средние показатели по высоте и диаметру. Клен остролистный в 2004 году был в подросте, в настоящее время вышел во второй ярус. При достижении высоты 20 метров рост клена остролистного по высоте замедляется.

Динамика запаса сосны за исследуемый период была крайне неравномерной. На ППП-2, ППП-5 и ППП-6 произошло снижение запаса сосны обыкновенной на 93–163 м³/га в результате отпада. На ППП-1, ОМ-1, ППП-8 и ППП-14, где отпад деревьев был незначительным, запас увеличился на 57–132 м³/га. В среднем текущий прирост сосны обыкновенной за исследуемый период составил 1.7 м³/га в год, в то время как средний прирост — 1.8 м³/га в год.

Таблица 2. Спектр ЭЦГ и ФГ старовозрастных сосняков в Серебряноборском опытном лесничестве

ЭЦГ	Число видов, %	Доля участия, %	ФГ	Число видов, %	Доля участия, %
Бореальная	16	27.2	Лесная	64	67.1
Луговая	5	5.1	Лесо-луговая	16	12.2
Неморальная	59	47.9	Лесо-болотная	3	3.2
Нитрофильная	10	7.1	Сорно-лесная	5	4.2
Боровая	5	1.6	Сорно-луговая	2	0.4
Водно-болотная	2	0.2	Сорная	10	12.9
Чужеродные виды	3	10.9			

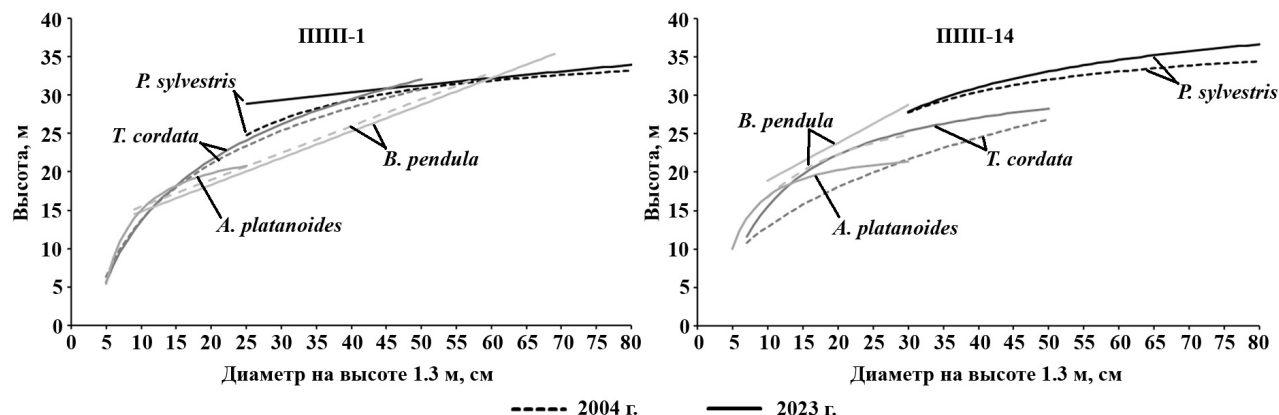


Рис. 1. Графики зависимости высот от диаметров на ППП-1 и ППП-14 в 2004 и 2023 гг.

Запас березы повислой незначительно уменьшился на большинстве ППП, в среднем снижение составило около 7 м³/га. На всех ППП произошло увеличение запаса липы. Наибольший прирост отмечен на ППП-1 (36 м³/га) и ППП-14 (66 м³/га), где липа уже присутствовала при предыдущем переците в I и II ярусах на ППП-1 и во II ярусе на ППП-14 (Савельева, 2005). На ППП-2, ППП-5, ППП-6, ППП-8, ППП-9, где липа ранее не отмечена в составе древостоя, она вышла во II ярус. Таким образом, во всех исследованных насаждениях происходит внедрение липы сердцевидной, при незначительном среднем запасе (30 м³/га) фитоценотическая роль данной породы возрастает.

На вырубках наблюдается высокая численность естественного возобновления сосны. На вырубке № 1 долевое участие сосны обыкновенной составляет 31%, осины обыкновенной — 22%, березы повислой — 14% соответственно. При этом по средней высоте береза повислая и осина обыкновенная значительно опережают сосну обыкновенную. Аналогичная ситуация сложилась на вырубке № 2, однако присутствует значительная доля ивы козьей (*Salix caprea* L.) — 29%, которая также превосходит по средней высоте сосну обыкновенную. Таким образом, сосна обыкновенная не способна выдерживать конкуренции с лиственными породами, уступая им в скорости роста (рис. 2, табл. 3).

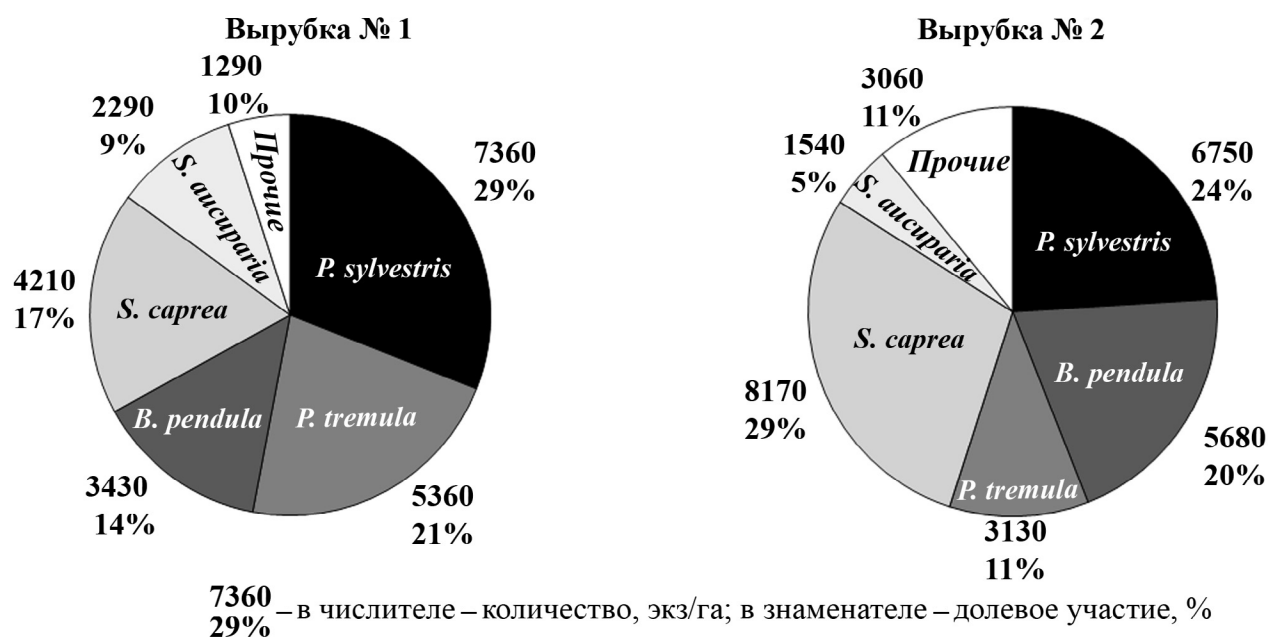


Рис. 2. Долевое участие древесно-кустарниковой растительности на вырубках в Серебряноборском опытном лесничестве на шестой год после нарушений.

Таблица 3. Средние высоты древесной растительности на вырубках в Серебряноборском опытном лесничестве на шестой год после нарушений

Вырубка	Средняя высота, см				
	Сосна обыкновенная	Береза повислая	Осина обыкновенная	Ива козья	Рябина обыкновенная (<i>Sorbus aucuparia</i> L.)
№1	68.7 ± 4.0	87.1 ± 8.7	136.0 ± 6.5	121.6 ± 6.7	103.6 ± 11.4
№2	120.3 ± 4.1	204.2 ± 9.3	215.0 ± 11.4	198.9 ± 4.7	186.8 ± 15.1

В ЖНП вырубок суммарно зарегистрировано 126 видов сосудистых растений (86 и 106) на фоне широкого разброса проективных покрытий учетных площадок (в среднем $83 \pm 15\%$ для вырубки № 1 и $86 \pm 19\%$ для вырубки № 2). Меньшее суммарное число видов на вырубке № 1 обусловлено более выровненными условиями по сравнению с вырубкой № 2, в то время как видовая насыщенность здесь выше – 22 вида (± 5.7), а на вырубке № 2 – в среднем 16 видов (± 5.4). Индекс Шеннона на вырубке № 1 также выше – в среднем $2.7 (\pm 0.08)$ бит/экз., а на вырубке № 2 – $2.4 (\pm 0.37)$ бит/экз. Индекс Шеннона чаще всего изменяется от 1.5 до 3.5 (Magarlef, 1972, цит. по Мэгарран, 1992), следовательно, обеим вырубкам свойственно высокое видовое разнообразие. Расчет несходства Брея–Кертиса (0.39) и индекса Сьеренсена (0.69) показал, что флористически обе вырубки довольно близки друг к другу.

В спектре ЭЦГ (рис. 3) на обеих вырубках высокая доля участия луговых видов, но на второй вырубке их в полтора раза меньше (37.5% и 21.0%). Доля бореальных (21.9% – вырубка № 1 и 25.9% – вырубка № 2), неморальных (14.5% и 23.3%) и боровых (17.0% и 18.9%) видов выше на вырубке № 2. Несмотря на то, что в целом численность и доля участия лесных видов на обеих вырубках выше, чем луговых, характер ЖНП на вырубке № 2 более лесной. Сорным и смешанно-сорным ФГ на обеих вырубках принадлежит одинаковое число видов (35%). Менее однородные условия на вырубке № 2 привели к увеличению числа ФГ за счет появления влаголюбивых видов, приуроченных к микроканавкам и микропонижениям, сформированным во время ветровала и в ходе очистки лесосеки. Зарегистрировано 7 чужеродных видов: инвазионные – золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.), мелколепестник однолетний (*Erigeron annuus* (L.) Pers.),

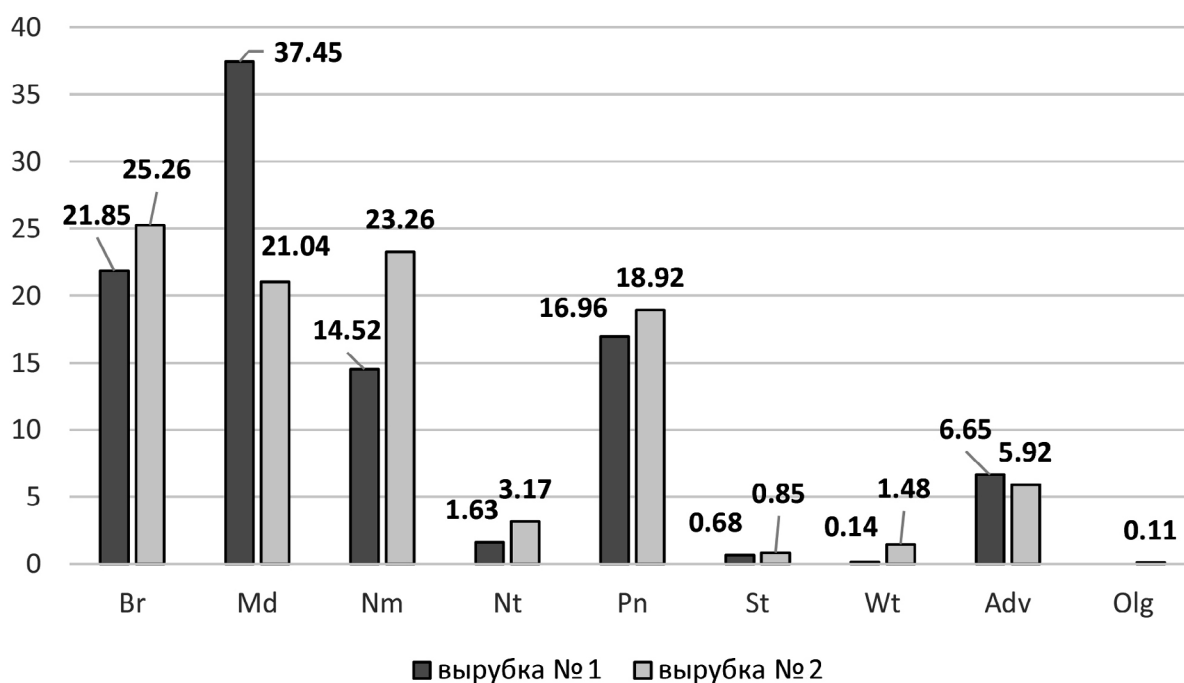


Рис. 3. Спектр ЭЦГ на вырубках в долях относительного участия (%). Расшифровка обозначений: Br – бореальная ЭЦГ; Md – луговая; Nm – неморальная (виды широколиственных лесов); Nt – нитрофильная (виды черноольшаников); Pn – боровая (виды сосновых лесов); St – степная; Wt – водно-болотная; Adv – чужеродные виды; Olg – олиготрофные виды.

мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis* L.), череда облиственная (*Bidens frondosa* L.), недотрога мелкоцветковая, ситник тонкий (*Juncus tenuis* Willd.), а также недавно появившийся и быстро распространяющийся по территории гравилат крупнолистный (*Geum macrophyllum* Willd.).

В ядре фитоценозов, среди видов, встречающихся на половине и более УП, число и состав бореальных видов совпадают на обеих вырубках: Иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), золотарник обыкновенный, ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.). Среди них, с точки зрения выделения ФГ, истинно лесной вид единственный — ожика волосистая, первые два — сорный и сорно-лесной, маркирующие процессы гумусонакопления, и лесо-луговой золотарник обыкновенный, разрастающийся в условиях увеличения освещенности. Среди частотных видов на вырубке № 1 больше, чем на № 2, представителей луговой ЭЦГ, и все они относятся к лесо-луговой ФГ (полевица тонкая (*Agrostis capillaris*), земляника лесная, вероника дубравная (*Veronica chamaedys* L.)). На вырубке № 2 в ядре больше видов неморальной ЭЦГ (зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum* Huds.), осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.)). Из боровой ЭЦГ на обеих вырубках с высоким проективным покрытием встречается вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), менее обильно, но повсеместно — смолка клейкая (*Viscaria vulgaris* Bernh.). В ядро обеих вырубок входит инвазионный золотарник канадский (с долями участия 4.5 и 3.9%). Отличия между вырубками обусловлены формой вырубок, микрорельефом, экспозицией и гидрологическим режимом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследования установлено, что на большинстве объектов сосняки сложные в Серебряноборском опытном лесничестве имеют условно-разновозрастную структуру, что указывает на их естественное происхождение. В данных лесорастительных условиях сосновые древостои сохраняют свою устойчивость. Прирост по высоте, диаметру и запасу продолжается в возрасте 200 и более лет. Увеличивается долевое участие широколиственных пород, в составе ЖНП доминирует неморальная фракция, что соответствует облику хвойно-широколиственных лесов, а из бореальных существенно участие только теневыносливой кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella* L.).

Изменение климата способствует процессу неморализации, что приводит к повышению конкурентоспособности лиственных пород. Долевое участие широколиственных пород в составе насаждений постепенно увеличивается. Наиболее благоприятные условия под пологом сосняков

складываются для липы сердцевидной, которая присутствует повсеместно во втором ярусе и начинает переходить в первый. В ходе естественного развития насаждений, при отсутствии катастрофических нарушений высока вероятность смены сосняков на липовые насаждения, в которую, однако, может вмешаться воздействие, производимое инвазионной недотрогой мелкоцветковой.

Для обеих вырубок характерно высокое видовое разнообразие благодаря участию луговых видов и антропогенно обусловленным особенностям микрорельефа. Сохраняется существенная (почти четверть от общего числа) доля лесных видов, среди которых значительный вклад имеют виды неморальной ЭЦГ, более трети составляет вклад сорных. На вырубках зарегистрировано 6 инвазионных видов, из которых золотарник канадский встречается почти на всех учетных площадках и способен оказывать отрицательное влияние на ход естественного возобновления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глазунов Ю.Б., Полякова Г.А., Коротков С.А., Лежнев Д.В. Естественное возобновление на вырубках в Серебряноборском опытном лесничестве // Сибирский лесной журнал. 2024. № 2. С. 74–83.
- Жмылев П.Ю., Уланова Н.Г., Чердниченко О.В. Биоразнообразие флористического состава фитоценозов. Подходы и методы. М.: МАКС Пресс, 2021. 112 с.
- Лежнев Д.В., Куликова Д.Д., Полякова Г.А. Восстановительная динамика сосновых фитоценозов на вырубках в надпойменных террасах реки Москвы // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2023. Т. 31. № 4. С. 447–467.
- Лежнев Д.В., Лебедев А.В. Динамика и устойчивость сосновых древостоев в урбоэкосистемах лесной опытной дачи РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2023. № 245. С. 93–111.
- Маслов А.А. Биологическое разнообразие коренных типов леса в заповедных лесных участках Московского региона // Лесоведение. 2022. № 6. С. 631–642.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Возрастная динамика некоторых типов сосновых насаждений Московского региона // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 2. С. 29–34.
- Полякова Г.А., Мерзленко М.Д., Глазунов Ю.Б., Коженкова А.А., Колганихина Г.Б., Мельник П.Г. Серебряноборское опытное лесничество — основная база биогенетических работ Института лесоведения РАН в средней полосе России // Лесохозяйственная информация. 2019. № 4. С. 67–78.

Прохоров В.Н. Инвазионный потенциал недотроги мелкоцветковой (*Impatiens parviflora* DC.) // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. 2018. Т. 63. № 2. С. 163–170.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 288 с.

Рысин Л.П. Леса Подмоскovie. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 255 с.

Рысин Л.П. Биогеоэкологические аспекты изучения леса. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 290 с.

Савельева Л.И. Устойчивость спелых сосняков Серебряноборского опытного лесничества в условиях антропогенного воздействия // Лесоведение. 2005. № 6. С. 54–63.

Савельева Л.И. Серебряноборское опытное лесничество – база многолетних стационарных исследований // Стационарные исследования влияния рекреации на лесные биогеоценозы. Тула: Гриф и К, 2008. 358 с.

Смирнова О.В., Чумаченко С.И. Концептуальная модель динамики напочвенного покрова // Вестник

Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2012. № 9. С. 94–102.

Список сосудистых растений с указанием их принадлежности к эколого-ценотическим группам [Электронный ресурс]. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html> (дата обращения: 22.12.2023).

Сукачев В.Н. Избранные труды: в трех томах. Том 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.

Татарников Д.В. Динамика структуры старовозрастного сосняка за 70-летний период наблюдений // Ботаника (исследования). Вып. 52. Минск: Колорград, 2023. С. 114–122.

Черненко Т.В., Пузаченко М.Ю., Беляева Н.Г., Котлов И.П., Морозова О.В. Характеристика и перспективы сохранения сосновых лесов Московской области // Лесоведение. 2019. № 5. С. 449–464.

Korotkov S., Stonozhenko L., Lezhnev D., Ereghina S. Pine plants formation in the North-Eastern Moscow region // AIP Conference Proceedings. AIP Publishing, 2023. T. 3011. №. 1.

Formation of Complex Pine Forests in the Serebryanny Bor Experimental Forestry Unit

Yu. B. Glazunov^{1,*}, S. A. Korotkov^{1,2}, D. V. Lezhnev¹, A. V. Titovets¹

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

²*Bauman Moscow State Technical University, Mytishchi branch,
1st Institutskaya st. 1, Mytishchi, Moscow Oblast, 141005 Russian Federation*

*E-mail: yu.b.glazunov@mail.ru

The paper deals with dynamics and development of complex pine forests of the Serebryanny Bor experimental forestry unit of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences at various stages of succession. The origins and future prospects of this group of forest types remain debatable. The subjects of the study were the old-growth pine stands and their natural regeneration after clear sanitary felling. It was found that most of the studied pine forests were of natural origin. At the age of over 150 years, pine stands maintain positive dynamics of growth in terms of wood stock. On average, the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) over 20 years was 1.7 m³/ha per year, and the average growth was 1.8 m³/ha per year. On all the study sites, the fastest growth under the canopy of pine forests was noted in small-leaved linden (*Tilia cordata* Mill.), which is omnipresent in the second storey and sometimes even reaches the first storey. The living ground cover is dominated by plants of the nemoral group. The process of nemoralisation occurs in all storeys of phytocoenoses. In case of catastrophic disturbances in clearings, a significant amount of natural regeneration of tree and shrub species can be observed. At the same time, Scots pine prevails quantitatively, but is significantly inferior to deciduous species in the rate of growth height-wise. Despite the participation of meadow species, the grass cover retains a forest appearance with a high proportion of nemoral group species. Scots pine is able to successfully regenerate after catastrophic disturbances, but the formation of pine forests is possible only in case of timely forestry activities.

Keywords: complex pine forests, Scots pine, formation, dynamics, succession, regeneration, forest stand, nemoralisation, living ground cover, ecological groups.

REFERENCES

- Chernen'kova T.V., Puzachenko M.Y., Belyaeva N.G., Kotlov I.P., Morozova O.V., Kharakteristika i perspektivy sokhraneniya sosnovykh lesov Moskovskoi oblasti (Characteristics and prospects of conservation of the pine forests of the Moscow region), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 449–464.
- Glazunov Y.B., Polyakova G.A., Korotkov S.A., Lezhnev D.V., Estestvennoe vozobnovlenie na vyrubkakh v Serebryanoborskom opytном lesnichestve (Natural reforestation in clearcut area in Serebryanoborsky Experimental Forestry), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2024, No. 2, pp. 74–83
<http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecogroup.html> (December 22, 2023).
- Korotkov S., Stonozenko L., Lezhnev D., Eregina S., Pine plants formation in the North-Eastern Moscow region, *AIP Conference Proceedings*, AIP Publishing, 2023, Vol. 3011, No. 1.
- Lezhnev D.V., Kulikova D.D., Polyakova G.A., Vosstanovitel'naya dinamika sosnovykh fitotsenozov na vyrubkakh v nadpoimennykh terrasakh reki Moskvy (Restorative dynamics of pine phytocenoses in clearcut areas in the floodplain terraces of the Moscow River), *Vestnik Rossiiskogo universiteta družby narodov. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti*, 2023, Vol. 31, No. 4, pp. 447–467.
- Lezhnev D.V., Lebedev A.V., Dinamika i ustoichivost' sosnovykh drevostoev v urboekosistemakh lesnoi opytной dachi RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva (Dynamics and stability of pine stands in the urboecosystems of the experimental forest dacha of the RSAU-Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2023, No. 245, pp. 93–111.
- Maslov A.A., Biologicheskoe raznoobrazie korennykh tipov lesa v zapovednykh lesnykh uchastkakh Moskovskogo regiona (Biodiversity of the native forest types in strict scientific forest reserves of the Moscow Region), *Lesovedenie*, 2022, No. 6, pp. 631–642.
- Megarran E., *Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie* (Ecological diversity and its measurement), Moscow: Mir, 1992, 184 p.
- Polyakova G.A., Melankholin P.N., Vozrastnaya dinamika nekotorykh tipov sosnovykh nasazhdenii Moskovskogo regiona (Age dynamics of some types of pine plantations in the Moscow region), *Lesnoi vestnik*, 2019, Vol. 23, No. 2, pp. 29–34.
- Polyakova G.A., Merzlenko M.D., Glazunov Y.B., Kozhenkova A.A., Kolganikhina G.B., Mel'nik P.G., Serebryanoborskoe opytное lesnichestvo – osnovnaya baza biogeotsenologicheskikh rabot Instituta lesovedeniya RAN v srednei polose Rossii (Serebryanoborsky Experimental Forestry district is the main base of biogeocenological research of the Institute of Forestry of the Russian Academy of Sciences in Central Russia), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2019, No. 4, pp. 67–78.
- Prokhorov V.N., Invazionnyi potentsial nedotrogi melkotsvetkovoi (*Impatiens parviflora* DC.) (The invasive potential of the *Impatiens parviflora* DC.), *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk*, 2018, Vol. 63, No. 2, pp. 163–170.
- Rysin L.P., *Biogeotsenologicheskie aspekty izucheniya lesa* (Biogeocoenological aspects of forest studies), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013, 290 p.
- Rysin L.P., *Lesa Podmoskov'ya* (Forests of the Moscow region), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 255 p.
- Rysin L.P., Savel'eva L.I., *Sosnovye lesa Rossii* (Pine forests of Russia), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008, 289 p.
- Savel'eva L.I., Serebryanoborskoe opytное lesnichestvo – baza mnogoletnykh statsionarnykh issledovaniy (Experimental Forestry District “Serebryanoborskoe” – a base for long-term stationary research), In: *Statsionarnye issledovaniya vliyaniya rekreatsii na lesnye biogeotsenozы* (Stationary studies of the impact of recreation on forest biogeocenoses), Tula: Grif i K, 2008, 358 p.
- Savel'eva L.I., Ustoichivost' spelykh sosnyakov Serebryanoborskogo opytного lesnichestva v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya (Stability of mature pine forests of Serebryanoborsk Experimental Forestry in the conditions of anthropogenic impact), *Lesovedenie*, 2005, No. 6, pp. 54–63.
- Smirnova O.V., Chumachenko S.I., Kontseptual'naya model' dinamiki napochvennogo pokrova (Framework model of the ground cover dynamics), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa - Lesnoi vestnik*, 2012, No. 9, pp. 94–102.
- Sukachev V.N., *Izbrannye trudy. Osnovy lesnoi tipologii i biogeotsenologii* (Selecta. Fundamentals of forest typology and biogeocoenology), Leningrad: Nauka, 1972, Vol. 1, 418 p.
- Tatarnikov D.V., Dinamika struktury starovozrastnogo sosnyaka za 70-letnii period nablyudenii (Dynamics of the structure of old-growth pine forest structure for 70-year monitoring period), In: *Botanika (issledovaniya)* (Botany (Research)), Minsk: Kolorgrad, 2023, Issue 52, pp. 114–122.
- Zhmylev P.Y., Ulanova N.G., Cherednichenko O.V., *Bioraznoobrazie floristicheskogo sostava fitotsenozov. Podkhody i metody* (Biodiversity of the floristic composition of phytocenoses. Approaches and methods), Moscow: MAKS Press, 2021, 112 p.

УДК: 630*181.62:630*181.65:630*811.4

ДОЛГОПЕРИОДНЫЕ КОЛЕБАНИЯ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА И ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ТЕЛЛЕРМАНОВСКИХ ДУБРАВАХ

© 2024 г. Н. Ф. Каплина^{а, *}^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: kaplina@inbox.ru

Поступила в редакцию 25.03.2024 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Колебания прироста и жизненного состояния дубрав лесостепи привело в XX в. к их ослаблению и усыханию с периодичностью около 25–45 лет. В условиях изменения климата возрастает актуальность изучения волновой динамики дубрав с целью анализа рисков усыхания дуба и возможностей их снижения. В статье представлены результаты изучения долгопериодных внутривековых колебаний с XIX в. радиального прироста ранней и поздней древесины ствола в 270-летней нагорной и 230-летней пойменной дубравах в сравнении с циклами в 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах. Возрастной тренд описан как вековой цикл, две ветви которого различны по периоду и амплитуде. В старовозрастных дубравах выделено по 5 циклов радиального прироста ствола дуба, в более молодых дубравах — по два периода. Жизненное состояние дуба оценивали по типу развития кроны, последний идентифицировали по ширине прироста ранней древесины. Первые 1–2 цикла — 50–70-летние, наиболее продолжительные, асинхронные в нагорной и пойменной старовозрастных дубравах, вызванные волновым самоизреживанием древостоев. Затем продолжительность циклов снижается до 25–40 лет: в пойменной дубраве — с конца XIX в., в нагорной — с начала XX в. Эти колебания синхронны во всех изученных дубравах как следствие засух и повреждения листьев насекомыми, их минимумы совпадают с волнами усыхания дуба. Рубки ухода повысили устойчивость 90-летней дубравы к долгопериодным колебаниям. *SV* индексов прироста в ней меньше, чем в остальных дубравах, в среднем в 1.3 раза, *SV* долгопериодной внутривековой составляющей — в 2 раза. Разреживание полога древостоев при волновом отпаде в 1960–1970-е гг., очевидно, повысило устойчивость дубрав к следующему долгопериодному циклу. Риск ослабления и усыхания дуба повышается в минимумах внутривековых циклов и зависит от их амплитуды. Также риск возрастает вблизи минимумов вековых циклов — в нагорных дубравах после 130-летнего возраста, в пойменных — после 60- и 190-летнего. Повышение вероятности усыхания дуба ожидается только в нагорных дубравах не ранее начала 2030-х гг.

Ключевые слова: дуб черешчатый, долгопериодные циклы, жизненное состояние, радиальный прирост, ранняя и поздняя древесина, риск ослабления и усыхания дуба.

DOI: 10.31857/S0024114824060029, **EDN:** NVPCJQ

Теллермановские дубравы расположены на южной границе лесостепи — в зоне риска в условиях изменения климата и сдвига границ природных зон. Для них характерны колебания прироста и жизненного состояния, что приводит к периодическому повышению риска ослабления и усыхания. В Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН изучение дубрав и основных факторов их волновой динамики — засух и вспышек насекомых-филлофагов — ведутся с середины 1940-х гг. (Дубравы ..., 1975; Состояние ..., 1989; Экосистемы ..., 2004). В XX в. особенно сильные депрессии дубрав в Европе повторялись с периодичностью около 25–45 лет (Состояние..., 1989; Бугаев, 2013; Losseau et al., 2020). С учетом этой

периодичности и современного состояния дубрав ожидается новая волна их отмирания (Бугаев и др., 2013). Согласно дендрохронологической реконструкции климата Воронежской области, XIX в. характеризовался в целом менее засушливыми условиями, чем XX — начало XXI в. (Соломина и др., 2017). На рубеже XX–XXI вв. в европейской части России влажная фаза сменилась сухой, за последние 15–20 лет в Воронежской области возросло число случаев почвенной засухи (Национальный доклад ..., 2021). В этих условиях возрастает актуальность изучения волновой динамики дубрав с целью анализа рисков усыхания дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и возможностей их снижения.

Старовозрастные лесостепные дубравы — уникальные памятники природы, сохранившиеся благодаря семенному происхождению, благоприятным лесорастительным условиям и охранному режиму (Царалунга, Царалунга, 2017). Анализ их радиального прироста позволяет изучить рост и развитие дуба черешчатого как в предыдущие века, так и на заключительном этапе онтогенеза.

Для прироста и жизненности дерева в варьирующих условиях среды характерны как кратковременные, так и долговременные изменения (Алексеев, 1989; Dobbertin, 2005). На примере Теллермановских дубрав цикличность жизненного состояния дерева описана как совокупность долговременной, средневременной и кратковременной составляющих (по длительности восстановления морфофункциональных частей кроны: скелетных осей, осей ветвления, облиственных побегов). Продолжительность долгопериодного цикла обусловлена длительностью усыхания и восстановления скелетных осей кроны. Долговременную составляющую предложено оценивать по типу развития кроны дуба, который определяется по мощности скелета кроны и тесно связан с приростом ранней древесины (РД) ствола. Прирост поздней древесины (ПД) характеризует потенциал жизненного состояния. В 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах выделено по два долгопериодных цикла с середины XX в. (Каплина, 2022).

Цель статьи — изучить долгопериодные внутривековые циклы радиального прироста, жизненного состояния и риска ослабления и усыхания дуба с XIX в. в 270-летней нагорной и 230-летней пойменной дубравах в сравнении с 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравами.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования — дубравы Теллермановского опытного лесничества.

Нагорные снытево-осоковые дубравы находятся на южной границе естественного распространения (Экосистемы ..., 2004). Древостои преимущественно семенного происхождения, I класса бонитета, сформированы дубом поздней феноформы. Старовозрастная дубрава естественного происхождения (кв. 15, 51°21'3" с.ш., 41°57'49" в.д.); изучены деревья поколения, возобновившегося в середине XVIII в. (возраст около 270 лет), состав 4Д3Ко2Лп1Я (Селочник, 2014), средний диаметр — 98 см, число стволов дуба — 8 шт. га⁻¹. 90-летние культуры дуба, созданные посевом по вырубке в 1932 г. (кв. 6, 51°20'53" с.ш., 41°58'35" в.д.), состав — 10Д+Я, средний диаметр — 31.4 см, средняя высота — 27.4 м, число стволов дуба — 360 шт. га⁻¹.

Пойменные ландышево-ежевичные дубравы естественного, преимущественно семенного происхождения, II класса бонитета, сформированы дубом ранней феноформы. Старовозрастная дубрава (кв. 30, 31, 51°20'00" с.ш., 41°59'01" в.д.), образовавшаяся в конце XVIII в. (возраст — около 230 лет), редина, средний диаметр дуба — 89 см. Дубрава 130-летнего возраста (кв. 47, 51°19'28" с.ш., 41°58'23" в.д.), состав — 10Д, средний диаметр — 40.9 см, средняя высота — 23.9 м, число стволов — 179 шт. га⁻¹.

В исследовании использовали керны, взятые на высоте ствола 1.3 м, по одному керну на дерево, у деревьев без сердцевинных гнилей. В нагорных старовозрастных древостоях доля числа таких деревьев дуба — менее половины (Чеботарев и др., 2019).

Керны в сырораствующем состоянии (либо после выдерживания в воде около 1 часа до достижения постоянных размеров) обработаны лезвием и отсканированы при разрешении 1200 dpi (размер пикселя — ≈0.02 мм). Ширину приростов измеряли с помощью компьютерной программы GetData Graph Digitizer 2.24. Перекрестное датирование проводили визуально по приросту ПД (для объектов исследования характерна его высокая погодичная синхронность у деревьев всех классов роста и развития), выпадение годичных колец не зафиксировано.

Анализ динамики прироста выполняли, начиная с возраста дуба, в котором сосуды и прирост РД достигают размеров, характерных для зрелой древесины (в данной работе принят 30 лет в нагорных и 40 лет в пойменных дубравах).

Жизненное состояние дуба в долгопериодной вековой и внутривековой динамике оценивали по типам развития кроны (Каплина, Селочник, 2009, 2015). Классификация может применяться в условиях различных естественных и антропогенных факторов, а также для отдельно стоящих деревьев. Типы развития кроны идентифицировали по ширине прироста РД: у деревьев раскидистого типа кроны (Р) — лучшего развития, годичный прирост РД составляет более 0.8 мм, у деревьев зонтиковидного типа (З) — среднего развития — в пределах 0.4–0.8 мм, узкокронного типа (У) — до 0.4 мм (Каплина, 2019).

Деревья дуба, сходные по развитию крон и по динамике радиального прироста, объединили в группы, их временные ряды прироста получили как средние по деревьям. Группы деревьев обозначены по первым буквам типов развития крон в экстремумах векового цикла радиального прироста. В 270-летней нагорной дубраве изучены три группы деревьев дуба II–III классов роста и развития по Крафту: 1) Р-З-З (2 дерева) — в первом максимуме — раскидистого типа развития крон, в мини-

Таблица 1. Средний прирост (мм) и коэффициент вариации прироста (*CV*, %) дендрохронологических рядов РД и ПД в дубравах различных возрастов по группам деревьев

Показатель	Часть годового кольца	Группа деревьев	Нагорные дубравы		Пойменные дубравы	
			Возраст (временной интервал)			
			90 лет (1962–2014 гг.)	270 лет (1781–2018 гг.)	130 лет (1933–2016 гг.)	230 лет (1831–2017 гг.)
Средний прирост	РД	1	1.00	0.58	0.85	0.85
		2	0.72	0.59	0.55	—
		3	0.48	0.47	0.41	—
	ПД	1	1.55	0.92	1.20	1.00
		2	1.13	0.87	0.94	—
		3	0.75	0.66	0.82	—
CV	РД	1	16	28	22	24
		2	21	21	22	—
		3	29	34	28	—
	ПД	1	34	92	50	58
		2	44	48	48	—
		3	50	56	51	—

муме и втором максимуме – зонтиковидного типа, 2) 3-3-3 (3 дерева) и 3) 3-У-3 (4 дерева), их средние диаметры без коры соответственно 84, 78 и 60 см. В пойменной 230-летней дубраве изучена одна группа деревьев II класса роста и развития, 3-Р-Р (3 дерева, средний диаметр без коры – 87 см). В более молодых дубравах выделено по 3 группы деревьев (по 10 деревьев в группе), соответственно I-II, III и IV классов роста и развития. Средние диаметры без коры в 90-летней нагорной дубраве в группах Р-Р, Р-3 и 3-У соответственно 42, 32, 23 см, в 130-летней пойменной – в группах Р3-Р, 3-3 и У-3 соответственно 52, 39, 33 см.

Характеристики полученных дендрохронологических рядов представлены в табл. 1.

Возрастной тренд описан как вековой цикл, две ветви которого различаются по параметрам. Параметры ветвей векового цикла оценивали на отрезках временного ряда, включающих максимум и минимум цикла, по уравнению (1):

$$y = y_0 + A \sin\left(\frac{2\pi(x - c)}{T}\right), \tag{1}$$

где *y* – радиальный прирост; *x* – календарный год; *y*₀ – величина радиального прироста при нулевом значении синусоиды; π – число пи ≈ 3.14 ; *T*, *A* и *c* – период, амплитуда и начальная фаза векового цикла.

Временной ряд индексов прироста получали вычитанием возрастного тренда из временного ряда прироста. С целью анализа изменений параметров циклов во времени (как в связи с изменением ведущих факторов, так и в результате сложения нескольких колебаний) их оценивали на

интервалах временного ряда индексов прироста с частичным наложением и последовательным смещением по уравнению (2):

$$y = A \sin\left(\frac{2\pi(x - c)}{T}\right), \tag{2}$$

где *y* – долгопериодная составляющая прироста; *x* – календарный год; π – число пи ≈ 3.14 ; *T*, *A* и *c* – период, амплитуда и начальная фаза цикла. На основе этих вычислений получали временной ряд долгопериодной внутривековой составляющей прироста.

Коэффициенты вариации (*CV*) индексов прироста и его долгопериодной составляющей получали по уравнению (3):

$$CV = \frac{\sigma}{\bar{x}} 100, \tag{3}$$

где σ – среднеквадратическое отклонение соответствующего показателя, $\bar{x}$ – среднеарифметическое радиального прироста.

Для вычислений использовали программные пакеты Excel и Statistica. Различия величин оценивали с помощью дисперсионного анализа на уровне $\alpha \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученные дубравы двух контрастных экотопов различаются историей роста и развития. Наиболее сильные изменения радиального прироста дуба происходили в вековых циклах (возрастные

тренды). В 270- и 90-летних нагорных дубравах, возобновившихся на вырубках (Экосистемы ..., 2004), первая ветвь векового цикла радиального прироста — нисходящая, вторая ветвь — восходящая. В 230- и 130-летних пойменных дубравах, очевидно начавших рост под пологом (Демаков, Исаев, 2015), первая вековая ветвь — восходящая, вторая — нисходящая (рис. 1). Первая ветвь векового цикла ограничена возрастом дуба 150–170 лет, вторая ветвь продолжается до возраста 200–250 лет. Вековые циклы асинхронны как между старовозрастными нагорной и пойменной дубравами, так и в пределах экотопов между старовозрастными и более молодыми дубравами, что указывает на их эндогенные причины.

В 270-летней дубраве радиальный прирост группы деревьев быстрого начального роста (Р-З-З) на нисходящей ветви выше, а на восходящей — ниже,

чем групп среднего (З-З-З) и замедленного роста (З-У-З).

В старовозрастных нагорной и пойменной дубравах выделено по пять циклов радиального прироста (рис. 1, рис. 2), в более молодых дубравах — по два цикла, как и в предыдущей работе, где возрастной тренд описывали монотонными функциями (Каплина, 2022). В табл. 2 и табл. 3 приведены характеристики выделенных циклов прироста.

Коэффициенты вариации индексов прироста и его долгопериодной внутривековой составляющей

CV индексов прироста в старовозрастных нагорной и пойменной дубравах в среднем одинаковы, изменяясь по циклам в пределах: прироста РД — соответственно 14–21% и 15–21%, прироста ПД — соответственно 40–45% и 32–53%. В 130-летней пойменной дубраве эти

Таблица 2. Средний прирост РД и ПД (мм) и коэффициенты вариации (%) индексов прироста и его долгопериодной внутривековой составляющей по циклам в 270-летней нагорной и 230-летней пойменной дубравах

Показатель	Часть годового кольца	Группа деревьев	Номер цикла				
			1	2	3	4	5
Нагорная дубрава, 270 лет							
Средний прирост	РД	Р-З-З	0.70	0.51	0.43	0.49	0.55
		З-З-З	0.54	0.51	0.58	0.64	0.73
		З-У-З	0.44	0.35	0.42	0.68	0.66
	ПД	Р-З-З	1.42	0.49	0.48	0.43	0.39
		З-З-З	1.16	0.71	0.75	0.69	0.89
		З-У-З	0.79	0.38	0.52	0.96	0.68
CV индексов	РД	Р-З-З	14	17	15	25	17
		З-З-З	17	16	13	18	17
		З-У-З	19	23	15	19	13
	ПД	Р-З-З	39	58	48	49	37
		З-З-З	42	36	42	43	48
		З-У-З	42	42	32	42	34
CV циклической составляющей	РД	Р-З-З	9	14	9	16	12
		З-З-З	6	4	5	13	12
		З-У-З	11	21	5	13	10
	ПД	Р-З-З	17	51	19	26	46
		З-З-З	11	13	13	32	37
		З-У-З	15	25	11	23	26
Пойменная дубрава, 230 лет							
Средний прирост	РД	З-Р-Р	0.68	0.82	1.09	0.98	0.82
	ПД		0.96	1.07	1.64	0.96	0.54
CV индексов	РД	З-Р-Р	16	15	21	15	16
	ПД		53	32	52	38	44
CV циклической составляющей	РД	З-Р-Р	9	12	9	5	6
	ПД		19	27	20	13	24

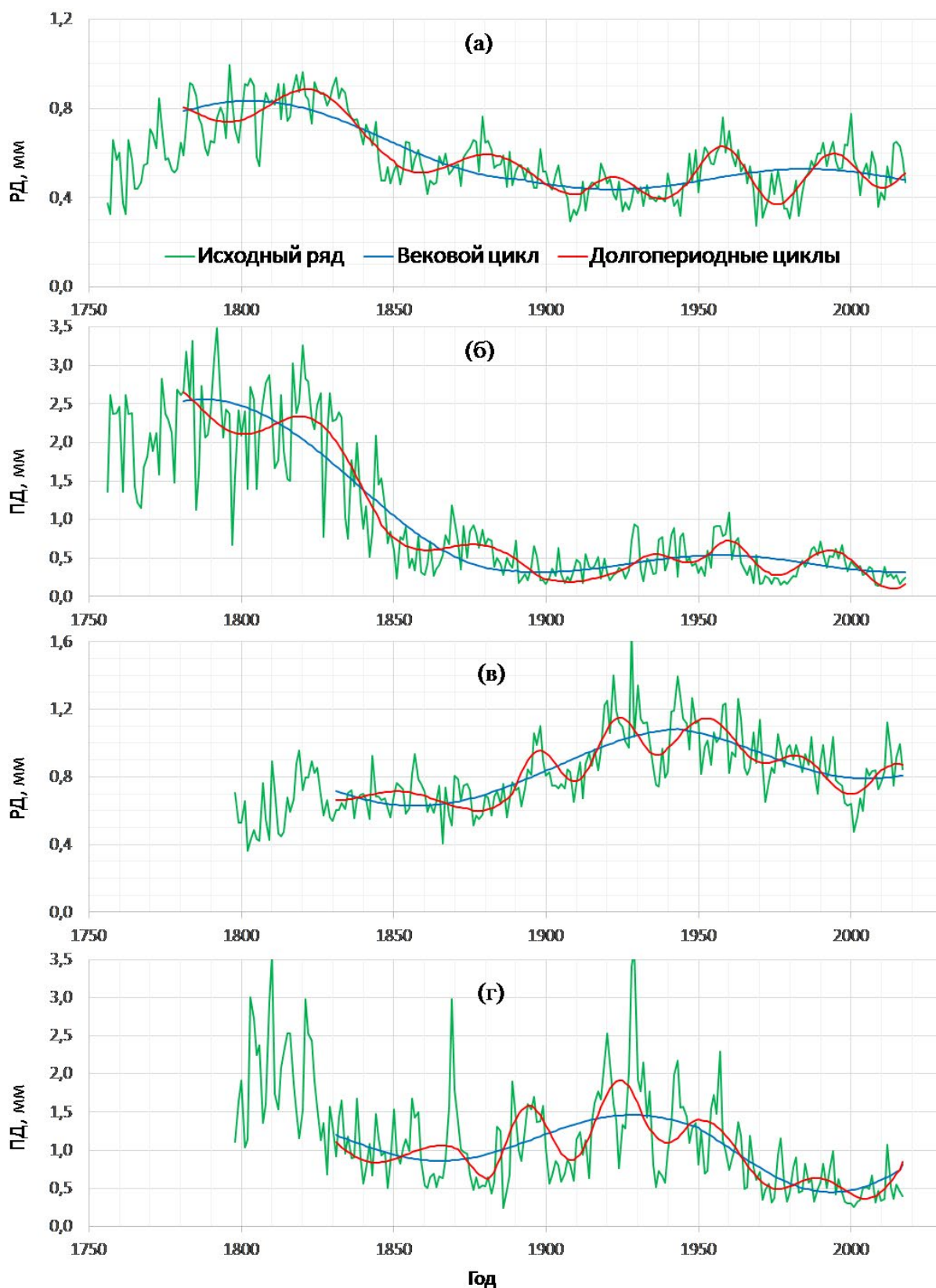


Рис. 1. Исходные временные ряды, долгопериодные вековые и внутривековые циклы радиального прироста РД (а, в) и ПД (б, г) на примере групп деревьев: Р-З-З в 270-летней нагорной (а, б) и З-Р-Р в 230-летней пойменной (в, г) дубравах.

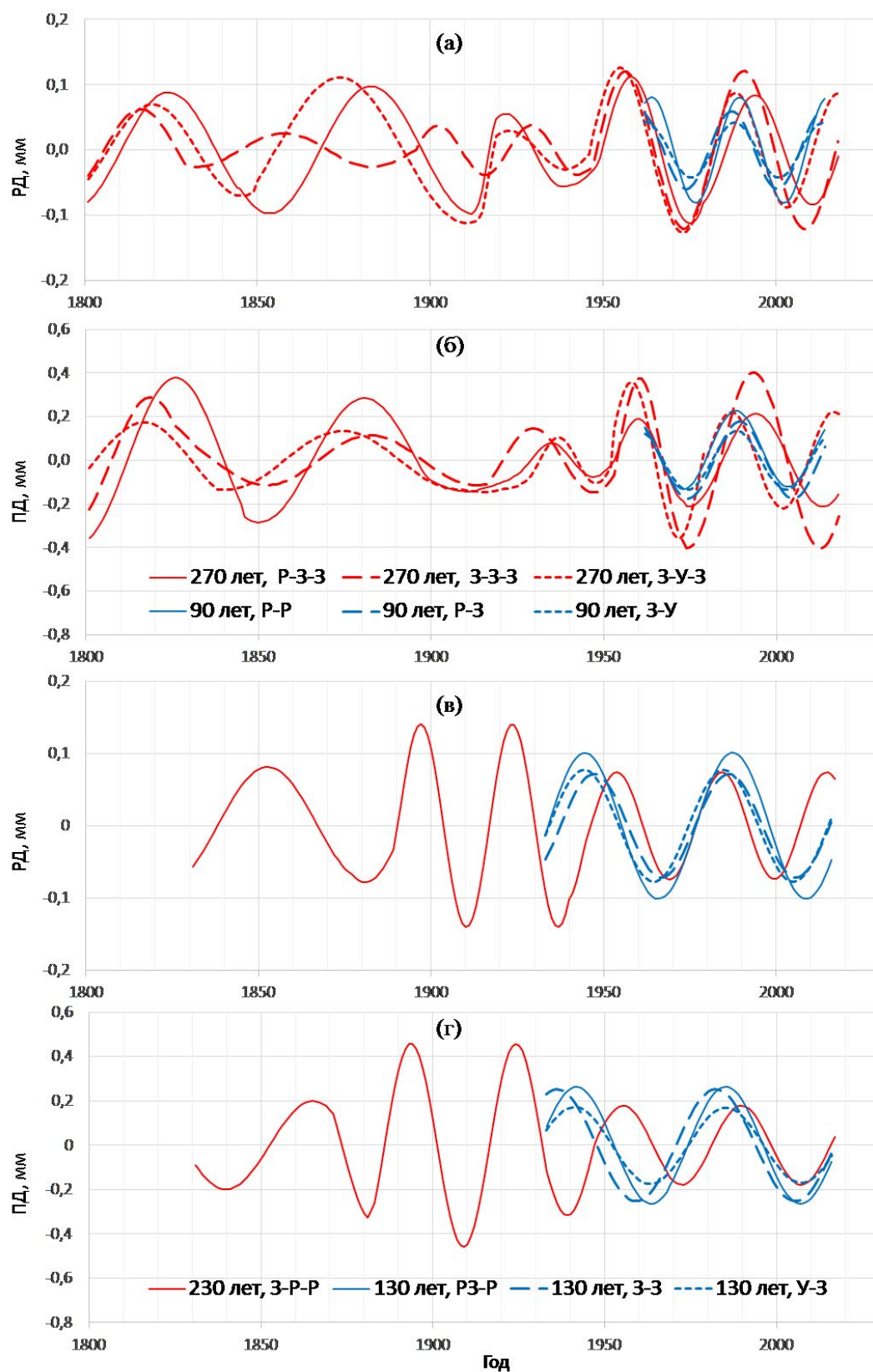


Рис. 2. Долгопериодные внутривековые составляющие радиального прироста РД (а, в) и ПД (б, г) в нагорных (а, б) и пойменных (в, г) дубах разного возраста по группам развития крон деревьев.

Таблица 3. Средний прирост РД и ПД (мм) и коэффициенты вариации (%) индексов прироста и его долгопериодной внутривековой составляющей по циклам в 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах

Показатель	Часть годового кольца	Группа деревьев	Нагорная дубрава		Группа деревьев	Пойменная дубрава	
			Номер цикла			Номер цикла	
			1	2		1	2
Средний прирост	РД	Р-Р	1.05	0.95	РЗ-Р	0.73	0.98
		Р-З	0.82	0.65	З-З	0.49	0.62
		З-У	0.60	0.41	У-З	0.32	0.49
	ПД	Р-Р	1.84	1.34	РЗ-Р	1.04	1.37
		Р-З	1.44	0.93	З-З	0.85	0.99
		З-У	1.03	0.58	У-З	0.65	0.95
CV индексов	РД	Р-Р	12	14	РЗ-Р	16	17
		Р-З	13	14	З-З	17	19
		З-У	12	15	У-З	16	20
	ПД	Р-Р	24	33	РЗ-Р	50	47
		Р-З	25	39	З-З	43	51
		З-У	24	43	У-З	40	53
CV циклической составляющей	РД	Р-Р	6	6	РЗ-Р	10	8
		Р-З	5	7	З-З	10	8
		З-У	5	7	У-З	17	12
	ПД	Р-Р	5	9	РЗ-Р	17	15
		Р-З	7	13	З-З	19	20
		З-У	8	16	У-З	17	14

показатели прироста РД и ПД близки к величинам старовозрастных дубрав – соответственно 16–19% и 44–50%. В 90-летней нагорной дубраве CV индексов прироста как РД, так и ПД заметно ниже, особенно ПД, – соответственно 12–14% и 24–38%, что объясняется благоприятным влиянием 3-кратных рубок ухода.

CV долгопериодных составляющих прироста в старовозрастных нагорной и пойменной дубравах также сходны, изменяясь по циклам в пределах: прироста РД – соответственно 6–14% и 5–12%, прироста ПД – 14–36% и 13–27%. В 130-летней пойменной дубраве этот показатель РД близок к величинам старовозрастных дубрав – 9–12%, прироста ПД – несколько ниже – 16–18%. В 90-летней нагорной дубраве CV долгопериодных составляющих прироста РД и ПД низкие (как и CV индексов прироста) – соответственно 5–7% и 7–13%. Это говорит о меньшем влиянии здесь долгопериодных циклов, что объясняет устойчивость молодой нагорной дубравы в период массового усыхания дуба в первой половине 1970-х гг.

*Долгопериодные внутривековые циклы
и их параметры*

Ряд исследований показал, что в центре и на юге Европы деревья различных видов дуба, усохшие в

2010-х гг., начали снижать радиальный прирост за 20–30 и более лет до усыхания. Различия между выжившими и впоследствии усохшими деревьями увеличивались после засух – выжившие деревья восстанавливали прирост, т.е. цикличность их прироста была более выражена, чем у усохших (Colangelo et al., 2018; Losseau et al., 2020; Sánchez-Salguero et al., 2020; Petritan et al., 2021). Долгопериодная цикличность обусловлена процессами повреждения и восстановления дерева. Следовательно, внезапное долговременное изменение хода роста дуба всех рангов развития после засухи 1972 г. может быть связано с нарушением работы камбия или отмиранием корней деревьев (Сапанов, 2019). Так, в изученном старовозрастном нагорном древостое прирост РД угнетенных деревьев группы З-У-З оставался ниже 0.4 мм с середины 1880-х гг. по 1930 г. (табл. 2, циклы 2 и частично 3). Это характеризует переход от зонтиковидного типа развития кроны (с большей долей первичных ветвей) к узкокронному типу (с минимумом первичных ветвей). Затем эти деревья увеличили прирост и улучшили развитие кроны в вековом цикле, что обеспечило их выживание. Можно полагать, что в годы минимумов векового и внутривекового циклов происходит существенное усыхание деревьев, утративших способность к восстановлению скелетных ветвей.

Таблица 4. Период (лет) и амплитуда (мм) долгопериодных внутривековых циклов прироста РД и ПД в старовозрастных дубравах

Показатель	Часть годового кольца	Группа деревьев	Номер цикла				
			1	2	3	4	5
Нагорная дубрава, 270 лет							
Период	РД	Р-3-3	55 ^{ab*}	59 ^{ab}	33 ^{cd}	34 ^c	33 ^{cd}
		3-3-3	42 ^{bc}	51 ^b	27 ^e	33 ^{cd}	36 ^c
		3-У-3	52 ^b	74 ^a	32 ^d	36 ^c	30 ^d
	ПД	Р-3-3	56 ^{ab}	61 ^a	24 ^e	28 ^d	39 ^c
		3-3-3	45 ^{bc}	61 ^a	35 ^c	27 ^d	38 ^c
		3-У-3	55 ^{ab}	67 ^a	22 ^e	27 ^d	30 ^d
Амплитуда	РД	Р-3-3	0.09 ^{cd}	0.10 ^c	0.06 ^d	0.11 ^c	0.08 ^{cd}
		3-3-3	0.06 ^d	0.03 ^c	0.04 ^c	0.12 ^c	0.12 ^c
		3-У-3	0.07 ^d	0.11 ^c	0.03 ^c	0.13 ^c	0.09 ^{cd}
	ПД	Р-3-3	0.38 ^a	0.29 ^{ab}	0.08 ^{cd}	0.19 ^b	0.21 ^b
		3-3-3	0.29 ^{ab}	0.11 ^c	0.15 ^{bc}	0.38 ^a	0.40 ^a
		3-У-3	0.17 ^{bc}	0.13 ^c	0.11 ^c	0.36 ^a	0.22 ^b
Пойменная дубрава, 230 лет							
Период	РД	3-Р-Р	58 ^a	27 ^e	То же, что во 2-м цикле	30 ^{de}	То же, что в 4-м цикле
	ПД		51 ^{ab}	32 ^d		35 ^{cd}	
Амплитуда	РД		0.08 ^d	0.14 ^c		0.07 ^d	
	ПД		0.20 ^{bc}	0.46 ^a		0.18 ^{bc}	

* Таблицы 4 и 5: если в обозначении величин нет одинаковых букв, различие между ними значимо на уровне 0.05. Сравнение проведено по каждому параметру цикла, совместно для всех объектов исследования и совместно для РД и ПД.

В 270-летней нагорной дубраве на нисходящей ветви векового цикла (ориентировочно 1800–1910 гг.) выделены первые два цикла, наиболее продолжительные и сходные по периоду и амплитуде: прироста РД в среднем соответственно 56 лет и 0.08 мм, прироста ПД — 58 лет и 0.23 мм (рис. 2, табл. 4). В период 1-го цикла также отмечены колебания, вдвое меньшие по периоду и амплитуде, лишь незначительно влияющие на динамику прироста. В начале восходящей вековой ветви, очевидно после разреживания полога (1910–1950 гг.), выделен 3-й цикл, самый короткий, вдвое меньший по периоду и амплитуде, чем предыдущие. На восходящую ветвь и вторую нисходящую ветвь векового цикла (1950–2018 гг.) пришлось два цикла, сходных с предыдущим циклом по периоду и наибольших по амплитуде: прироста РД в среднем соответственно 34 года и 0.11 мм, прироста ПД — 32 года и 0.29 мм. Прирост РД в этих циклах изменялся от максимума до минимума цикла более чем на 0.2 мм — ширину ряда сосудов РД, соответственно ухудшался тип развития кроны (усыхали скелетные ветви).

В 230-летней пойменной дубраве значимые параметры удалось вычислить лишь в среднем для смежных циклов, кроме первого цикла. На минимум векового цикла, очевидно, под пологом

материнского поколения (примерно 1830–1890 гг.) пришелся 1-й, наиболее продолжительный цикл, сходный с двумя первыми циклами старовозрастной нагорной дубравы по периоду и амплитуде: прироста РД соответственно 58 лет и 0.08 мм, прироста ПД — 51 год и 0.20 мм (рис. 2, табл. 4). На восходящей ветви векового цикла, видимо, после распада верхнего полога (1890–1945 гг.) выделено два цикла, с примерно вдвое меньшим периодом и вдвое большей амплитудой: прироста РД соответственно 27 лет и 0.14 мм, прироста ПД — 32 года и 0.46 мм. На нисходящей ветви и втором минимуме векового цикла (1946–2017 гг.) обнаружено два цикла, как и в нагорной дубраве, сходных по периоду с предыдущими циклами, а по амплитуде — с циклами первого интервала: прироста РД соответственно 30 лет и 0.07 мм, прироста ПД — 35 лет и 0.18 мм.

В 90-летней нагорной дубраве значимые параметры удалось вычислить лишь в среднем для двух циклов. Изученный интервал (1961–2014 гг.) приходится на максимум и нисходящую ветвь векового цикла, как и в старовозрастной нагорной дубраве в близком возрасте. Выделенные два цикла по периоду близки к последним трем циклам старовозрастной дубравы, а по амплитуде — к ее первым

Таблица 5. Период (лет) и амплитуда (мм) внутривековых долгопериодных циклов прироста РД и ПД в 90-летней нагорной и 130-летней пойменной дубравах

Часть годового кольца	Группа деревьев	Нагорная дубрава		Группа деревьев	Пойменная дубрава	
		Период	Амплитуда		Период	Амплитуда
		Номер цикла			Номер цикла	
		1 и 2			1 и 2	
РД	Р-Р	26 ^d	0.08 ^d	РЗ-Р	43 ^c	0.10 ^d
	Р-З	26 ^d	0.06 ^c	З-З	39 ^{cd}	0.07 ^{de}
	З-У	26 ^d	0.04 ^c	У-З	41 ^{cd}	0.08 ^d
ПД	Р-Р	31 ^d	0.18 ^b	РЗ-Р	44 ^c	0.26 ^a
	Р-З	30 ^d	0.18 ^b	З-З	44 ^c	0.17 ^b
	З-У	28 ^d	0.13 ^c	У-З	46 ^c	0.25 ^a

циклам: прироста РД в среднем соответственно 26 лет и 0.06 мм, прироста ПД – 30 лет и 0.16 мм (рис. 2, табл. 5).

В 130-летней пойменной дубраве значимые параметры также вычислены в среднем для двух циклов. Интервал 1930–2016 гг. приходится на минимум и восходящую ветвь векового цикла (как и в старовозрастной пойменной). Выделенные два цикла, как и ожидалось, промежуточные по периоду между первыми двумя циклами старовозрастной пойменной дубравы. По амплитуде они сравнимы с первым и двумя последними циклами старовозрастной пойменной дубравы: прироста РД в среднем соответственно 41 год и 0.08 мм, прироста ПД – 45 лет и 0.23 мм.

Синхронность внутривековых долгопериодных циклов

Циклы старовозрастных нагорной и пойменной дубрав асинхронны ориентировочно до 1900 г., но при этом сходны по периоду и амплитуде (рис. 2). Период этих циклов почти в 2 раза больше, чем последующих. Наиболее вероятна эндогенная причина выделенных колебаний (как и векового цикла) – конкуренция, волновой отпад и разреживание полога в процессе роста и развития древостоя. Отметим, что продолжительность циклов в большинстве случаев не различалась по группам развития деревьев, в отличие от их амплитуды, чаще более низкой в группах менее развитых деревьев. Долгопериодные колебания прироста и плотности древостоев взаимосвязаны и могут быть вызваны самоизреживанием, сменой поколений, рубками (Cho, Boerner, 1995; Nowacki, Abrams, 1997; McEwan, McCarthy, 2008; Демаков, Исаев, 2015; Rubio-Cuadrado et al., 2018; Scharnweber et al., 2019; Мерзленко, 2021).

Колебания с периодом около 30 лет в 230-летней пойменной дубраве начались раньше (1880-е гг.), чем в 270-летней нагорной (1920-е гг.), и их начальная амплитуда была значительно больше. С XX в. характерна значительная синхронность

долгопериодных внутривековых циклов всех изученных нагорных и пойменных дубрав со сдвигом в пределах 10 лет. Период данных циклов сходен с периодами сильных засух в регионе центральной лесостепи, а также периодом цикла Брикнера (Matveev et al., 2016). Минимумы этих синхронных циклов совпадают с волнами массового усыхания дуба. В 2000-е гг., в последнем минимуме, наблюдалось ухудшение жизненного состояния и повышенный отпад дуба (Каплина, Жиренко, 2012). Очевидно, ведущая причина этих колебаний радиального прироста – экзогенная. Установлено, что с середины 1940-х гг. основные факторы ослабления и усыхания дуба в Теллермановском лесу – засухи и насекомые-филлофаги (Дубравы ..., 1975; Состояние ..., 1989; Эко-системы ..., 2004; Рубцов, Уткина, 2008). Продолжительность восходящей ветви цикла достаточна для восстановления скелетных осей и типа развития кроны. Это свидетельствует об адаптации структуры кроны дуба к цикличности засух и повреждению филлофагами (Каплина, 2022).

Минимум 4-го цикла радиального прироста в пойменных дубравах наступил несколько раньше, чем в нагорных. Так, минимум прироста РД в старовозрастной и 130-летней пойменных дубравах пришелся в среднем на вторую половину 1960-х гг., в старовозрастной и 90-летней нагорных дубравах – на первую половину 1970-х гг. Это соответствует зафиксированному более раннему началу массового усыхания дуба в пойме по сравнению с нагорной частью Теллермановского леса (Состояние..., 1989).

Риск усыхания дуба

В 270-летней нагорной дубраве наиболее опасными были два внутривековых долгопериодных цикла. Средний по амплитуде – 2-й цикл, минимум которого наложился на минимум векового цикла в начале 1900-х гг., очевидно ускорив и усилив последний. Наибольший по амплитуде – 4-й цикл, с минимумом в начале 1970-х гг., сопровождался массовым усыханием дуба,

хотя и пришелся на второй вековой максимум. В старовозрастных нагорных дубравах число деревьев дуба снизилось за первую половину XX в. примерно в 2 раза, за вторую его половину — в 3 раза — до $15-20 \text{ га}^{-1}$ (Экосистемы ..., 2004). 5-й цикл, с несколько меньшей амплитудой и минимумом в 2000-х годах, не вызвал массового усыхания дуба, несмотря на то что пришелся на нижнюю часть нисходящей вековой ветви. Так, в изученном 270-летнем насаждении в 1983–2009 гг. около 80% живых деревьев дуба относились к 1 и 2 категориям состояния, усохло около 10% их числа (Селочник, 2014). Очевидно, это объясняется разреженным пологом дубравы в результате предыдущего усыхания. Возможен высокий риск усыхания дуба в минимуме прогнозируемого, 6-го цикла, предположительно, не ранее начала 2030-х гг., поскольку его минимум наложится на второй минимум вековой цикличности. Этот вывод в большей степени касается угнетенных деревьев (группа 3-У-3). Конкуренция негативно влияет на рост и повышает чувствительность к климату старовозрастных древостоев (Petritan et al., 2021). Деревья с более развитыми кронами имеют лучшие перспективы в основном благодаря вековой динамике прироста РД, хотя они и достигли предельного возраста дуба семенного происхождения в насаждениях лесостепи (Царалунга, Царалунга, 2017). Деревья-долгожители погибают, скорее, из-за внешнего воздействия или возмущающего события, а не из-за генетически запрограммированного старения их меристем (Piovesan, Biondi, 2021). В нагорной дубраве 220–240-летнего возраста доля гнилей в объеме ствола составила 40%, что ослабило прочность стволов и вызвало буреломы и ветровалы (Чеботарёв и др., 2019).

В 90-летней дубраве 1-й цикл, синхронный с 4-м циклом старовозрастных дубрав, но меньший по амплитуде и оказавшийся вблизи максимума векового цикла, не вызвал усыхания дуба. Последний, 2-й цикл, с минимумом в начале 2000-х гг., был, возможно, более опасен, поскольку пришелся на нижнюю половину вековой нисходящей ветви. В минимуме прогнозируемого, 3-го цикла, ожидается повышенный риск усыхания дуба, т.к. он может усилить вековой минимум аналогично 2-му циклу старовозрастной нагорной дубравы.

В старовозрастной пойменной дубраве наибольший риск ослабления дуба был в минимумах 1-го (около 1880 г.) и 5-го циклов (около 2000 г.), наложившихся на вековые минимумы. Прогнозируемый цикл, скорее всего, не будет опасным, поскольку ожидается повышение прироста на восходящей ветви вековой цикличности.

В 130-летней пойменной дубраве наибольший риск был в минимуме 1-го цикла (середина 1960-х гг.) вблизи минимума векового цикла, аналогично 1-му циклу старовозрастной пойменной дубравы.

Это подтверждается массовым усыханием здесь дуба во второй половине 1960-х — первой половине 1970-х гг. Разреживание полога способствовало улучшению развития крон выживших деревьев и тем самым адаптации дуба к повторяющимся засухам (Каплина, 2022). Минимум прогнозируемого цикла, как и в старовозрастной пойменной дубраве, вряд ли будет критичным, поскольку придется на максимум 2-го векового цикла.

Таким образом, риск усыхания дуба повышается в минимуме внутривекового цикла и зависит от его амплитуды и близости к минимуму векового цикла. Риск усыхания дуба в минимумах вековых циклов в нагорных дубравах повышен, начиная с возраста 130 лет, в пойменных — 60 и 190 лет.

ВЫВОДЫ

1. В старовозрастных дубравах двух контрастных экотопов с различной историей развития и асинхронностью вековых циклов выявленные первые 1–2 долгопериодных цикла прироста оказались наиболее продолжительными, 50–70-летними. Эти циклы в нагорной и пойменной дубравах асинхронны, что указывает на их эндогенную природу — волновое самоизреживание древостоев.

2. С конца XIX в. в пойменной дубраве и начала XX в. в нагорной продолжительность циклов снижается до 25–40 лет, колебания синхронны во всех дубравах со сдвигом в пределах 10 лет, что говорит об их экзогенных причинах — засухах и повреждении листьев насекомыми.

3. В 90-летней дубраве в результате рубок ухода *CV* индексов прироста меньше, чем в остальных дубравах, в среднем в 1.3 раза, *CV* долгопериодной внутривековой составляющей — в 2 раза. Это объясняет устойчивость дубравы в период массового усыхания дуба в 1970-е гг. Разреживание полога древостоя при волновом отпаде также повышает устойчивость дубрав к следующему долгопериодному циклу.

4. Риск ослабления и усыхания дуба повышается в минимуме внутривекового цикла и зависит от его амплитуды и близости к минимуму векового цикла. Риск усыхания дуба в минимумах вековых циклов в нагорных дубравах повышен, начиная с возраста 130 лет, в пойменных — 60 и 190 лет. Значительное повышение вероятности усыхания дуба ожидается только в нагорных дубравах не ранее начала 2030-х гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Бугаев В.А., Мусиевский А.Л., Царалунга В.В. Дубравы лесостепи. Воронеж: ВГЛТА, 2013. 247 с.

- Демаков Ю.П., Исаев А.В. Закономерности динамики радиального прироста деревьев дуба в пойменных лесах заповедника // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 7. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2015. С. 139–156.
- Дубравы лесостепи в биогеоценотическом освещении / Под ред. А.А. Молчанова. М.: Наука, 1975. 374 с.
- Каплина Н.Ф. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2 (42). С. 17–25.
- Каплина Н.Ф. Цикличность радиального прироста ствола и жизненного состояния дуба черешчатого в нагорной и пойменной дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2022. № 1. С. 21–33.
- Каплина Н.Ф., Жиренко Н.Г. Динамика фитомассы листьев, состояния и развития крон деревьев нагорной дубравы юго-восточной лесостепи в неблагоприятных условиях последнего десятилетия // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2012. № 2 (16). С. 3–11.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средневозрастных насаждениях лесостепи // Лесоведение. 2009. № 3. С. 32–42.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контррастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.
- Мерзленко М.Д. Обоснование теории волнообразного роста хвойных лесных культур // Лесной вестник. 2021. Т. 25. № 2. С. 5–9.
- Национальный доклад «Глобальный климат и почвенный покров России: проявления засухи, меры предупреждения, борьбы, ликвидация последствий и адаптивные меры (сельское и лесное хозяйство)». Том 3. М.: Изд-во МБА, 2021. 700 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Институт лесоведения РАН, 2008. 302 с.
- Сапанов М.К. Климатогенные факторы внезапного изменения хода роста дерева // Поволжский экологический журнал. 2019. № 2. С. 253–263.
- Селочник Н.Н. Многолетняя динамика старовозрастных насаждений Теллермановских дубрав // Лесоведение. 2014. № 2. С. 59–68.
- Соломина О.Н., Бушуева И.С., Долгова Е.А. Засухи Восточно-Европейской равнины по гидрометеорологическим и дендрохронологическим данным. М.-СПб.: Нестор-История, 2017. 360 с.
- Состояние дубрав лесостепи / Под ред. А.Я. Орлова, В.В. Осипова. М.: Наука, 1989. 230 с.
- Царалунга В.В., Царалунга А.В. Долголетие деревьев дуба и дубовых древостоев // Лесотехнический журнал. 2017. № 1 (25). С. 25–32.
- Чеботарёв П.А., Чеботарёва В.В., Стороженко В.Г. Гнилевые фауны спелых и перестойных дубовых древостоев Теллермановского опытного лесничества // Лесоведение. 2019. № 1. С. 49–56.
- Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. В.В. Осипова. М.: Наука, 2004. 340 с.
- Dobbertin M. Tree Growth as Indicator of Tree Vitality and of Tree Reaction to Environmental Stress: a Review // European Journal of Forest Research. 2005. V. 124. № 4. P. 319–333.
- Cho D.-S., Boerner R.E.J. Dendrochronological analysis of the canopy history of two Ohio old-growth forests // Plant Ecology. 1995. V. 120. № 2. P. 173–183.
- Colangelo M., Camarero J.J., Ripullone F., Gazol A., S'anchez-Salguero R., Oliva J., Redondo M.A. Drought decreases growth and increases mortality of coexisting native and introduced tree species in a temperate floodplain forest // Forests. 2018. V. 9. № 4. P. 205.
- Losseau J., Jonard M., Vincke C. Pedunculate oak decline in southern Belgium: a long-term process highlighting the complex interplay among drought, winter frost, biotic attacks, and masting // Canadian Journal of Forest Research. 2020. V. 50. № 4. P. 380–389.
- Matveev S.M., Chendev Yu.G., Lupo A.R., Hubbard J.A., Timashchuk D.A. Climatic changes in the east-european forest-steppe and effects on scots pine productivity // Pure and Applied Geophysics. 2016. V. 174. № 1. P. 427–443.
- McEwan R.W., McCarthy B.C. Anthropogenic disturbance and the formation of oak savanna in central Kentucky, USA // Journal of Biogeography. 2008. V. 35. № 5. P. 965–975.
- Nowacki G.J., Abrams M.D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from p resettlement – Origin Oaks // Ecological Monographs. 1997. V. 67. № 2. P. 225–249.
- Petrutan A.M., Petrutan I.C., Hevia A., Walentowski H., Bouriaud O., Sánchez-Salguero R. Climate warming predispose sessile oak forests to drought-induced tree mortality regardless of management legacies // Forest Ecology and Management. 2021. V. 491: 119097.
- Piovesan G., Biondi F. On tree longevity // New Phytologist. 2021. V. 231. № 4. P. 1318–1337.
- Rubio-Cuadrado Á., Camarero J.J., del Río M., Sánchez-González M., Ruiz-Peinado R., Bravo-Oviedo A., Gil L., Montes F. Long-term impacts of drought on growth and forest dynamics in a temperate beech-oak-birch forest // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 259. P. 48–59.
- Sánchez-Salguero R., Colangelo M., Matías L., Ripullone F., Camarero J.J. Shifts in growth responses to climate and exceeded drought-vulnerability thresholds characterize dieback in two Mediterranean deciduous oaks // Forests. 2020. V. 11. № 7. P. 714.
- Scharnweber T., Heinze L., Cruz-García R., Van Der Maaten-Theunissen M., Wilmking M. Confessions of solitary oaks: We grow fast but we fear the drought // Dendrochronologia. 2019. V. 55. P. 43–49.

Long-Period Fluctuations of Radial Increment and Vitality of Pedunculate Oak in Tellerman Oak Forests

N. F. Kaplina¹, *

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

*E-mail: kaplina@inbox.ru

Fluctuations in the growth rate and vitality of oak forests in the forest-steppe led in the XXth century to their decline and drying out with a periodicity of about 25–45 years. In the context of climate change, the relevance of studying the wave dynamics of oak forests in order to analyse the risks of oak mortality and possibilities to reduce them is increasing. The article presents the results of a study on long-term fluctuations since the XIXth century of radial growth of early and late trunk wood in 270-year-old upland and 230-year-old floodplain oak forests in comparison with cycles in 90-year-old upland and 130-year-old floodplain oak forests. The age trend is described as a century-long cycle, the two branches of which differ in period and amplitude. In old-age oak forests, 5 cycles of radial growth of the oak trunk were identified, in younger oak forests – only two. The vitality of the oak was assessed by the type of crown development, which was identified by the width of the early wood growth. The first 1–2 cycles are 50–70-year-old, the longest, asynchronous in upland and floodplain old-age oak forests, caused by wave self-thinning of stands. Then the duration of the cycles decreases to 25–40 years: in the floodplain oak forest – from the end of the XIX century, in the upland – from the beginning of the XX century. These fluctuations are synchronous in all studied oak forests as a result of drought and insect damage to the leaves, their minima coincide with the waves of oak drying out. Thinning has increased the resistance of the 90-year-old oak grove to long-period fluctuations. The *CV* of the growth indices in it is less than in other oak forests by an average of 1.3 times, and the *CV* of the long-period intra-century component by 2 times. Thinning of the stands' canopy during the dying out of oak in the 1960s–1970s obviously increased the stability of oak forests during the next long-period cycle. The risk of oak decline and mortality increases at the minimums of intra-century cycles and depends on their amplitude. The risk also increases near the minimums of century-long cycles – in upland oak forests after 130 years of age, in floodplain forests after 60 and 190 years. An increase in the probability of oak mortality is expected in upland oak forests only no earlier than in the early 2030s.

Keywords: *Quercus robur*, long-period cycles, vitality, radial growth, early and late wood, the risk of oak decline and mortality.

REFERENCES

- Alekseev V.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.
- Bugaev V.A., Musievskii A.L., Tsaralunga V.V., *Dubravyy lesostepi* (Oak forest of forest-steppe), Voronezh: Izd-vo Voronezhskoi gos. lesotekh. akademii, 2013, 247 p.
- Chebotarev P.A., Chebotareva V.V., Storozhenko V.G. Gnilevye fauty spelykh i perestoinykh dubovykh drevostoev Tellermanovskogo opytnogo lesnichestva (Decay defects of mature and old-growth oak stands Tellerman experimental forestry), *Lesovedenie*, 2019, No. 1, pp. 49–56.
- Cho D.S., Boerner R.E.J., Dendrochronological analysis of the canopy history of two Ohio old-growth forests, *Plant Ecology*, 1995, Vol. 120, No. 2, pp. 173–183.
- Colangelo M., Camarero J.J., Ripullone F., Gazol A., S'anchez-Salguero R., Oliva J., Redondo M.A., Drought decreases growth and increases mortality of coexisting native and introduced tree species in a temperate floodplain forest, *Forests*, 2018, Vol. 9, No. 4, pp. 205.
- Demakov Y.P., Isaev A.V., Safin M.G., Zakonomernosti dinamiki prirosta derev'ev sosny v razlichnykh tipakh lesa zapovednika (Regularities of dynamics of pine increment in different forests types of the "Bolshaya Kokshaga" Nature Reserve), In: *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bol'shaya Kokshaga"* (Scientific papers of the State Nature Reserve "Bolshaya Kokshaga"), Yoshkar-Ola: Izd-vo PGU, 2015, Vol. 7, pp. 101–138.
- Dobbertin M., Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review, *European J. of Forest Research*, 2005, Vol. 124, pp. 319–333.
- Dubravyy lesostepi v biogeotsenoticheskom osveshchenii* (Oak forests of the forest-steppe in biogeocenotic view), Moscow: Nauka, 1975, 374 p.
- Ekosistemy Tellermanovskogo lesa* (Ecosystems of Tellermanovskii forest), Moscow: Nauka, 2004, 339 p.
- Kaplina N.F. Tsiklichnost' radial'nogo prirosta stvola i zhiznennogo sostoyaniya duba chereshchatogo v nagornoi i poimennoi dubravakh yuzhnoi lesostepi (Cyclicity of radial increment of trunk and vitality of the *Quercus robur* in upland and floodplain oak forests of Southern forest steppe), *Lesovedenie*, 2022, No. 1, pp. 21–33.
- Kaplina N.F., Selochnik N.N., Morfologiya kron i sostoyanie duba chereshchatogo v srednevozrastnykh nasazhdeniyakh lesostepi (Morphology of crowns

and *Quercus robur* state in middle-aged forest-steppe plantations), *Lesovedenie*, 2009, No. 3, pp. 32–42.

Kaplina N.F., Selochnik N.N., Tekushchee i dolgovremennoe sostoyanie duba chereshchatogo v trekh kontrastnykh tipakh lesa yuzhnoi lesostepi (Current and long-term state of the English oak in three contrasting forest types in southern forest steppe), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 191–201.

Kaplina N.F., Vliyaniye razvitiya krony na radial'nyi prirost rannei i pozdnei drevesiny stvola duba chereshchatogo (Influence of crown development on radial increment of early and late stem wood of *Quercus robur*), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2019, No. 2(42), pp. 17–25.

Kaplina N.F., Zhirenko N.G., Dinamika fitomassy list'ev, sostoyaniya i razvitiya kron derev'ev nagornoj dubravy yugo-vostochnoi lesostepi v neblagopriyatnykh usloviyakh poslednego desyatiletiya (Dynamics of leaves phytomass, state and growth of limbs of trees of the mountain oak forest in the south-eastern forest steppe in unfavorable conditions of the last decade), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2012, No. 2(16), pp. 3–11.

Losseau J., Jonard M., Vincke C., Pedunculate oak decline in southern Belgium: a long-term process highlighting the complex interplay among drought, winter frost, biotic attacks, and masting, *Can. J. For. Res.*, 2020, Vol. 50, No. 4, pp. 380–389.

Matveev S.M., Chendev Yu.G., Lupo A.R., Hubbart J.A., Timashchuk D.A., Climatic changes in the east-European forest-steppe and effects on scots pine productivity, *Pure and Applied Geophysics*, 2016, Vol. 174, No. 1, pp. 427–443.

McEwan R. W., McCarthy B. C., Anthropogenic disturbance and the formation of oak savanna in central Kentucky, USA, *Journal of Biogeography*, 2008, Vol. 35, No. 5, pp. 965–975.

Merzlenko M.D., Obosnovanie teorii volnoobraznogo rosta khvoinykh lesnykh kul'tur (Coniferous forest crops wave growth theory grounding), *Lesnoi vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, Vol. 25, No. 2, pp. 5–9.

Natsional'nyi doklad "Global'nyi klimat i pochvennyi pokrov Rossii: proyavleniya zasukhi, mery preduprezhdeniya, bor'by, likvidatsiya posledstviy i adaptivnye mery (sel'skoe i lesnoe khozyaistvo)" (National report "Global climate and land cover in Russia: drought manifestations, prevention, control, mitigation and adaptive measures (agriculture and forestry)"), Moscow: MBA Publ., 2021, Vol. 3, 700 p.

Nowacki G.J., Abrams M.D., Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks, *Ecological Monographs*, 1997, Vol. 67, No. 2, pp. 225–249.

Petrutan A.M., Petrutan I.C., Hevia A., Walentowski H., Bouriaud O., Sánchez-Salguero R. Climate warming predispose sessile oak forests to drought-induced tree mortality regardless of management legacies, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 491, 119097.

Piovesan G., Biondi F., On tree longevity, *New Phytologist*, 2021, Vol. 231, No. 4, pp. 1318–1337.

Rubio-Cuadrado A., Camarero J.J., del Rio M. et al., Longterm impacts of drought on growth and forest dynamics in a temperate beech-oak-birch forest, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, Vol. 259, pp. 48–59.

Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaksii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.

Sánchez-Salguero R., Colangelo M., Matías L., Ripullone F., Camarero J.J., Shifts in growth responses to climate and exceeded drought-vulnerability thresholds characterize dieback in two Mediterranean deciduous oaks, *Forests*, 2020, Vol. 11, No. 7, pp. 714.

Sapanov M.K., Klimatogennyye faktory vnezapnogo izmeneniya khoda rosta dereva (Climatic factors of a sudden change of tree growth), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2019, No. 2, pp. 253–263.

Scharnweber T., Heinze L., Cruz-Garci'a R., van der Maaten- Theunissen M., Wilmking M. Confessions of solitary oaks: we grow fast but we fear the drought, *Dendrochronologia*, 2019, Vol. 55, pp. 43–49.

Selochnik N.N., Mnogoletnyaya dinamika starovozrastnykh nasazhdenii Tellermanovskikh dubrav (Long-term dynamics of old-grown stands of Tellerman oak forests), *Lesovedenie*, 2014, No. 2, pp. 59–68.

Solomina O.N., Bushueva I.S., Dolgova E.A., *Zasukhi Vostochno-evropeiskoi ravniny po gidrometeorologicheskim i dendrokronologicheskim dannym* (Droughts of the East European Plain according to hydrometeorological and tree-ring data), Moscow, Saint Petersburg: Nestor-Istoriya, 2017, 360 p.

Sostoyaniye dubrav lesostepi (The state of the oak forests of the forest-steppe), Moscow: Nauka, 1989, 230 p.

Tsaralunga V.V., Tsaralunga A.V., Dolgoletie derev'ev duba i dubovykh drevostoev (The longevity of oak trees and oak forest), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2017, No. 4, pp. 25–32.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ НА ОСУШЕННОМ ОЛИГОТРОФНОМ БОЛОТЕ ЗА 50 ЛЕТ НА ЗАПАДНОДВИНСКОМ ЛЕСОБОЛОТНОМ СТАЦИОНАРЕ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ¹

© 2024 г. А. А. Егоров^{а, *}, Т. В. Глухова^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: egorovfta@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.03.2024 г.

После доработки 28.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Западнодвинский лесоболотный стационар Института лесоведения РАН расположен в подтайге Европейской России. На стационаре решают научные задачи, связанные с биогеоэкологическим изучением природы заболоченных лесов и болот. В период 1972–1973 гг. здесь были проведены лесомелиоративные работы. На осушенных участках заложили постоянные пробные площади, в т. ч. в 1974 г. на облесенном олиготрофном болоте. В 2023 г. выполнены исследования повторно. Цель исследования — оценка изменения структуры древостоя на облесенном олиготрофном болоте за 50 лет после осушения. Объектами исследования явились таксационные показатели по древесному ярусу на постоянных пробных площадях в 1974 и 2023 гг. Пробные площади были заложены в середине межканавья и в приканавье. В исследовании использованы общепризнанные таксационные полевые и камеральные методы. Для точного вычисления некоторых таксационных показателей строили регрессионные уравнения. Для статистического анализа сходства между пробными площадями по диаметрам, которые не подчиняются нормальному распределению, использовали рекомендуемый в таких случаях непараметрический критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney U test). Динамику развития древостоя на пробных площадях изучали сравнением таксационных показателей древесного яруса за 1974 и 2023 гг. В связи с отсутствием контроля для осушенных объектов на 2023 г. для выявления степени эффективности осушения рассчитывали высоту на основе алгебраической модели роста древостоев, основанной на функции Митчерлиха. Сравнивая таксационные показатели и интенсивность осушения *сосняка андромедо-пушицево-сфагнового* за 50 лет, можно отметить следующее: в процессе осушения произошла смена типов леса на *сосняк багульниково-сфагновый осушенный*, расположенный в середине межканавья и подвергающийся экстенсивному осушению, и на *сосняк багульниково-зеленомошно-сфагновый осушенный*, расположенный в приканавье и подвергающийся нормальному осушению; улучшился класс бонитета с Vб на Va; таксационные показатели, характеризующие продуктивность древостоя, существенно изменились за 50 лет, в т. ч. запас древесины древостоя насаждения увеличился в 3.5 и 4.9 раза в осушенных сосняках. Сравниваемые древостои относятся к V классу возраста, однако из осушенных древостоев выпали более старые деревья. Статистический анализ показал незначительные, но достоверные отличия по диаметрам между сосняками с достаточным и экстенсивным осушением; эффект осушения показал существенное отличие средних высот в осушенных сосняках (более 36%) по сравнению с модельной высотой неосушенного сосняка. За 50 лет после осушения олиготрофных сосняков наблюдается определенный эффект от их осушения. Однако лесоводственная эффективность такого осушения невысокая.

Ключевые слова: олиготрофные сосняки, Западнодвинский лесоболотный стационар, осушение, постоянные пробные площади, структура древостоя, модели хода роста, функция Митчерлиха, критерий Манна–Уитни.

DOI: 10.31857/S0024114824060036, EDN: NVNLKE

¹ Работа частично выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения «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. No 123030300031-6).

Западнодвинский лесоболотный стационар Института лесоведения РАН (ИЛАН РАН) расположен в подтайге Европейской России. Основная научная задача стационарных исследований — биогеоценологическое (экосистемное) изучение природы заболоченных лесов и болот, возможности повышения их продуктивности и средообразующих функций полезностей путем гидролесомелиорации. Экспериментальная база стационара охватывает как различные осушенные в 1972–1973 гг. болота (3006 га), так и неосушенные контрольные территории.

Разнообразие геоморфологических условий территории обусловили наличие здесь практически всех возможных зональных типов и вариантов болотообразования суши, а также зарастание озер от олиготрофных грядово-мочажинных и озерковых комплексов сфагновых верховых до эвтрофных черноольховых болот. Широко представлены мезотрофные и мезо-эвтрофные болотные леса с сосновыми и сосново-березовыми с примесью ели (*Picea abies* L.) древостоями. Все они сосредоточены на сравнительно небольшой площади в несколько десятков квадратных километров, что облегчает их сравнительное исследование, а сам стационар они делают своего рода уникальным.

В период 1972–1973 гг. заложили различные лесомелиоративные варианты в разных типах болот — от эвтрофных до олиготрофных, с разным расстоянием между осушительными канавами. В различных вариантах, начиная с 1974 г., заложили постоянные пробные площади (ПП) (Биогеоценологическое ..., 1982). В 2023 г. повторно провели исследования на ПП (на облесенном олиготрофном болоте).

Цель данной работы — оценить изменение структуры древостоя на облесенном олиготрофном болоте за 50 лет после осушения в условиях подтайги Европейской России. Для выполнения цели необходимо было решить следующие задачи:

- 1) подготовить таксационные данные по ПП за 1974 и 2023 гг. для сравнения;
- 2) сравнить таксационные показатели за годы исследований, в т. ч. с использованием математических методов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

На Сосвятском болотном массиве центрально-олиготрофного хода развития, находившегося на стадии резко выпуклого болотного массива, в 1974 г. была заложена ПП 5-74 в *сосняке андромеда-пушицево-сфагновом* (Биогеоценологическое..., 1982). ПП 5-74 расположена в середине 106-метрового межканавного пространства (рис. 1). Позже для изучения влияния осушения в этом же

межканавье, но в непосредственной близости к осушительному каналу была заложена еще одна ПП 5а-74 (приканавная). Протяженность каждой ПП (вдоль канала) — 100 м, ширина ПП 5-74 составила 36 м, а ПП 5а-74 — 35 м (рис. 1).

В июле-сентябре 2023 г. проведено полевое обследование древостоя на ПП 5-74 и 5а-74 по методике, составленной в ЦЭПЛ РАН (Методика ..., 2023). Дополнительно увеличено количество учетных деревьев, у которых измеряли высоту и диаметр для составления регрессионных уравнений по вычислению высоты. В связи с тем, что данные для сравнения за 1974 г. (Биогеоценологическое ..., 1982) с нашими данными имели сокращенный формат, представленный в публикации, то при подготовке настоящего исследования мы приведем только необходимые методические аспекты, отражающие получение подобных данных в 2023 г. Это состав древостоя по ярусам, средний и максимальный возраст, число стволов на 1 га, средний диаметр, средняя высота, сумма площадей сечения, относительная полнота, запас древесины. Границы ПП на местности обозначали полипропиленовыми трубками (длиной 1.7 м, диаметром 5 см) по углам и деревянными вешками по периметру. Географическое положение ПП в виде координат измеряли по краям и центру площади с помощью GPS-навигатора Garmin GPSMAP 62. Центры ПП 5-74 и ПП 5а-74 — N 56.15464,

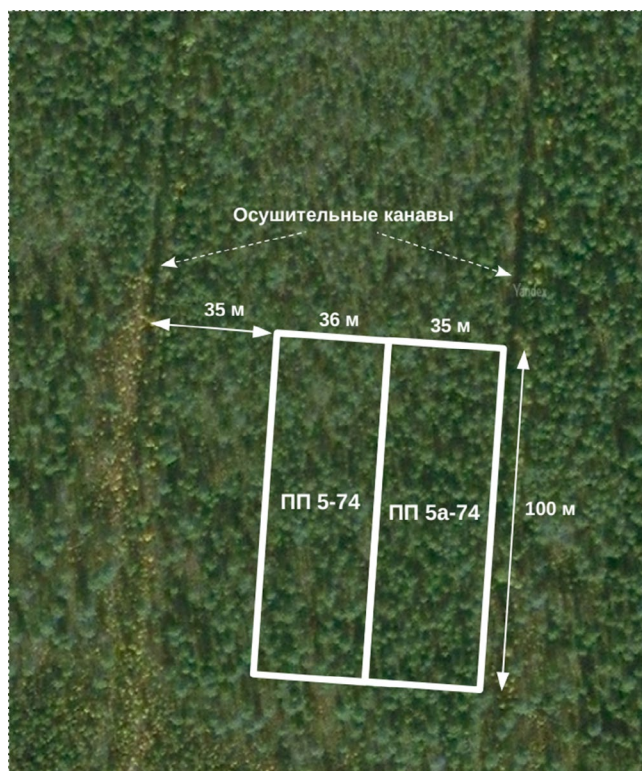


Рис. 1 Расположение пробных площадей 5-74 и 5а-74 относительно осушительных канав.

Таблица 1. Регрессионные уравнения зависимостей высоты от диаметра для деревьев 1 и 2 яруса ПП 5-74 и ПП 5а-74 и их основные статистики при уровне значимости $\alpha = 0.05$

№ ПП	Ярус	Регрессионное уравнение h_{mod} (d)	R^2	N	$F_{\text{крит}}$	$F_{\text{расч}}$	pF
5-74	1	$0.3021 d + 4.5347$	0.35	21	4.38	11.8828	0.0027
	2	$0.6784 d + 1.7498$	0.54	9	5.59	10.4503	0.0144
5а-74	1	$0.2477 d + 5.9603$	0.39	20	4.38	13.2112	0.0019
	2	$0.4952 d + 2.5919$	0.52	9	5.59	9.5491	0.0176

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации, N – количество учетных деревьев, $F_{\text{крит}}$ – критерий Фишера критический, $F_{\text{расч}}$ – критерий Фишера расчетный, pF – значимость критерия Фишера (p -value).

Е 32.16945 и N 56.15463, Е 32.1700 соответственно. На ПП проводили следующие измерения древостоя: сплошной пересчет деревьев по ярусам с измерением диаметра на высоте 1.3 м с помощью мерной вилки Haglroph; измерение высот и возраста учетных деревьев по элементам леса – с помощью лазерного дальномера-высотомера Nikon Forestry и возрастного бурава Haglroph соответственно. Для характеристики древостоя проводили вычисления по следующим таксационным показателям: для каждого дерева определяли площадь сечения (g , м²), высоту (h_{mod} , м), видовое число (Fh) и объем (V , м³); для каждого древесного яруса и в целом для древостоя – таксационные характеристики, которые приведены в табл. 2.

Для расчета запаса древесины древостоя на 2023 г. по ярусам для каждого дерева вычисляли объем по следующей формуле:

$$M = g Fh,$$

где M – объем дерева, м³; g – площадь сечения дерева на высоте 1.3 м, м²; Fh – видовое число.

Видовое число (Fh) рассчитывали на основе регрессионной линейной модели, составленной по таблице средних видовых высот древостоев по сосне (*Pinus sylvestris* L.), составленной В.В. Загреевым (Таксация ..., 2012, приложение 17) и имеющей следующий вид:

$$Fh = 0.4 h_{\text{mod}} + 1.4$$

Высоту (h_{mod}) для каждого дерева рассчитывали по регрессионному линейному уравнению, составленному по учетным деревьям, у которых измеряли высоту и диаметр на высоте 1.3 м. В табл. 1 приведены эти уравнения и их статистики.

В табл. 1 приведены величины, которые указывают на то, что регрессионные модели в целом статистически значимы: критерий Фишера расчетный больше критического (табличного) ($F_{\text{расч}} > F_{\text{крит}}$), значимость критерия Фишера меньше обычного уровня значимости ($pF < \alpha = 0.05$).

Таксационные показатели в табл. 2 вычисляли стандартным образом, но некоторые показатели можно вычислять с помощью разных подходов и

таблиц. Так, средний возраст и средний диаметр всего древостоя для ПП, обследованных в 2023 г., вычислен как средневзвешенное по сумме площадей сечения по ярусам, средняя высота древостоя – как средневзвешенное по запасам каждого яруса. Полноту по ярусам рассчитывали с помощью стандартных таблиц сумм площадей сечений на 1 га (ΣG м²/га) и запасов (M , м³/га) насаждений при полноте 1.0, составленных для Московской области (Таксация ..., 2012, приложение 19).

Таксационные данные по ПП 5-74, обследованной в 1974 г., представлены в публикации (Биогеоэкологическое ..., 1982, таблица 18) в определенном виде, и поэтому для корректного сравнения некоторые данные были нами преобразованы: убран из III яруса древостоя элемент, который по высоте относится к подросту; суммированы число стволов, суммы площадей сечения, запасы и полноты по элементам леса в пределах яруса; средний диаметр по ярусу и древостою вычислен как средневзвешенное по элементам яруса через отношение сумм площадей сечения и числа стволов; средняя высота по ярусу и древостою вычислена через средневзвешенное по элементам яруса через запас. Полноту по ярусам рассчитывали с помощью уже указанных таксационных таблиц (Таксация ..., 2012, приложение 19).

На каждой ПП проводили по два кратких геоботанических описания с целью определения типа леса исходя из эколого-доминантного подхода, часто используемого в лесоводственных исследованиях.

Для изучения почвы торфяной залежи, которая имеет мощность более 4 м, при отборе образцов торфа с разных горизонтов применяли торфяной бур ТБГ–1.

Динамику древостоя на ПП изучали сравнением таксационных показателей за 1974 и 2023 гг. Однако за этот период имеются данные только по ПП 5-74, а по ПП 5а-74 – лишь за 2023 г. Так как ПП 5-74 и ПП 5а-74 на 1974 г. находились в близких условиях развития и примыкали друг

к другу, то для оценки динамики по ПП 5а-74 через 50 лет были использованы данные по ПП 5-74 на 1974 г. ПП 5-74 и ПП 5а-74 расположены на разном удалении от канавы (рис. 1), и, таким образом, их осушение в течении 50 лет происходит с разной интенсивностью. По интенсивности осушения ПП 5-74, расположенную в центре межканавы, отнесли к экстенсивному осушению, а ПП 5а-74 — к нормальному (достаточному). Для выявления значимости различий между древостоем на ПП по таксационным показателям (диаметр) за 2023 г. были использованы статистики. Результат обработки данных по диаметрам ПП 5-74 и ПП 5а-74 за 2023 г. показал, что измеренные показатели не подчиняются нормальному распределению, поэтому для анализа этих данных использовали рекомендуемый в таких случаях непараметрический критерий Манна-Уитни (Mann-Whitney U test): значимость (p-value), U- и Z-статистики. Размер эффекта (степень отличия сравниваемых выборок) вычисляли по формуле:

$$Z/\sqrt{(N_1+N_2)},$$

где Z — Z-статистика, N_1 и N_2 — количество измерений (в нашем случае — диаметров деревьев) в сравниваемых выборках (ПП 5-74 и ПП 5а-74).

Так как отсутствовал контроль (неосушенные ПП), то для выявления степени эффективности осушения рассчитывали высоту на основе алгебраической модели роста древостоев. С помощью обобщенного алгебраического разностного подхода (GADA) к настоящему времени проанализировано 25 уравнений таких моделей (Cieszewski, Bailey, 2000; Лебедев, Кузьмичев, 2022). Сравнительный анализ показал, что наилучшее качество выравнивания данных обеспечивает уравнение, основанное на функции Митчерлиха с заменой параметров, отвечающих за предельные значения высоты и форму кривой (Лебедев, Кузьмичев, 2022). Модель полиморфна, имеет форму сигмовидной кривой и переменные асимптоты, т. е. учитывает большинство предъявляемых свойств к моделям хода роста по высоте. Модель зависимости высоты от возраста древостоя, основанная на функции Митчерлиха, имеет высокий коэффициент детерминации ($R^2 = 0.999$) (Лебедев, Кузьмичев, 2022) и представлена в следующем виде:

$$y = \exp(X_0) (1 - \exp(-bt))^{(c_1 + c_2 X_0)},$$

где y — предсказанная по модели средняя высота в возрасте t ; вспомогательные переменные $X_0 = (\ln(y_0) - c_1 F_0)/(1 + c_2 F_0)$, $F_0 = \ln(1 - \exp(-bt_0))$, y_0 — начальное значение средней высоты в возрасте t_0 ; параметры модели $b = 0.01952$, $c_1 = 2.957$, $c_2 = -0.4793$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биогеоценоз, в котором были заложены ПП 5-74 и ПП 5а-74, сформировался на верхней части облесенного склона выпуклого болотного массива на мощных сфагновых торфах свыше 4 м и был определен в 1974 г. как *сосняк андромедо-пушицево-сфагновый* (с. андр.-пуш.-сф.) Vб класса бонитета (Биогеоценологическое ..., 1982). Торфяная почва характеризовалась постоянством ботанического состава торфообразователей до 3.5 м и была представлена верховым магелланикум-торфом (*Sphagnum magellanicum* Brid.) со степенью разложения 5–25%, глубже — сфагновым переходным (*Sph. girgensohnii* Russ.) со степенью разложения до 30%. Содержание углерода в торфах — 48–50%, $pH_{\text{сол}}$ не превышает 3.0, зольность составляет 2–5%. Для верховой торфяной почвы характерна низкая объемная масса (плотность): от 0.046 в верхних слоях до 0.090 г/см³ — в нижних (Глухова, 1990).

Результаты исследования растительного сообщества в 2023 г. на ПП 5-74 и ПП 5а-74 показали, что здесь сформировались 2-ярусные древостои (табл. 2), основные таксационные характеристики которых приведем ниже.

На ПП 5-74 через 50 лет после осушения в 2023 г. сформировался *сосняк багульниково-сфагновый осушенный* (с. баг.-сф. осуш.). Древостой Va класса бонитета. I ярус: 10С, полнота — 0.4, средняя высота — 7.6 м, средний диаметр — 10.3 см, возраст — 86 лет, запас древесины — 44.2 м³/га. II ярус: 10С, полнота — 0.1, средняя высота — 4.7 м, средний диаметр — 4.3 см, возраст — 66 лет, запас древесины — 5.8 м³/га.

На ПП 5а-74 в 2023 г. развивается *сосняк багульниково-зеленомошно-сфагновый осушенный* (с. баг.-зел.-сф. осуш.) Va класса бонитета, полнота — 0.7. I ярус: 10С ед.Б, по С полнота — 0.5, средняя высота — 8.9 м, средний диаметр — 12.0 см, возраст — 93 года, запас — 60.1 м³/га; по Б запас 0.02 м³/га. II ярус: 10С ед.Б, по С полнота — 0.2, средняя высота — 5.0 м, средний диаметр — 4.9 см, возраст — 73 года, запас — 9.3 м³/га; по Б запас 0.06 м³/га.

В 1974 г. на ПП 5-74 были выделены три древесных яруса (Биогеоценологическое ..., 1982, таблица 18), таксационные характеристики которой вместе с данными на 2023 г. для ПП 5-74 и ПП 5а-74 приведены в табл. 2.

Сравнивая состав растительных сообществ на ПП за 1974 и 2023 гг. (табл. 2), можно отметить, что через 50 лет после осушения в 2023 г. на месте с. андр.-пуш.-сф. Vб класса бонитета с запасом 14.3 м³/га сформировался в центральной части межканавы с. баг.-сф. осуш. — древостой Va класса бонитета с запасом древесины 50.0 м³/га (ПП 5-74), а рядом с канавой — с. баг.-зел.-сф. осуш. Va класса бонитета с запасом древесины 69.4 м³/га (ПП 5а-74).

Таблица 2. Таксационные показатели древостоев на пробных площадях 5-74 и ПП 5а-74 на 1974 г. (по Биогеоценотическое ..., 1982, таблица 18 с некоторыми уточнениями и обобщениями*) и 2023 г. (наши данные)

Показатели	Номер пробной площади		
	5-74	5-74	5а-74
Год обследования	1974	2023	2023
Площадь, га	0.36	0.36	0.35
Тип леса	<i>с. андр.-пуш.-сф.</i>	<i>с. баг.-сф. осуш.</i>	<i>с. баг.-зел.-сф. осуш.</i>
Класс бонитета	Vб	Vа	Vа
Состав древостоя			
1 ярус	10С	10С	10С ед. Б
2 ярус	10С	10С	10С ед. Б
3 ярус	10С	—	—
Средний возраст, лет	86	83	90
Число стволов, шт./га	2638	1966	1937
Средний диаметр, см	6.6	9.4	10.9
Средняя высота, м	4.6	7.2	8.3
Сумма площадей сечений, м ² /га	5.3	11.0	13.8
Относительная полнота	0.3	0.5	0.7
Запас древесины, м ³ /га	14.3	50.0	69.4
Таксационные показатели по преобладающим породам			
Древесная порода	С	С	С
Средний возраст, лет			
1 ярус	106	86	93
2 ярус	74	66	73
3 ярус	44	—	—
Максимальный возраст, лет	>134	127	128
Средний диаметр, см			
1 ярус	9.1	10.3	12.0
2 ярус	5.1	4.3	4.9
3 ярус	2.7	—	—
Средняя высота, м			
1 ярус	5.6	7.6	8.9
2 ярус	4.0	4.7	5.0
3 ярус	2.5	—	—
Число стволов, шт./га			
1 ярус	368	1016	966
2 ярус	1173	950	940
3 ярус	1097	—	—
Сумма площадей сечений, м ² /га			
1 ярус	2.37	9.4	11.7
2 ярус	2.39	1.6	2.1
3 ярус	0.56	—	—
Относительная полнота			
1 ярус	0.1	0.4	0.5
2 ярус	0.2	0.1	0.2
3 ярус	0.0	—	—
Запас древесины, м ³ /га			
1 ярус	6.7	44.2	60.1
2 ярус	6.3	5.8	9.3
3 ярус	1.3	—	—

* Из расчетов исключили возрастную группу 0-20, представленную в таблице 18 (из Биогеоценотическое ..., 1982), которую по высоте (0.8 м) отнесли к подросту; ряд показателей рассчитали как средневзвешенное соподчиненных элементов леса (подробнее см. в методике).

Таблица 3. Статистические показатели по диаметрам деревьев сосняков на ПП 5-74 и ПП 5а-74

№	Тип леса	№ ПП	N (1, 2)	d _m	SD	Медиана	Кол-во выбросов (значение)	U
1	<i>С баг.-сф. осуш.</i>	5-74	707	7.4	4.0	6.7	1 (21)	270226.5
2	<i>С. баг.-зел.-сф. осуш.</i>	5а-74	667	8.5	4.4	8.0	0	201342.5

Обозначения: N (1, 2) — количество измеренных диаметров в выборках N₁ и N₂; d_m — средний диаметр; SD — среднеквадратичное отклонение; U — U-статистика.

Таблица 4. Статистики значимости различий по диаметрам деревьев сосняков на ПП 5-74 и ПП 5а-74

α	p-value	U-статистика		Z-статистика		Размер эффекта Z/√(N ₁ +N ₂)
		расчетная	[...]	расчетная	[...]	
0.05	0.000002788	201342.5	[221378.5 : 250190.5]	−4.69	[−1.96 : 1.96]	0.13

Обозначения: α — уровень значимости; [...] — доверительный интервал.

Средний возраст трех сравниваемых древостоев относится к V классу возраста. Поэтому можно провести прямое сравнение таксационных характеристик этих древостоев по табл. 2. Осушение оказало существенное влияние на структуру древостоя сравниваемых биогеоценозов (проводится сравнение начального состояния ПП 5-74 на 1974 г. с осушенными вариантами через 50 лет в 2023 г. на ПП 5-74 и ПП 5а-74), которое выражается в следующих таксационных показателях:

- увеличился запас в 3.5 и 4.9 раза (с 14.3 м³/га до 50.0 и 69.4);
- увеличилась относительная полнота древостоя на 0.2 и 0.4 единицы (с 0.3 до 0.5 и 0.7);
- увеличилась высота древостоя, в т. ч. 1-го яруса на 36% и 54% (с 5.6 м до 7.6 и 8.9);
- увеличился средний диаметр, в т. ч. у 1-го яруса на 13% и 32% (с 9.1 см до 10.3 и 12.0);
- уменьшилось количество деревьев древесного яруса на 25% и 27% (с 2638 до 1966 и 1937 шт.);
- выпали старые деревья, имеющие возраст более 134 лет в 1974 г.

Необходимо отметить, что максимально полученный запас древесины после осушения в 69.4 м³/га в V классе возраста не представляет экономическую ценность для лесозаготовки.

Из таксационных данных (табл. 2) видно, что через 50 лет после осушения *с. баг.-зел.-сф. осуш.* оказался более продуктивным, чем *с. баг.-сф. осуш.*:

- по среднему возрасту старше на 8% (90 лет против 83 лет);
- по среднему диаметру 1-го яруса древостоя толще на 14% (12.0 против 10.3 см);
- по средней высоте 1-го яруса выше на 15% (8.9 против 7.6 м);
- по запасу больше на 28% (69.4 против 50.0 м³/га).

Для выявления значимости различий между этими двумя типами леса через 50 лет после осушения провели тест Манна-Уитни по диаметрам растущего леса на ПП 5-74 и ПП 5а-74. Результаты этого теста (табл. 3 и 4) показали следующее:

- выборки по диаметру для двух ПП отличаются друг от друга (из табл. 4: p-value (0.000002788) < α (0.05), расчетные статистики U и Z не попадают в доверительный интервал);
- вычисленный стандартизированный размер эффекта небольшой (Z/√(N₁+N₂)=0.13) (табл. 4) и указывает на то, что отличия между выборками измеренных диаметров на ПП 5-74 и ПП 5а-74 существуют, но они невелики.

Анализ литературы показал, что бонитет в осушаемых олиготрофных сосняках может остаться прежним или измениться не более, чем на один класс в одну или другую сторону. Приведем примеры. В северотаежном сосняке сфагновом (Приморский район Архангельской области) с мощностью торфа около 2 м в центральной части верхового сфагнового болота площадью 30 га бонитет до осушения был Vб в 1964 г., после осушения через 10 лет и более — Va в 1974 и 1979 гг. (Изотов, 1983). Для сосняка багульниково-сфагнового, расположенного на территории Западнодвинского лесоболотного стационара ИЛАН РАН, для 1-го яруса до осушения на 1974 г. приводится V бонитет, а после — через 10 лет в 1983 г. — IV, для 2-го яруса до осушения — Va бонитет, после — V/Va (Иванов, Бунин, 1986). В зауральских южнотаежных болотных сосняках олиготрофного ряда класс бонитета не меняется или даже ухудшается: так из 6 пробных площадей через 19 лет после осушения на 4 остается Va, на одной — V, и ещё на одной ухудшается с V до Va (Солнцев и др., 2014).

Как мы видим, для олиготрофных болотных лесов, к которым относятся наши и приводимые

Таблица 5. Сравнение модельного ненарушенного биогеоценоза с осушенными через 50 лет после осушения по средней высоте 1-го яруса соснового древостоя (расчет проведен на основе функции Митчерлиха по модели зависимости высоты от возраста древостоя (по Лебедев, Кузьмичев, 2022))

Показатели	ПП 5-74		ПП 5а-74	
	модель	осушенное	модель	осушенное
Средний возраст, лет	86	86	93	93
Средняя высота, м	4.9	7.6	5.1	8.9
Бонитет	Vб	Vа	Vб	Vа
Эффект осушения по средней высоте, %	36		43	

для примера объекты, изменение бонитета существенно, и их осушение не имеет или почти не имеет лесоводственной эффективности, что объясняется низкой зольностью этих торфяных почв (Вомперский, 1968).

И все же осушение олиготрофных сосняков хоть и неэффективно, но интересно с точки зрения изучения особенностей роста естественных и нарушенных древостоев. Интерес представляет сравнение структуры древостоя через 50 лет без осушения и после осушения. После осушения, через 50 лет, мы имеем эмпирические данные при экстенсивной (ПП 5-74) и нормальной (ПП 5а-74) интенсивности осушения. А для сравнения данные через 50 лет в контроле — в ненарушенном естественном биогеоценозе — получили с помощью моделирования. Для выявления различий использовали основанную на функции Митчерлиха модель зависимости высоты от возраста древостоя, показатели которых связаны с бонитетом (Лебедев, Кузьмичев, 2022). Модельный расчет высоты на ПП 5-74 при отсутствии нарушений через 50 лет проводили исходя из возраста древостоев на ПП 5-74 и ПП 5а-75 на 2023 г. (табл. 5). Входными данными для расчетов явились средний возраст и средняя высота 1-го яруса древостоя неосушенного насаждения на 1974 г. на ПП 5-74 (из табл. 2 — 106 лет и 5.6 м соответственно), а также средний возраст 1-го яруса на 2023 г. на ПП 5-74 и ПП 5а-74 (из табл. 2 — 86 лет и 93 года соответственно). Таким образом, появилась возможность сравнить высоты насаждений в возрасте 86 лет и 93 года на 2023 г., осушаемых с разной степенью интенсивности, с модельными высотами насаждения, которое развивалось бы без осушения в таких же возрастах древостоев.

Таким образом, из табл. 5 видно, что при сравнении со смоделированным контролем экстенсивное осушение привело к увеличению высоты на 36%, а нормальное осушение — на 43%.

ВЫВОДЫ

Сравнивая таксационные показатели древесного яруса и интенсивность осушения *с. андр.-пуш.-сф.* за 50 лет, можно отметить следующее. В процессе осушения:

- произошла смена типов леса на *с. баг.-сф. осуш.*, расположенный в середине межканавья и подвергающийся экстенсивному осушению, и на *с. баг.-зел.-сф. осуш.*, расположенный в приканавье и подвергающийся нормальному осушению;

- улучшился класс бонитета с Vб на Va;

- таксационные показатели, характеризующие продуктивность древостоя, существенно изменились за 50 лет, в т. ч. запас древостоев насаждения увеличился в 3.5 и 4.9 раза в осушенных сосняках;

- сравниваемые сосновые древостои относятся к V классу возраста, однако из осушенных древостоев выпали более старые деревья;

- статистический анализ показал незначительные, но достоверные отличия по диаметрам между нормально осушаемым *с. баг.-зел.-сф. осуш.* и экстенсивно осушаемым *с. баг.-сф. осуш.*;

- эффект осушения показал существенное отличие средних высот в осушенных сосняках (более 36%) по сравнению с модельной высотой неосушенного *с. андр.-пуш.-сф.*

Подводя итог, отметим, что наблюдается определенный эффект от осушения олиготрофных сосняков. Однако лесоводственная эффективность такого осушения невысокая. В дальнейшем при необходимости проведения гидромелиорации болотных сосняков целесообразно планировать частоту закладки осушительных канав, т. к. древостой в межканавье и в приканавье реагирует на осушение по-разному.

Авторы выражают благодарность академику ИЛАН РАН С.Э. Вомперскому за ценные советы и рекомендации по анализу данных, а также

сотрудникам Западновинского лесоболотного стационара ИЛАН РАН П.Ю. Зазнобину и О.Н. Денисову за помощь в проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией / Под ред. А.А. Молчанова. М.: Наука, 1982, 208 с.
- Вомперский С.Э. Биологические основы эффективности лесосушения: Рост древостоев в связи с важнейшими факторами среды осушаемых торфяных почв. М.: Наука, 1968. 312 с.
- Глухова Т.В. Химический состав почвенно-грунтовых вод лесных болот и вынос веществ со стоком при гидроресомелиорации: автореферат дис. ... канд. биол. наук: 03.00.27. М., 1990. 18 с.
- Иванов А.И., Бунин М.А. Изменение структуры древостоев болотных сосняков в первые 10 лет после осушения // Лесоведение. 1986. № 2. С. 38–44.
- Изотов В.Ф. Изменения условий произрастания и роста северотаежного сосняка сфагнового в связи с осушением // Проблемы природопользования в условиях севера европейской части СССР. Вологда, 1983. С. 46–59.
- Лебедев А.В., Кузьмичев В.В. Построение бонитетной шкалы с использованием обобщенного алгебраического разностного подхода // Сибирский лесной журнал. 2022. № 3. С. 48–58. DOI: 10.15372/SJFS20220306
- Методика полевых работ по таксации леса на постоянных пробных площадях в рамках реализации инновационного проекта государственного значения «Углерод в экосистемах: мониторинг». Консорциум № 4 (рукопись). М.: ЦЭПЛ РАН, 2023.
- Солнцев Р.В., Чиндяев А.С., Нагимов З.Я. Влияние осушительной мелиорации на режим почвенно-грунтовых вод и прирост деревьев сосны по диаметру // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 5. Статья 744.
- Таксация леса: теоретические основы вычислений / Под ред. Л.В. Стоноженко. М.: МГУЛ, 2012. 182 с.
- Cieszewski C.J., Bailey R.L. Generalized algebraic difference approach: theory based derivation of dynamic site equations with polymorphism and variable asymptotes // Forest Science. 2000. V. 46. № 1. P. 116–126.

Changes in the Structure of a Stand on a Drained Oligotrophic Swamp for 50 Years on West Dvina Peatland-Forest Station in Tver Oblast

A. A. Egorov¹, * and T. V. Glukhova¹

¹Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences,
Uspenskoe village, Odintsovo district, Moscow region, 143030 Russia

*E-mail: egorovfta@yandex.ru

West Dvina peatland-forest station of the Institute of Forestry Sciences of the Russian Academy of Sciences is located in the sub-taiga of European Russia. Scientific tasks related to the biogeocoenological study of the nature of swampy forests and swamps are solved at the station. In the period during 1972–1973, forest reclamation works were carried out here. Permanent sample plots were laid on the drained areas, including one in 1974 on a forested oligotrophic swamp. In 2023, the research was carried out again. The purpose of the study was to evaluate changes in the structure of a forest stand on a forested oligotrophic swamp over 50 years after drainage. The objects of the study were the forest inventory data for the tree layer on permanent sample plots in 1974 and 2023. Sample plots were laid in the middle of the space between the drainage channels and near them. The study uses generally recognized field and laboratory inventory methods. Regression equations were constructed to accurately calculate certain indicators. For statistical analysis of the similarity between the diameters on the sample plots that do not obey the normal distribution, the nonparametric Mann-Whitney U test, recommended in such cases, was used. The development dynamics of the stands on the sample plots was studied by comparing the inventory indicators for 1974 and 2023. Due to the lack of control for the drained object in 2023, in order to identify the degree of drainage efficiency, tree height was calculated based on an algebraic model of stand growth based on the Mitcherlich function. Comparing the inventory indicators and the intensity of drainage of *Pinetum andromedo-eriphorosum-sphagnosum* over 50 years, it can be noted that in the process of drainage there was a change in forest types to *Pinetum ledoso-sphagnosum turfosum*, located in the middle of the inter-channel space and undergoing extensive drainage, and to *Pinetum ledoso-hylocomiosum-sphagnosum turfosum*, located near the channel and being subjected to normal drainage. The yield class has improved from Vb to Va. The inventory indicators characterising the productivity of the stand have changed significantly over 50 years, including the wood stock of the stand that has increased 3.5 and 4.9 times in drained pine forests. The compared stands belong to the age class V, however, older trees died out in the drained stands. Statistical analysis showed minor but significant differences in diameters between normally drained and extensively drained pine forests. The effect of drainage showed there is a significant difference in the average

heights in the drained pine forests (more than 36%) compared to the model height of the undrained pine forests. For 50 years after the drainage of oligotrophic pine forests, a certain effect of their drainage can be observed. However, the overall impact of such drainage on forest management is low.

Keywords: oligotrophic pine forests, West Dvina peatland-forest station, drainage, permanent sample plots, stand structure, growth patterns, Mitcherlich function, Mann-Whitney criterion.

Acknowledgements: The authors express their gratitude to the academician S.E. Vompersky for valuable advice and recommendations on data analysis, as well as to the staff of the West Dvina peatland-forest station P.Y. Zaznabin and O.N. Denisov for their assistance in conducting field research.

REFERENCES

- Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnoi gidromelioratsiei* (Biogeocoenological study of bog forests related to experimental hydrotechnical amelioration), Moscow: Nauka, 1982, 208 p.
- Cieszewski C.J., Bailey R.L., Generalized algebraic difference approach: theory based derivation of dynamic site equations with polymorphism and variable asymptotes, *Forest Science*, 2000, Vol. 46, No. 1, pp. 116–126.
- Glukhova T.V., *Khimicheskii sostav pochvenno-gruntovykh vod lesnykh bolot i vynos veshchestv so stokom pri gidrolesomelioratsii. Avtoreferat diss. kand. biol. nauk* (Chemical composition of soil and groundwater of forest swamps and removal of substances from runoff during hydroforestry. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: 1990, 18 p.
- Ivanov A.I., Bunin M.A., *Izmenenie struktury drevostoev bolotnykh sosnyakov v pervye 10 let posle osusheniya* (Changes in the structure of swamp pine forest stands in the first 10 years after drainage), *Lesovedenie*, 1986, No. 2, pp. 38–44.
- Izotov V.F., *Izmeneniya uslovii proizrastaniya i rosta severotaezhnogo sosnyaka sfagnovogo v svyazi s osusheniem* (Changes in the conditions of place and growth of North Taiga sphagnum pine in connection with drainage), In: *Problemy prirodopol'zovaniya v usloviyakh severa evropeiskoi chasti SSSR* (Problems of nature management in the conditions of the north of the European part of the USSR), Vologda: 1983, pp. 46–59.
- Lebedev A.V., Kuz'michev V.V., *Postroenie bonitetnoi shkaly s ispol'zovaniem obobshchennogo algebraicheskogo raznostnogo podkhoda* (Stand site index scale development using the generalized algebraic difference approach), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2022, No. 3, pp. 48–58. DOI: 10.15372/SJFS20220306
- Metodika polevykh rabot po taksatsii lesa na postoyannykh probnykh ploshchadyakh v ramkakh realizatsii innovatsionnogo proekta gosudarstvennogo znacheniya "Uglerod v ekosistemakh: monitoring"* (The methodology of field work on forest taxation on permanent test areas of intensive test sites within the framework of the implementation of an innovative project of national importance "Carbon in ecosystems: monitoring"), Moscow: TsEPL RAN, 2023.
- Solntsev R.V., Chindyaev A.S., Nagimov Z.Y., *Vliyanie osushitel'noi melioratsii na rezhim pochvenno-gruntovykh vod i prirost derev'ev sosny po diametru* (The influence of drainage reclamation on the mode of soil and groundwater and the growth of pine trees by diameter), *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2014, No. 5, Article 744.
- Taksatsiya lesa: teoreticheskie osnovy vychislenii* (Forest taxation: theoretical foundations of computing), Moscow: MGUL, 2012, 182 p.
- Vomperskii S.E., *Biologicheskie osnovy effektivnosti lesoosusheniya: rost drevostoev v svyazi s vazhneishimi faktorami sredy osushaemykh torfyanykh pochv* (Biological basis of forest draining efficiency: the growth of stands in connection with the most important environmental factors of the drained peat soils), Moscow: Nauka, 1968, 312 p.

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СОСТОЯНИЕ И СОХРАННОСТЬ ИНТРОДУЦЕНТОВ ДЕНДРАРИЯ ДЖАНЫБЕКСКОГО СТАЦИОНАРА¹

© 2024 г. М. К. Сапанов^{а, *}, М. Л. Сиземская^а,
Н. А. Котельников^б, М. М. Елекешева^в

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21,
с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., 143030 Россия

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

^вЗападно-Казахстанский аграрно-технический университет им. Жангир хана,
ул. Жангир хана, д. 51, г. Уральск, 090009 Казахстан

*E-mail: sapanovm@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 02.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Проанализированы результаты 70-летнего эксперимента по климатическому испытанию древесных и кустарниковых интродуцентов в условиях глинистой полупустыни Северного Прикаспия на богаре. Объектом исследований стал дендрарий Джаныбекского стационара, созданный в 1951 году в локальном понижении мезорельефа (падине) с лугово-каштановыми почвами и пресной линзой грунтовых вод на глубине 5.5–7.0 м с целью выявления перспективных видов растений для озеленительных мероприятий в регионе. Установлено, что наиболее сильное воздействие на сохранность интродуцентов, особенно с глубокой корневой системой (дуб, вяз, тополь), оказывает вторичное десуктивное засоление пресной линзы до 3–7 г/л⁻¹, после которого деревья перестают ее использовать и погибают от недостатка влаги. Анализ динамики природно-климатических условий выявил наличие четырех циклов увлажненности, при которых состояние и сохранность интродуцентов резко меняются: в засушливые периоды с коэффициентом увлажнения ниже среднего (0.3 ± 0.13) многие виды начинают суховершинить. При повторении засух из года в год отмечается массовое климатогенное усыхание интродуцентов. В дендрарии жизненное пространство погибающих растений занимают наиболее приспособившиеся к данным почвенно-гидрологическим условиям некоторые виды деревьев и кустарников (жимолист, клены, черемуха), образуя устойчивые разновидовые, разновозрастные кустарниковые заросли. За время существования дендрария коллекция интродуцентов сократилась с 211 до 73 видов, многие из которых сохранились лишь в виде самосевных экземпляров. Анализ длительного мониторинга их состояния позволяет рекомендовать для озеленения сохранившиеся виды, в том числе за счет самовозобновления.

Ключевые слова: аридные регионы, интразональные почвы, дендрарий, гибель интродуцентов, семенное распространение, засоление пресных вод, изменение климата.

DOI: 10.31857/S0024114824060045, EDN: NVMPCD

Искусственные лесные экосистемы в аридных регионах являются важными элементами в структуре лесоаграрных ландшафтов, выполняя разнообразные экологические функции. В этой связи интродукция древесных и кустарниковых растений как часть грандиозного советского проекта по лесомелиоративному освоению засушливых земель (так называемого плана преобразования природы), несомненно, представляет особый научный интерес. Это дает возможность изучения

в длительном временном ряду способности древесной и кустарниковой растительности существовать в несвойственных для нее условиях место-произрастания, проявляя скрытые адаптивные реакции, в том числе при критических флуктуациях погодных условий и опасных природно-антропогенных явлениях.

В комплекс широкомасштабных работ, проводимых в середине XX века по защитному лесоразведению для климатического испытания

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00164).

древесных и кустарниковых интродуцентов, было включено создание богарного (без полива) дендрария на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН, который расположен в Северном Прикаспии междуречья Волги и Урала.

Непосредственное научное обоснование способов создания и подбор ассортимента пород проводил видный ученый, один из основоположников учения о почвенной влаге, бессменный научный руководитель стационара А.А. Роде с коллегами: М.М. Абрамовой, А.Ф. Большаковым, М.Н. Польским, С.Д. Эрперт, С.Н. Карандиной и другими сотрудниками. Нам известно, что А.А. Роде обсуждал закладку дендрария с В.Н. Сукачевым и Н.И. Сусом.

С момента формирования дендрария в течение трех десятилетий за его состоянием наблюдала С.Д. Эрперт, которая с С.Н. Карандиной подвели первые 20-летние итоги сохранности интродуцентов (Карандина, Эрперт, 1972). Особенности функционирования дендрария за 45-летний период были представлены в монографии Н.Г. Сенкевич и И.Н. Оловянниковой (1996). Во многих других работах были изучены механизмы приспособления отдельных видов к изменяющимся природно-климатическим условиям, в том числе показано воздействие самих древостоев на условия местопроизрастания (Чистые культуры..., 1961; Киссис, Польский 1963; Оловянникова, 1977, 1991, 1996; Быков и др., 1993; Линдеман, 1993; Сапанов, 2003; Сиземская, 2013; Колесников, 2019; Кулакова, 2020; и др.). Эти исследования внесли существенный вклад в возможность изучения причин преждевременного исхода или сохранности интродуцентов в дендрарии за весь 70-летний период его существования.

При этом за последние 25 лет итоги этого интродукционного эксперимента приводились лишь в виде единичных статей (Sizemskaya, Saparov, 2023; Сиземская, Сапанов, 2024). До сих пор не показан общий сценарий развития дендрария, не изучены причины разновременной гибели тех или иных интродуцентов, нет полноценной оценки их возобновительной способности. Такой анализ был бы актуален тем, что выявленные зависимости, по-видимому, имеют всеобщий характер, который присущ искусственным лесным экосистемам, выращиваемым в аналогичных условиях местопроизрастания в широкой географической амплитуде степной природной зоны (Сапанов, Сиземская, 2020).

Наша цель — выявить этапы и отличительные особенности развития и исхода многих интродуцентов в дендрарии по мере их взросления на фоне изменения природно-климатических условий и интенсивности агротехнических и лесоводственных уходов с определением наиболее устойчивых видов деревьев и кустарников, в том

числе за счет самовозобновления, для выяснения потенциала их использования в защитном лесоразведении и озеленении.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Рассматриваемый дендрарий создан в рамках уникального рукотворного агролесомелиративного комплекса — Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН (49.3980 °N, 46.7960 °E). Стационар расположен на тяжелосуглинистой исконно беслесной бессточной равнинной территории, которая репрезентативна для ландшафтов суббореальных полупустынь и, согласно ботанико-географическому районированию, относится к Заволжско-Казахстанской провинции Евразийской степной области, к округу пустынных ромашниково- и белопопынно-дерновинно-злаковых степей (Доскач, 1979). Особенности почвенно-растительного покрова обусловлены наличием микрорельефа: на микроповышениях развиты солончаковые солонцы с чернопопынно-прутняковыми растительными сообществами, на микросклонах — светло-каштановые почвы с ромашниково-типчачевыми сообществами, в микропонижениях (западинах) — лугово-каштановые почвы с разнотравно-злаковыми сообществами. На этой территории также присутствуют крупные мезопонижения (большие падьи), каждая площадью от 1 до 100 га, с такими же лугово-каштановыми почвами, которые занимают до 10–12% от всей площади (Роде, Польский, 1961; Роде, 1963; Гордеева, Ларин, 1965).

Главной особенностью гидрологии этой равнинной территории, которая ранее была дном Каспийского моря, является бессточность и засоленность грунтовых вод, залегающих на глубине 5–6 м. Основной круговорот воды происходит в результате так называемого потускулярного влагообмена, когда атмосферные осадки, периодически заполняя понижения рельефа в процессе весеннего поверхностного стока талых вод, инфильтруются с образованием пресных линз, которые затем участвуют в общей эвапотранспирации экосистем. Постоянное гидростатическое выравнивание общего уровня грунтовых вод и пресных линз на фоне прихода и расхода влаги определяет его ежегодную динамику и зеркальную застойную засоленность: под солонцами — до 10 г/л⁻¹, светло-каштановыми почвами — до 5 г/л⁻¹, лугово-каштановыми почвами — менее 1 г/л⁻¹. Данное описание очень важно, так как в дендрарии увеличенная эвапотранспирация древостоев (относительно бывшей здесь целинной разнотравно-злаковой растительности) существенным образом меняет гидрологический режим и засоляет пресную линзу (Киссис, Польский, 1963; Сапанов, 2000, 2003).

Дендрарий был заложен на одной из падин площадью около 6 га и состоит из аллейных, куртинных и массивных посадок (рис. 1, А), в составе которых первоначально было высажено около 211 видов деревьев и кустарников. Куртины из нескольких одновидовых экземпляров объединялись в так называемые «кварталы» и отделялись друг от друга аллеями, главным образом, из высокоствольных видов деревьев (Карандина, Эрперт, 1972). Небольшие многорядные массивы чистых и смешанных перспективных культур были посажены по краям дендрария.

Наиболее острой проблемой, которую необходимо было решить перед созданием дендрария, стало постепенное десуктивное засоление пресной линзы, которое уже тогда было известно по наблюдениям в урочище Новая жизнь, расположенном на подобной падине в 5 км от Джаныбекского стационара (Киссис, Польский, 1963). Предполагалось, что проблема будет снята, если оставлять под поляны без лесной растительности около 1/3–1/5 части падины с ежегодным их перепаживанием для уничтожения травяной растительности, а пресная вода из-под полей боковым подтоком будет замещать десуктивный расход интродуцентов (Карандина, Эрперт, 1972; Сенкевич, Оловянникова, 1996). Однако по прошествии некоторого времени стало понятно, что этого не происходит. Лишь через несколько десятилетий удалось выявить механизм вторичного засоления пресной линзы.

При анализе особенностей сохранности интродуцентов были использованы выявленные сотрудниками стационара закономерности функционирования отдельных видов деревьев и кустарников на организменном и экосистемном уровнях, а также собственные 45-летние наблюдения авторов.

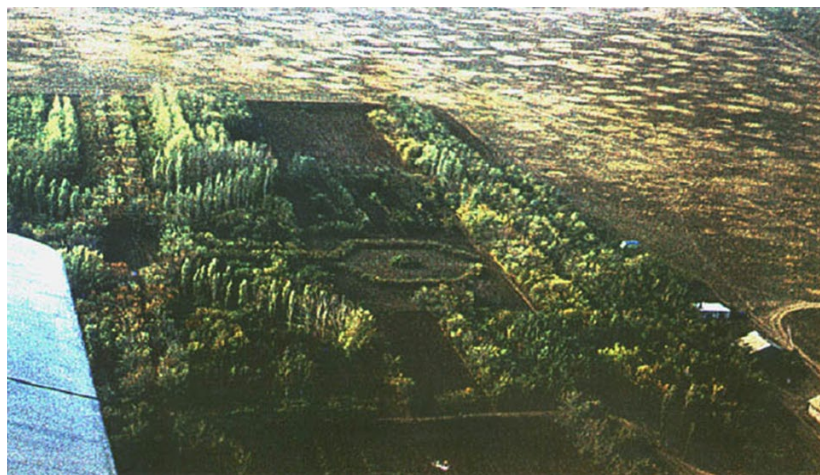
Замеры уровней грунтовых вод проводили в наблюдательных скважинах под разными культурами в дендрарии, состав и минерализацию грунтовых вод определяли в полевой химической лаборатории Джаныбекского стационара общепринятыми методами (Воробьева, 1998). Названия растений даны по The Plant list (2013).

Погодные условия приводятся по данным Жаныбекской метеостанции Казгидромета, которая расположена в 4 км от стационара. Испаряемость вычислялась за каждый месяц вегетационного сезона (апрель–сентябрь) с использованием средних многолетних месячных данных по температуре и относительной влажности воздуха по формуле Н.Н. Иванова (1962). Общеизвестный коэффициент увлажнения (Реймерс, 1990) был нами видоизменен и вычислялся делением количества осадков за гидрологический год (октябрь–сентябрь) на испаряемость вегетационного сезона (КУ). В этом случае по количеству осадков за холодный период года более полно учитываются физические условия формирования весеннего почвенного влагонакопления, а соотношение осадков и испаряемости в теплый период года показывает увлажненность вегетационного сезона (Сапанов, Сиземская, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

История создания дендрария

Первоначально коллекция Джаныбекского дендрария насчитывала 211 видов деревьев и кустарников. Особенности их выживания и сохранности до 15–18-летнего возраста рассмотрены в монографии С.Н. Карандиной и С.Д. Эрперт (1972), в которой, кроме наблюдения за сохранностью растений, приводятся данные мониторинга ежегодного расхода почвенной влаги. Отмечено, что



А



Б

Рис. 1. Дендрарий Джаныбекского стационара: А — аэрофотоснимок начала 1980-х годов, Б — снимок из Google (2006 г.).

несколько десятков видов не прижились и погибли в первые же годы выращивания из-за зимнего вымерзания и быстрого летнего иссушения почвы: орех грецкий (*Juglans regia*), буддлея (*Buddleja davidii*), пузырник (*Colútea*), раkitник австрийский (*Cytisus austriacus*), магония падуболистная (*Mahonia aquifolium*), чубушник Левиза (*Philadelphus lewisii*), сосна горная (*Pinus mugo*), сирень амурская (*Syringa amurensis*), леспедеца (*Lespedeza*) и др. Из числа прижившихся растений 12 видов погибло в 1956 г. вследствие предыдущего, очень засушливого 1955-го г., которому к тому же предшествовал бесснежный 1954 г. Многие виды ослабли после двухлетней засухи в 1965–1966 гг. К началу 1970-х гг. сохранилось около 120 видов древесных и кустарниковых растений.

Вторая ревизия сохранности древесной растительности до 40-летнего возраста была проведена Н.Г. Сенкевич и И.Н. Оловянниковой (1996). Ими отмечалось количество выпавших видов, состояние сохранившихся и их способность к генеративному воспроизводству и возобновлению. Отмечено, что до 1964 г. интродуценты в дендрарии выращивались по «садовому» типу, но без внесения удобрений и проведения полива: ежегодно перепаживали междурядья и поляны, регулярно обрезали кроны деревьев, проводили их штамбовку, убирали самосев. Уходы за почвой в междурядьях прекратили в 1964 г., уничтожение нежелательного самосева — в 1970 г. Лесоводственные уходы постепенно свелись лишь к уборке сухостоя. Это привело к существенному, до 100 видов, сокращению коллекции интродуцентов в дендрарии, а также к появлению излишнего многочисленного жизнеспособного самосева некоторых видов деревьев и кустарников, в том числе на полянах с чистым паром — «магазинах влаги». Заращение этих полей и изменения ранее четкого геометрического строения дендрария хорошо заметны на современных космических снимках (рис. 1, Б). С середины 1970-х гг. началось формирование одноярусных и многоярусных, чистых и смешанных древостоев из посаженных взрослых деревьев и кустарников с включением разнородного самосева. За 40-летний период лучше всего сохранились мезофильные виды бореального происхождения (Сенкевич, Оловянникова, 1996).

С середины 1990-х гг. в дендрарии совсем прекратились любые агротехнические и лесоводственные уходы, интродуценты были оставлены на саморазвитие. В образовавшиеся куртины и небольшие массивы разного породного состава внедрились виды лесных животных, в том числе птицы, мышевидные грызуны, вредители-фитофаги (Быков и др., 1993; Линдеман, 1993; Быков, 2010; Сапанов, 2010). Возникновение этих искусственных биогеоценозов со специфическими

взаимоотношениями между компонентами, безусловно, усложняет задачу выявления механизмов их выживания. Однако очевидно, что в засушливом регионе именно дефицит воды определяет течение и специфику их гибели в процессе внутри- и межвидовой конкуренции, в том числе в результате ослабления вторичными вредителями и болезнями.

Особенности адаптации отдельных видов деревьев к засушливым условиям

На Джаныбекском стационаре значительная часть научных работ посвящена изучению особенностей функционирования искусственных лесных экосистем. Именно эти исследования позволяют понять развитие, сохранность и отпад тех или иных интродуцентов, произрастающих в дендрарии.

Для понимания этих особенностей во времени необходимо показать уже выявленные природно-климатические условия, которые достоверно лимитируют рост и состояние отдельных видов деревьев. Сопряженная динамика ежегодных радиальных приростов некоторых видов деревьев указывает на то, что они зависят от одних и тех же факторов среды обитания (Сапанов, 2003). В сезонном развитии деревьев выявлено функциональное различие влаги весеннего почвенного накопления за счет осенне-зимних осадков, из грунтовых вод и летних осадков. Например, деревья дуба черешчатого (*Quercus robur*) накопленную весной воду с растворенными в ней питательными веществами расходуют на образование листовой массы и приращение ствола. Вода из пресных линз не участвует в формировании биомассы, а расходуется летом на накопление запасных веществ в процессе фотосинтеза, которое необходимо для дыхания ствола и распускания листовой массы на следующий год. Поэтому почвенная засуха из-за нехватки воды весеннего влагонакопления уменьшает приросты, а при ухудшении десукции из грунтовых вод взрослые деревья вовсе погибают. Влага атмосферных осадков вегетационного периода в совокупности с температурным режимом воздуха в основном регулируют степень атмосферной засухи, улучшая или ухудшая общее состояние дерева, но мало участвуют непосредственно в транспирации, так как редко промачивают почву из-за их небольшого количества (Сапанов, 2006).

Отметим, что деревья дуба всех рангов развития в древостоях в экстремальный по засухе 1972 г. уменьшили приросты не только в этот, но в последующие 5–6 лет, вне зависимости от их увлажненности. Видимо, засуха 1972 г. затронула течение физиологических процессов на организменном уровне. Особо опасно повторение сильной почвенной засухи из года в год, при котором многие виды деревьев погибают (Сапанов, 2003; Сапанов, Сиземская, 2020).

Таблица 1. Состав и минерализация почвенно-грунтовых вод на падине под целинной растительностью и в дендрарии под разными 40-летними культурами

Участок	УГВ, м	Минерализация, г/л ⁻¹	CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺
			ммоль(+)/л ⁻¹						
Целина	6.05	0.836	0	6.3	4.6	1.4	4.7	3.7	3.8
Дуб черешчатый	7.16	5.206	0	4.2	47.9	35	43.4	28.1	15.6
Ясень пенсильванский	6.30	0.870	0.8	5.7	6.5	0.8	6.2	2.6	4.2
Боярышник однопестичный	6.30	1.423	1.4	5.5	16.4	1.3	7.7	6.5	9.0
Ирга круглолистная	6.35	1.144	0	4.3	13.1	1.6	7.9	6.9	4.2
Вяз приземистый*	6.10	0.880	0	5.4	8.3	0	8.5	3.3	1.9

Примечание. *— в двухрядной полосе на падине вне дендрария.

Рассмотрим этот процесс на более изученном ясене пенсильванском (*Fraxinus pennsylvanica*), имеющем поверхностную корневую систему и слабо использующем влагу из капиллярной каймы пресной линзы. При сезонном исчерпании продуктивной влаги из почвы у ясеня начинается преждевременное пожелтение и опадение листьев, например, уже в конце июля. Удивительно, что ясень остается в живых даже при ежегодном повторении такого сценария. Очевидно, это связано с тем, что он является одним из немногих видов деревьев, который успевает накопить к этому времени запасные вещества в процессе фотосинтеза для последующего дыхания ствола и начала вегетации на следующий год (Цельникер, 1960). Однако такая почвенная засуха, повторяющаяся из года в год, все же вызывает постепенное ослабление взрослых деревьев, которое регистрируется по разреживанию кроны и постепенному усыханию ствола, начиная с верхушечной части, с появлением многочисленных водяных побегов из спящих почек. В последнюю очередь гибнут многолетние водяные побеги у его основания. Однако при улучшении погодноклиматических условий основной усыхающий ствол дерева постепенно зарастает благодаря усиленному росту боковых ветвей. Именно в таком перманентно ослабленном состоянии существуют в течение многих лет культуры ясеня, в том числе в дендрарии.

Особенности функционирования сомкнутых лесных культур

Прежде всего, необходимо было учесть механизм постепенного засоления пресной линзы, происходящий вследствие чрезмерной десукции некоторых видов с якорной корневой системой, например, как у дуба черешчатого и вяза приземистого (*Ulmus pumila*), которые образуют второй ярус из ростовых и всасывающих корней

в капиллярной кайме пресной линзы. Расход воды из пресной линзы такими насаждениями составляет более 50% от всей эвапотранспирации, что вызывает сезонное образование в ней депрессионных воронок глубиной до 2.5 м (Киссис, Польский, 1963; Оловянникова, 1977; Сапанов, 2003).

Замещающий подток в эту воронку осуществляется вертикальным гидростатическим подъемом воды из засоленного межпластового горизонта за счет коррективного выравнивания общего уровня в ландшафте. Именно этот процесс вызывает постепенное засоление пресной линзы с 25-летнего возраста древостоев до такой концентрации, что, например, дубы внутри насаждения перестают его использовать и постепенно погибают при засолении более 5–7 г/л. При этом периодически пополняющая пресную линзу талая вода расходуется полностью такими древостоями в течение одного-двух лет. Опресненным остается лишь приопушечная зона древостоев из-за бокового подтока пресной воды из-под целинной части падины, которая, в свою очередь, периодически пополняется при весенних затоплениях этих низин (Сапанов, 2005). Как видим, пресная вода из-под оставленных в дендрарии «магазинов влаги» влияет лишь на деревья и кустарники, расположенные в приопушечной зоне.

В дендрарии под разными интродуцентами уровень засоления пресной линзы сильно различается вследствие того, что деревья и кустарники с поверхностной корневой системой слабо используют или совсем не используют влагу из пресной линзы (табл. 1).

Поэтому достаточно трудно выявить первопричину гибели каждого вида. Для этого, например, надо определить под ними ежегодный

расход продуктивной влаги из почвы и динамику засоления пресной линзы. Тем не менее сценарий проявления дефицита воды во всех случаях одинаковый: разреживание кроны и начало усыхания дерева с верхушечной части ствола, а в многорядных культурах – гибель срединных экземпляров.

При этом неистощительный гидрологический режим пресных линз возможен только под небольшими куртинами, где замещение десуктивно израсходованной воды происходит за счет бокового подтока из-под целины. Этот тезис подтверждают сохранившиеся на падинах в течение 100 лет единичные деревья дуба черешчатого, оставшиеся на месте бывших садов, а также куртина вяза гладкого (*Ulmis laevis*), клон терна (*Prunus spinosa*) в урочище Енбекши и двухрядные 70-летние лесополосы из вяза приземистого, которые успешно выращиваются на стационаре (табл.).

Сохранность интродуцентов под влиянием изменения природно-климатических условий и хозяйственной деятельности в дендрарии

В дендрарии некоторые интродуценты сразу же погибли, например, из-за слабой зимостойкости (Карандина, Эрперт, 1972). Состояние прижившихся растений оказалось в сильной зависимости от динамики общей увлажненности вегетационного сезона, весеннего почвенного влагонакопления, доступности воды из пресной линзы, а также увеличения межвидовых конкурентных взаимоотношений по мере появления вблизи них самосевных экземпляров других видов.

Оказалось, что на состояние лесных насаждений сильно воздействует изменение климата, которое легко прослеживается по динамике коэффициента увлажнения. В частности, были выявлены различающиеся друг от друга климатические периоды, которые существенным образом сказались на жизнестойкости лесонасаждений (Сапанов, Сиземская, 2020).

Динамика коэффициента увлажнения за 70-летний период (1951–2021 гг.) имела большую амплитуду от 0.1 (1972 г.) до 0.79 (1993 г.). При среднем значении КУ 0.3 ± 0.13 за 1951–2021 гг. выделяются периоды лучшего и худшего увлажнения (рис. 2).

Первый период (1951–1986 гг.) отличается устойчивым динамически равновесным состоянием увлажненности вблизи среднего значения (КУ – 0.29 ± 0.12), что связано с такими же трендами динамики температурного режима воздуха за теплый период года и количеством атмосферных осадков за гидрологический год. Отмечены годы с сильнейшими засухами (1965, 1972, 1975, 1984 гг.), среди них особо выделяется экстремально засушливый 1972 г., после которого состояние многих видов деревьев ухудшилось, что было заметно по уменьшению их приростов на несколько

лет вне зависимости от последующего улучшения погодно-климатических условий (Сапанов, 2003).

В этот период каких-либо общих закономерностей гибели интродуцентов не было выявлено. Очевидно, погибали те виды, которые сильно увеличили свои размеры и не смогли привести в равновесное состояние листовую массу с периодически возникающим дефицитом продуктивной почвенной влаги. Во всяком случае, их гибель происходила по схожему сценарию ослабления: постепенное разреживание кроны и увеличение суховершинности ствола, как у ясеня пенсильванского. Так начали погибать в 1980-е гг. два отдельно стоящих экземпляра клена сахарного (*Acer saccharum*), несколько десятков кленов гиннала (*A. ginnala*) и полевого (*A. campestre*), четыре дерева березы пушистой (*Betula pubescens*), несколько видов боярышников и тополей, например тополь пирамидальный (*Póulus nígra* var. *Itálica*), красонервный (*P. ×rubrinerva*), берлинский (*P. ×berolinensis*) и некоторые другие гибриды, несколько кустов лоха серебристого (*Elaeagnus commutata*), аронии черноплодной (*Arónia melanocárpa*) вишни войлочной (*Prunus tomentosa*), рябины гибридной (*Sorbus hybrida*). Эти виды не оставили после себя самосевных экземпляров. Наиболее примечательна гибель материнских деревьев в куртине каркаса западного (*Celtis occidentalis*), единичный самосев которого до сих пор присутствует в дендрарии.

Кроме этого, в одной из больших пادين в вязовом колке уже начался отпад срединных деревьев из-за вторичного засоления пресной линзы (Оловянникова, Линдеман, 2000). При этом опушечные деревья вяза до сих пор живы (70 лет). В целом этот период в дендрарии пережило около 100 видов деревьев и кустарников (Сенкевич, Оловянникова, 1996).

Второй период (1987–1994 гг.) отличался исключительно благоприятными погодными условиями (КУ – 0.46 ± 0.16), главным образом, за счет увеличения осадков. В это время интродуценты улучшали свое состояние до такой степени, что происходило зарастание кроны у суховершинных деревьев усиленным замещающим ростом боковых ветвей. Наиболее заметно этот процесс происходил у повсеместно распространенного вяза приземистого и ясеня пенсильванского. В этот период отмечался климатогенный подъем уровня грунтовых вод, который улучшил влагообеспеченность деревьев с поверхностной системой, например ясеня пенсильванского, резко увеличившего радиальные приросты стволов (Сапанов, 2019). Улучшение погодных условий также доказывается устойчивым повышением урожайности зерновых культур (Сапанов, 2018).

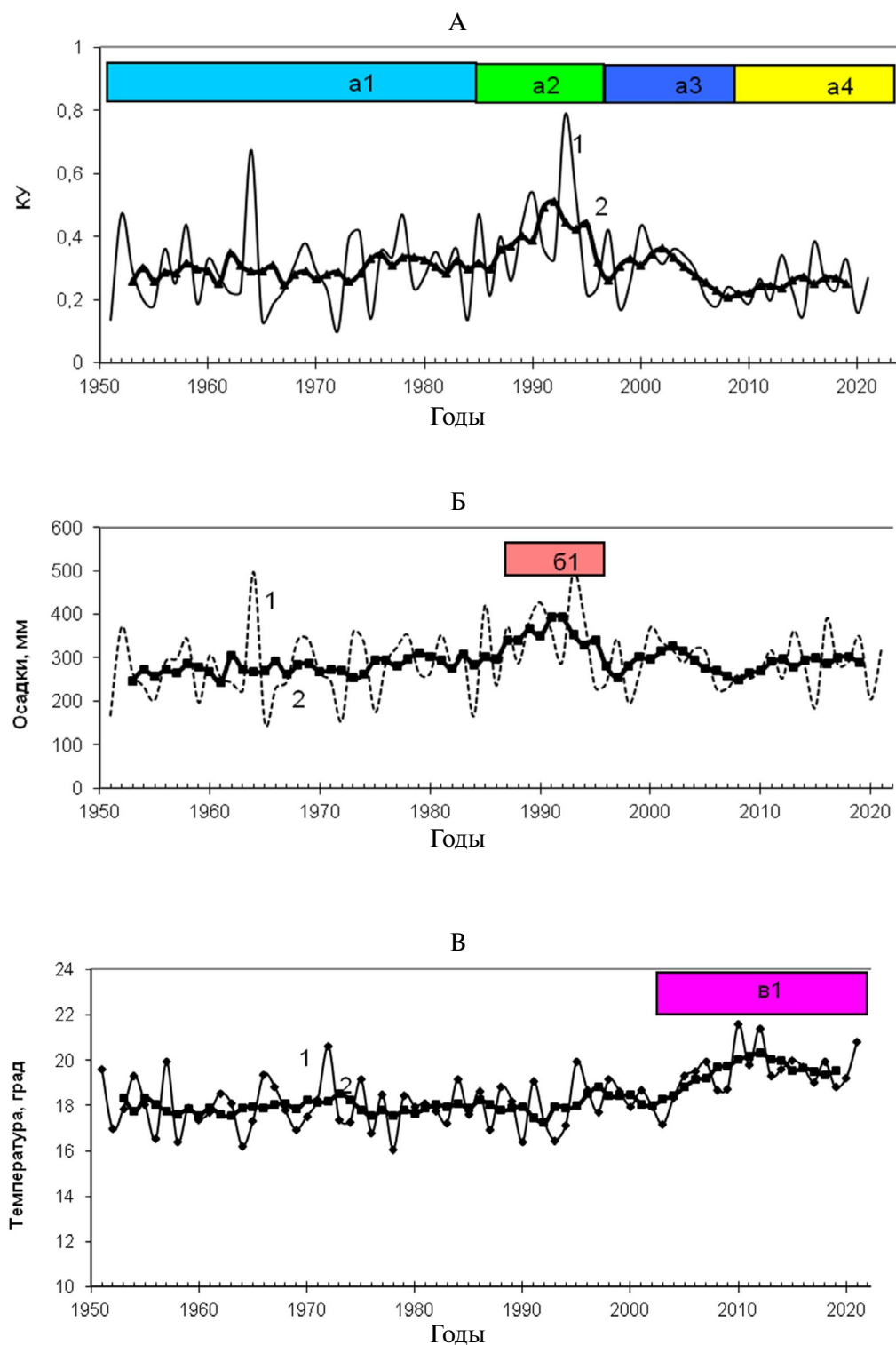


Рис. 2. Важнейшие климатические показатели, регулирующие функционирование интродуцентов (1 – ежегодные данные, 2 – 5-летние скользящие): А – коэффициент увлажнения (КУ) (a1, a2, a3, a4 – периоды увлажнения территории, отличающиеся трендами и скоростями); Б – осадки за гидрологический год (б1 – период повышенной увлажненности); В – среднемесячная температура воздуха теплого полугодия (в1 – период резкого повышения температуры).

В то же время из-за продолжающегося вторичного заселения пресной линзы под массивами культур из дуба черешчатого и разных видов тополей начался процесс массовой гибели деревьев внутри древостоя, а вяз приземистый в рассматриваемом выше отдельном колке погиб полностью (Сапанов, 2005). Однако все остальные виды интродуцентов благополучно пережили этот период.

Третий период (1995–2005 гг.) характеризуется отрицательным трендом увлажненности до его среднего значения ($KU = 0.31 \pm 0.08$) за счет устойчивого повышения температуры воздуха.

Четвертый период (2006–2021 гг.) оказался наиболее засушливым ($KU = 0.24 \pm 0.07$) вследствие постоянно жарких вегетационных сезонов (рис. 2).

Данные периоды изменчивости КУ различаются трендами и характеризуются резким ухудшением условий, вплоть до повторяющихся сильных засух из года в год в течение шести лет (2006–2012 гг.). Именно в эти годы произошла гибель многих древесно-кустарниковых видов в дендрарии.

Процесс исхода многих из них усилился за счет конкуренции с появившимся в это время вблизи них разновидового самосева. Так, например, усохли единственный экземпляр калины (*Viburnum opulus*), несколько кустов айвы японской (*Chaenomeles japonica*) и бересклета Маака (*Euonymus alatus*), два куста птелеи (*Ptelea trifoliata*). Примечательна судьба двух кустов сушаха (*Rhus typhina*), оставивших после себя многочисленные корневые отпрыски, которые впоследствии заросли самосевом других видов и также погибли в этот период.

Многие виды крупных деревьев и кустарников погибли при отсутствии вблизи них самосева, однако в ранее мертвопокровные приствольные круги внедрился типчак (*Festuca valesiaca*) и другие травянистые растения, которые, по-видимому, начали успешно конкурировать с интродуцентами за почвенную влагу. Так усохли два дерева абрикоса маньчжурского (*Prunus mandshurica*), ряды из каштана конского (*Aesculus hippocastanum*), материнские деревья клена остролистного (*Acer platanoides*) и серебристого (*A. saccharinum*), липы мелколистной (*Tilia cordata*) и американской (*T. americana*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*).

Ревизия состояния посаженных деревьев и кустарников в дендрарии, проведенная в 2021–2023 гг., показала, что в коллекции сохранилось 73 вида. Однако наличие в дендрарии многочисленного жизнеспособного самосева 60 видов (рис. 3) дает надежду на дальнейшее функционирование дендрария (Сиземская, Сапанов, 2024).

Возобновительная способность интродуцентов

Современный процесс исхода многих видов интродуцентов и распада многорядных колков в дендрарии сглаживается появлением и сохранностью многочисленного самосева, в том числе от уже погибших видов. На стационаре многие интродуценты не цветут вовсе, другие не производят семян, или они не вызревают, у некоторых видов семена не укореняются, и лишь некоторая часть деревьев и кустарников дает полноценный семенной самосев. Некоторые виды образуют корнеотпрысковые клоны. В дальнейшем развитие и сохранность возобновившихся видов регулируется меж- и внутривидовой конкуренцией (Сенкевич, 1995; Сенкевич, Оловянникова, 1996; Сапанов, 2010).

Самосев от 60 видов (преимущественно кустарниковых) появляется внутри распадающихся куртин и массивов, на месте погибших одиночных деревьев и кустарников. Этот массовый разновозрастный самосев формирует вторичные заросли из наиболее жизнеспособных и адаптированных видов интродуцентов. Встречаются также устойчивые, разновозрастные клоны, образованные корневыми отпрысками тополя белого (*Populus alba*), черемухи виргинской (*Prunus virginiana*), терна.

Заселение самосева в разные места происходит постепенно и представляет собой достаточно сложный процесс. Например, в дендрарии в культурах дуба черешчатого в начальной стадии размыкания древесного полога из-за гибели единичных деревьев начал появляться самосев кустарников: боярышников однопестичного (*Crataegus monogyna*) и полумягкого (*C. submollis*), ирги (*Amelanchier spicata*), смородины золотой (*Ribes aureum*), крушины (*Rhamnus cathartica*), черемухи. Однако затем, по мере распада древостоя, здесь сформировался густой подлесок высотой 5–6 м из клена остролистного с долей участия 20–30%, единично груши обыкновенной (*Pyrus communis*), ирги высотой 1–3 м (20–30% участия), боярышника высотой до 1.5 м и черемухи высотой до 1 м (по 10% участия), клена татарского высотой до 0.5 м и других. Сомкнутость подлеска превысила 70%. Травянистая растительность под ним отсутствует, лишь в небольших окнах, свободных от деревьев и кустарников, продолжает произрастать интродуцированный ландыш майский.

На месте распавшегося тополевого колка образовался чистопородный ирговник, на бывших полянах и в местах произрастания отдельных интродуцентов вселились преимущественно жимолость татарская (*Lonicera tatarica*), клен Семенова (*Acer semenovii*), скупия (*Cotinus coggygria*), смородина золотая.

На данный момент (2023 г.) в местах гибели посаженных деревьев и кустарников продолжается

формирование куртинных лесонасаждений кустарникового типа с общей верхней высотой 6–7 м и проективным покрытием до 60–80%. Всего в дендрарии насчитывается 60 видов самосевных интродуцентов (Сиземская, Сапанов, 2024).

Эти лесные экосистемы, образовавшиеся в процессе вторичной сукцессии, по-видимому, могут функционировать достаточно долго при условии отсутствия дальнейшего засоления ими пресной линзы. В случае же продолжения засоления, очевидно, может произойти смена деревьев и кустарников на аборигенные травянистые виды. Аналогичный процесс сукцессии ранее нами был отмечен при распаде смешанных тополевых культур в урочище Новая жизнь, куда внедрился клен ясенелистный (*Acer negundo*), который образовал чистопородный, разновозрастный, мертвопокровный колок. Затем этот кленовник стал распадаться с внедрением травянистых растений.

Демутационный процесс с полным восстановлением травянистых сообществ продолжался здесь около 20 лет (Сапанов, Сиземская, 2021).

Необходимо отметить, что на исконно целинные участки больших пастбищ, а тем более на почвы солонцового комплекса, деревья и кустарники семенным или вегетативным путем (корневые отпрыски) естественным образом не проникают. Однако при наличии вблизи плодоносящих экземпляров некоторые виды могут встречаться изредка на старопахотных землях; чаще встречаются в искусственных выемках земли, заброшенных прудах, вдоль транспортных путей и каналов, в траншеях и ямах (Сиземская и др., 2020).

Таким образом, 70-летний эксперимент по акклиматизации деревьев и кустарников показал возможность их длительного существования на лугово-каштановых почвах мезопонижений рельефа Прикаспийской равнины. При этом



А



Б



В



Г

Рис. 3. Участки 70-летнего дендрария: А — с аллеей из катальпы бигониевидной (*Catalpa bignonioides*) и рядами березы повислой (*Betula pendula*); Б — с массивным насаждением дуба черешчатого и интродуцированным ландышем майским (*Convallaria majalis*); В — с зарастающей разновидовым самосевом поляной; Г — с единичным разновидовым самосевом.

основным условием лесовыращивания здесь является недопущение засоления пресных линз, которое можно обеспечить лишь посадкой деревьев, особенно со стержневыми корневыми системами в виде небольших куртин площадью $10 \times 10 \text{ м}^2$ или узких лесополос шириной не более нескольких метров, равномерно удаленных друг от друга на значительные расстояния. Только при таком расположении их десуктивный расход из пресной линзы будет замещаться боковым подтоком воды из-под целины, которая, в свою очередь, будет периодически пополняться инфильтрационными водами во время весеннего затопления педин тальми водами. При этом пресная линза под деревьями не будет истощаться и будет всегда им доступна. Именно этот механизм использования во время засухи из глубинных слоев почвогрунта влаги, которая была предварительно накоплена за счет дополнительного снегозадержания и/или поверхностного притока талых вод, поддерживает функционирование лесонасаждений на должном уровне на любых исконно безлесных степных типах почв (Сапанов, Сиземская, 2020). Решение всех других проблем вполне возможно в рамках оптимизации ассортимента пород и проведения хозяйственных мероприятий (агротехнические и лесоводственные уходы).

На современном этапе можно констатировать, что найдены подходы к созданию устойчивых лесонасаждений на лугово-каштановых почвах полупустынной территории для озеленения населенных пунктов. С точки зрения долголетия их существования можно рекомендовать: дубы черешчатый и северный (*Quercus borealis*), березу повислую, клены татарский (*Acer tataricum*) и Семенова, робинию лжеакацию (*Robinia pseudoacacia*), карагану древовидную (*Caragana arborecens*), вяз гладкий и приземистый, ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) и пенсильванский, лох остроплодный (*Elaeagnus oxycarpa*), тополь белый, яблоню лесную (*Malus sylvestris*), вишню обыкновенную (*Prunus cerasus*), жимолость татарскую, иргу колосистую, сирень обыкновенную (*Syringa vulgaris*), кизильник блестящий (*Cotoneaster lucidus*), лещину обыкновенную (*Corylus avellana*), розу морщинистую (*Rosa rugosa*), смородину золотую, терн, скумпию, миндаль низкий (*Prunus tenella*), снежноягодник (*Symphoricarpos albus*), спирею зверобоелистную (*Spiraea hypericifolia*) и другие виды. Хотя некоторые из перечисленных видов и относятся к чужеродным, характеризующимся в некоторых регионах высокой инвазионной активностью (Виноградова и др., 2010), в условиях полупустыни их распространение и воздействие ограничено в связи с особенностями природно-климатических условий региона (Sizemskaya, Sapantov, 2023).

Проводимый на Джаныбекском стационаре интродукционный эксперимент не имеет мировых аналогов как по длительности, так и по изученности причинно-следственных взаимосвязей между компонентами формирующихся лесных экосистем на лучших интразональных почвах аридных территорий. Поэтому продолжение мониторинга состояния дендрария является одной из приоритетных задач исследований Джаныбекского стационара.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Прикаспийской низменности междуречья Волги и Урала в середине 1950-х гг. образован Джаныбекский стационар Института лесоведения РАН, в его рамках создан богарный дендрарий (без полива) на интразональной лугово-каштановой почве большой падины, представляющей собой локальное замкнутое мезопонижение с пресной линзой воды на глубине 5–6 м.

В ходе 70-летнего наблюдения за почвенно-гидрологическими условиями и состоянием деревьев и кустарников в этом дендрарии на фоне климатогенного изменения природной среды было выявлено, что основной причиной массовой гибели интродуцентов является вторичное десуктивное засоление пресной линзы, которое постепенно уменьшает их влагопотребление. Еще одной причиной ухудшения состояния интродуцентов являются почвенные засухи (опосредованно оцениваемые коэффициентом увлажнения), при повторении которых из года в год многие интродуценты быстро погибают. Остальные, ослабленные засухой, уступают свое жизненное пространство (площадь влагопотребления) самосеву иных видов, которые со временем также вызывают их гибель.

Итогом богарной акклиматизации деревьев и кустарников является постепенное вторичное засоление пресной линзы и неуправляемое распространение самосевных экземпляров некоторых видов, формирующих устойчивые кустарниковые заросли на месте выпавших интродуцентов.

Полученный в ходе натурного 70-летнего эксперимента материал позволяет предложить для устойчивых озеленительных насаждений ассортимент надежных видов деревьев и кустарников и оптимизировать способы их создания, обеспечивающие неистощительный гидрологический режим пресных линз грунтовых вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быков А.В. Значение древесно-кустарниковой растительности для позвоночных животных глинистой полупустыни Заволжья // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 5 (45). С. 90–97.

- Быков А.В., Оловяникова И.Н., Сапанов М.К. Роль зоогенных факторов при создании колочно-западинного ландшафта в глинистой полупустыне Заволжья // Лесоведение. 1993. № 6. С. 27–33.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 503 с.
- Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М.: МГУ, 1998. 272 с.
- Гордеева Т.К., Ларин И.В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.-Л.: Наука, 1965. 160 с.
- Доскач А.Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука, 1979. 144 с.
- Иванов Н.Н. Показатель биологической эффективности климата // Известия Всесоюзного географического общества. М.-Л.: АН СССР. 1962. Т. 94. № 1. С. 65–70.
- Карандина С.Н., Эрперт С.Д. Климатическое испытание древесных пород в Прикаспийской полупустыне. М.: Наука, 1972. 127 с.
- Киссис Т.Я., Польский М.Н. Водный режим темноцветной черноземовидной почвы большой падины под древесным насаждением // Водный режим почв полупустыни. М.: АН СССР, 1963. С. 84–126.
- Колесников А.В. Водный режим и водный баланс лугово-каштановых почв под колочными лесными насаждениями в Северном Прикаспии // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 4 (44). С. 48–58.
- Кулакова Н.Ю. Особенности круговорота биофильных элементов в подстилках экосистем полупустыни Северного Прикаспия // Почвоведение. 2020. № 11. С. 1341–1352.
- Линдеман Г.В. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука, 1993. 206 с.
- Оловяникова И.Н. Баланс влаги в черноземовидной почве под насаждением вяза мелколистного // Почвоведение. 1977. № 12. С. 77–87.
- Оловяникова И.Н. Влияние вязового насаждения на гидрологический режим почв падин полупустыни Северного Прикаспия // Почвоведение. 1991. № 7. С. 116–126.
- Оловяникова И.Н. Влияние насаждений вяза приземистого на водно-солевой режим черноземовидных почв депрессий Прикаспийской полупустыни // Лесоведение. 1996. № 3. С. 30–41.
- Оловяникова И.Н., Линдеман Г.В. О причинах недолговечности культур вяза мелколистного на юго-востоке Европейской России в лучших условиях роста // Лесоведение. 2000. № 5. С. 22–42.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Роде А.А. Водный режим и баланс целинных почв полупустынного комплекса // Водный режим почв полупустыни. М.: АН СССР, 1963. С. 5–83.
- Роде А.А., Польский М.Н. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева, 1961. Т. 56. С. 3–214.
- Сапанов М.К. Оценка десукции лесных культур на разных типах почв Северного Прикаспия // Почвоведение. 2000. № 11. С. 1318–1327.
- Сапанов М.К. Экология лесных насаждений в аридных регионах. Тула: Гриф и Ко, 2003. 248 с.
- Сапанов М.К. Причины усыхания культур дуба черешчатого на гидроморфных лугово-каштановых почвах Северного Прикаспия // Лесоведение. 2005. № 5. С. 10–17.
- Сапанов М.К. Роль атмосферных осадков и грунтовых вод в жизнедеятельности лесных насаждений аридных регионов // Лесоведение. 2006. № 4. С. 12–20.
- Сапанов М.К. Возобновление и сохранность деревьев и кустарников в лесонасаждениях аридных регионов // Поволжский экологический журнал. 2010. № 2. С. 177–184.
- Сапанов М.К. Экологические последствия потепления климата в Северном Прикаспии // Аридные экосистемы, 2018. Т. 24. № 1 (74). С. 18–28.
- Сапанов М.К. Климатогенные факторы внезапного изменения хода роста дерева // Поволжский экологический журнал. 2019. № 2. С. 253–263.
- Сапанов М.К., Сиземская М.Л. Климатогенные ограничения аридного лесовыращивания // Лесоведение. 2020. № 1. С. 46–54.
- Сапанов М.К., Сиземская М.Л. Экологические особенности возобновления клена ясенелистного в аридных регионах России // Лесоведение. 2021. № 3. С. 325–334.
- Сенкевич Н.Г. Естественное возобновление интродуцентов в искусственных лесных экосистемах глинистой полупустыни Северного Прикаспия // Биологическое разнообразие лесных экосистем: Материалы совещания. М., 1995. С. 341–343.
- Сенкевич Н.Г., Оловяникова И.Н. Интродукция древесных растений в полупустыне Северного Прикаспия. М.: ЦНИЭИуголь, 1996. 180 с.
- Сиземская М.Л. Современная природно-антропогенная трансформация почв полупустыни Северного Прикаспия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 276 с.
- Сиземская М.Л., Елекешева М.М., Сапанов М.К. Формирование лесных биогеоценозов на нарушенных землях Северного Прикаспия // Поволжский экологический журнал. 2020. № 1. С. 86–98.
- Сиземская М.Л., Сапанов М.К. Особенности видового состава и состояния интродуцентов в дендрариях

Джаныбекского стационара в полупустыне Северного Прикаспия // Растительные ресурсы. 2024. № 1.

Цельникер Ю.Л. Пути приспособления древесных растений к перенесению засухи в условиях степи // Физиология устойчивости растений. М.: АН СССР. 1960. С. 450–453.

Чистые культуры древесных пород на больших падинах Прикаспийской низменности. М.: АН СССР, 1961. 180 с.

Sizemskaya M.L., Sapanov M.K. Ecological assessment of the safety and biodiversity of woody introduced species in the semi-desert of the Northern Caspian lowland // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Ensuring Sustainable Development in the Context of Agriculture, Energy, Ecology and Earth Science. 2023. V. 1212. № 1. 012025

The Plant list. Version 1.1. [Электронный ресурс] // September 2013. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 11.09.2023).

The Impact of Natural Climatic Factors on the State and Preservation of Introduced Species in Dzhanybek Research Station's Arboretum

M. K. Sapanov^{1, *}, M. L. Sizemskaya¹, N. A. Kotelnikov², M. M. Elekesheva³

¹Institute of Forest Science of the RAS,

Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation

¹Soil Science faculty, Lomonosov Moscow State University,

Leninskie Gory 1 bldg. 12, Moscow, 119991 Russian Federation

³Zhangir Khan University, Zhangir khan st. 51, Uralsk, 090009 Republic of Kazakhstan

*E-mail: sapanovm@mail.ru

The paper presents the analysis results of a 70-year long experiment on climate testing of introduced tree and shrub species in the conditions of the bogharic lands of the Northern Caspian clay semi-deserts. The object of the research was the arboretum of the Dzhanybek Research Station, created in 1951 in a local mesorelief depression with meadow-chestnut soils and a fresh lens of groundwater at a depth of 5.5–7.0 m in order to identify a promising plant species for landscaping in the region. It was found that the strongest impact on the preservation of introduced plants, especially with a deep root system (oak, elm, poplar), is the secondary salinization of the fresh lens to 3–7 g / l as it depletes, after which the trees can't use it and die from the lack of moisture. Analysing the dynamics of natural and climatic conditions revealed the presence of four moisture cycles, during which the condition and safety of introduced species change dramatically: in dry periods with a moisture coefficient below average (0.3 ± 0.13), many species begin to wither. When droughts recur from year to year, mass climatogenic drying-out of introduced species is observed. In the arboretum, the living space of dying plants is occupied by the species of trees and shrubs (honeysuckle, maples, bird cherry) that are best adapted to these soil and hydrological conditions, forming stable multi-species, multi-age shrub thickets. During the existence of the arboretum, the collection of introduced species has decreased from 211 to 73 species, many of which have survived only as self-sown specimens. Analysis of long-term monitoring of their condition allows us to recommend the surviving species for landscaping, including through self-renewal.

Keywords: arid regions, intrazonal soils, arboretum, introduced species die-off, seed spreading, fresh water salinization, climate change.

Acknowledgements: The work has been carried out with the financial support from the Russian Scientific Foundation (№ 23-24-00164).

REFERENCES

Bykov A.V., Olovyanikova I.N., Sapanov M.K., Rol' zoogenykh faktorov pri sozdani kolochno-zapadinnogo landshafta v glinistoi polupustyne Zavolzh'ya (Role of zoogenic factors in creating kolok-rading landscape in clay semideserts of Zavolzh'ye), *Lesovedenie*, 1993, No. 6, pp. 27–33.

Bykov A.V., Znachenie drevesno-kustarnikovo rastitel'nosti dlya pozvonochnykh zhivotnykh glinistoi polupustyni

Zavolzh'ya (The significance of arboreal vegetation for vertebrates of the clayey semi-desert of Trans-Volga region), *Aridnye ekosistemy*, 2010, Vol. 16, No. 45, pp. 90–97.

Chistye kul'tury drevesnykh porod na bol'shikh padinakh Prikaspiiskoi nizmennosti., (Pure cultures of tree species in large depressions of the Caspian lowland), Moscow: AN SSSR, 1961, 180 p.

Doskach A.G., *Prirodnoe raionirovanie Prikaspiiskoi polupustyni* (Natural zoning of Caspian semi-desert), Moscow: Nauka, 1979, 144 p.

- Gordeeva T.K., Larin I.V., *Estestvennaya rastitel'nost' polupustyni Prikaspiya kak kormovaya baza zhivotnovodstva* (Natural vegetation of the Caspian semi-desert as a forage base for livestock farming), Moscow-Leningrad: Nauka, 1965, 160 p.
- Ivanov N.N., Pokazatel' biologicheskoi effektivnosti klimata, *Izv. Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva*, 1962, Vol. 94, No. 1, pp. 65–70.
- Karandina S.N., Erpert S.D., *Klimaticheskoe ispytanie drevesnykh porod v Prikaspiiskoi polupustyne* (A climatic experiment on tree species in the Caspian desert), Moscow: Nauka, 1972, 127 p.
- Kissis T.Y., Vodnyi rezhim temnotsvetnoi chernozemovidnoi pochvy bol'shoi padiny pod drevesnym nasazhdeniem (Water regime of dark chernozem-like soil of a big wooded gully), In: *Vodnyi rezhim pochv polupustyni* (Water regime of semi-desert soils), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, pp. 84–126.
- Kolesnikov A.V., Vodnyi rezhim i vodnyi balans lugovo-kashtanovykh pochv pod kolochnymi lesnymi nasazhdeniyami v Severnom Prikaspii (Water regime and water balance of meadow-chestnut soils under separated forest stands in the northern Caspian Sea Region), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2019, No. 4 (44), pp. 48–58.
- Kulakova N.Y., Cycle of biophilic elements in the litter of native and anthropogenic ecosystems in the Northern Caspian Semidesert *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 11, pp. 1561–1571.
- Lindeman G.V., *Vzaimootnosheniya nasekomykh-ksilofagov i listvennykh derev'ev v zasushlivykh usloviyakh* (Relationships between xylophagous insects and deciduous trees in arid conditions), Moscow: Nauka, 1993, 206 p.
- Olovyannikova I.N., Balans vlagi v chernozemovidnoi pochve pod nasazhdeniem vyaza melkolistnogo (Water balance in chernozem-like soil of Chinese elm stand), *Pochvovedenie*, 1977, No. 12, pp. 77–87.
- Olovyannikova I.N., Lindeman G.V., O prichinakh nedolgovechnosti kul'tur vyaza melkolistnogo na yugo-vostoke Evropeiskoi Rossii v luchshikh usloviyakh rosta (On the reasons for the short life of small-leaved elm crops in the south-east of European Russia under the best growing conditions), *Lesovedenie*, 2000, No. 5, pp. 22–42.
- Olovyannikova I.N., Vliyanie nasazhdenii vyaza prize-mistogo na vodno-solevoi rezhim chernozemovidnykh pochv depressii Prikaspiiskoi polupustyni (The effect of Siberian elm forests on water-salt metabolism of chernozem-like soils of depressions in Caspian desert), *Lesovedenie*, 1996, No. 3, pp. 30–41.
- Olovyannikova I.N., Vliyanie vyazovogo nasazhdeniya na gidrologicheskii rezhim pochv padin polupustyni Severnogo Prikaspiya (The influence of elm plantation on the hydrological regime of the soils of the hollows of the semi-desert of the Northern Caspian region), *Pochvovedenie*, 1991, No. 7, pp. 116–126.
- Reimers N.F., *Prirodopol'zovanie* (Natural management), Moscow: Mysl', 1990, 637 p.
- Rode A.A., Pol'skii M.N., Pochvy Dzhanybekskego stantsionara, ikh morfologicheskoe stroenie, mekhanicheskii i khimicheskii sostav (Soils of Dzhanybek station: morphology, structure, grain size and chemical composition), In: *Pochvy polupustyni Severo-Zapadnogo Prikaspiya i ikh melioratsiya. Po rabotam Dzhanybekskego stantsionara* (Melioration of soils of semi-desert in northwestern Caspian region: studies from Dzhanybek station), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1961, pp. 3–214.
- Rode A.A., Vodnyi rezhim i balans tselinnykh pochv polupustynnogo kompleksa (Water regime and balance of virgin soils of the semi-desert complex), In: *Vodnyi rezhim pochv polupustyni* (Water regime of semi-desert soils), Moscow: AN SSSR, 1963, pp. 5–83.
- Sapanov M.K., Ekologicheskie posledstviya potepleniya klimata v Severnom Prikaspii (Environmental Implications of Climate Warming for the Northern Caspian Region), *Aridnye ekosistemy*, 2018, Vol. 24, No. 1(74), pp. 18–28.
- Sapanov M.K., *Ekologiya lesnykh nasazhdenii v aridnykh regionakh* (Ecology of wood plantings in arid regions), Tula: Grif i K, 2003, 248 p.
- Sapanov M.K., Klimatogennyye faktory vnezapnogo izmeneniya khoda rosta dereva (Climatic factors of a sudden change of tree growth), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2019, No. 2, pp. 253–263.
- Sapanov M.K., Prichiny usykhaniya kul'tur duba chereshchatogo na gidromorfnykh lugovo-kashtanovykh pochvakh Severnogo Prikaspiya (Causes of drying up of *Quercus robur* plantations on hydromorphic meadow-chestnut soils in the Northern Caspian Sea region), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 10–17.
- Sapanov M.K., Rol' atmosferynykh osadkov i gruntovykh vod v zhiznedeystel'nosti lesnykh nasazhdenii aridnykh regionov (The role of atmospheric precipitation and groundwater in growth of forest plantations in arid regions), *Lesovedenie*, 2006, No. 4, pp. 12–20.
- Sapanov M.K., Sizemskaya M.L., Ekologicheskie osobennosti vozobnovleniya klena yasenelistnogo v aridnykh regionakh Rossii (Ecological features of the ash-leaved maple regrowth in Russia's arid regions), *Lesovedenie*, 2021, No. 3, pp. 325–334.
- Sapanov M.K., Sizemskaya M.L., Climatogenic restrictions of arid forestry, *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, Vol. 13, No. 7, pp. 788–794.
- Sapanov M.K., Vozobnovlenie i sokhrannost' derev'ev i kustarnikov v lesonasazhdeniyakh aridnykh regionov (Renewal and conservation of trees and shrubs in artificial forests in arid regions), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2010, No. 2, pp. 177–184.
- Sapanov M.K., Water uptake by trees on different soils in the Northern Caspian region, *Eurasian Soil Science*, 2000, Vol. 33, No. 11, pp. 1157–1165.
- Senkevich N.G., Estestvennoe vozobnovlenie introdutsentov v iskusstvennykh lesnykh ekosistemakh glinistoi

- polupustyni Severnogo Prikaspiya (Natural regeneration of introduced species in artificial forest ecosystems of the clay semi-desert of the Northern Caspian region), *Biologicheskoe raznoobrazie lesnykh ekosistem* (Biological diversity of forest ecosystems), Proc. of Meeting, Moscow, 1995, pp. 341–343
- Senkevich N.G., Olovyannikova I.N., *Introduktsiya drevesnykh rastenii v polupustyne Severnogo Prikaspiya* (Introduction of trees in semi-desert of northern Caspian region), Moscow: Izd-vo ILAN, 1996, 179 p.
- Sizemskaya M.L., Elekesheva M.M., Sapanov M.K., *Formirovanie lesnykh biogeotsenozov na narushennykh zemlyakh Severnogo Prikaspiya* (Formation of forest biogeocenoses on disturbed lands of the Northern Caspian Region), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2020, No. 1, pp. 86–98.
- Sizemskaya M.L., Sapanov M.K., *Osobennosti vidovogo sostava i sostoyaniya introdutsentov v dendrariyakh Dzhanibekskogo statsionara v polupustyne Severnogo Prikaspiya* (Features of the introduced species composition and state in the arboreta of Dzhanibek research station in the Northern Pre-Caspian semi-desert), *Rastitel'nye resursy*, 2024, No. 1.
- Sizemskaya M.L., *Sovremennaya prirodno-antropogennaya transformatsiya pochv polupustyni Severnogo Prikaspiya* (Recent soil alterations in northern Caspian region under natural and human impacts), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013, 276 p.
- Sizemskaya M.L., Sapanov M.K., Ecological assessment of the safety and biodiversity of woody introduced species in the semi-desert of the Northern Caspian lowland, *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, Ensuring Sustainable Development in the Context of Agriculture, Energy, Ecology and Earth Science, 2023, Vol. 1212, No. 1, Article 012025.
- The Plant list*, available at: <http://www.theplantlist.org/> (September 11, 2023).
- Tsel'niker Y.L., *Puti prispособleniya drevesnykh rastenii k pereneseniyu zasukhi v usloviyakh stepi* (Ways of adaptation of woody plants to drought tolerance in steppe conditions), In: *Fiziologiya ustoichivosti rastenii* (Physiology of plant resistance), Moscow: AN SSSR, 1960, pp. 450–453.
- Vinogradova Y.K., Maiorov S.R., Khorun L.V., *Chernaya kniga flory Srednei Rossii: chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii* (The black book of flora of Central Russia: alien plant species in ecosystems of Central Russia), Moscow: GEOS, 2010, 512 p.
- Vorob'eva L.A., *Khimicheskii analiz pochv* (Chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1998, 271 p.

УДК 630*161. 182.21.

ОТБОР КЛИМАТИПОВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО ДЛЯ ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ В ТЕЛЛЕРМАНОВСКОМ ОПЫТНОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ

© 2024 г. В. Г. Стороженко^а, П. А. Чеботарёв^а, В. В. Чеботарёва^{а, *}

^аИнститут лесоведения РАН,
ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., 143030 Россия
^{*}E-mail: chebotareva@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 19.03.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Констатируется нарастающее влияние на деградацию дубовых лесов лесохозяйственных, биогенных факторов воздействия и создание географических культур дуба черешчатого из аборигенных климатипов различных областей Европейской России на лесокультурных площадях Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН. Исследованы морфометрические показатели и сохранность дубовых культур 14 географических климатипов. Наилучшие показатели по приживаемости, энергии роста и устойчивости к биогенным факторам воздействия для эдафических условий и, возможно, всего региона южной лесостепной зоны у семян от климатипов из Смоленска, Тулы, Белгорода, Орла, Курска 1, Курска 2, Татарстана и Адыгеи. Качественное лесовосстановление желудями местного происхождения, собранными в дубраве нагорной высокоствольной, возможно только при условии снятия пресса копытных животных.

Ключевые слова: воспроизводство дуба, климатипы географических культур, всхожесть, приживаемость и сохранность культур.

DOI: 10.31857/S0024114824060056, **EDN:** NVHCZP

Дубравы занимают в лесном фонде России около 2.5 млн га (Хрипченко, Юдин, 2017). За последние 30 лет их площади сократились почти на 900 тыс. га, или на 20%, и продолжают ежегодно сокращаться примерно на 50 тыс. га (Нейштадт, 1957; Oleksyn, Przybyl, 1987). В условиях Воронежской области за 7 лет (с 2003 по 2010 гг.) площади дуба (*Quercus robur* L.) нагорного высокоствольного сократились на 8.1%. Если в будущем сохранятся такие же темпы заготовок древесины дубовых лесов, то за следующие 30 лет площади дуба высокоствольного сократятся уже на 34.7% (Лесной план..., 2011). При этом увеличатся площади, занятые дубом низкоствольным, возобновляющимся естественным путем от пней срубленных деревьев. Дуб низкоствольный по лесоводственным, хозяйственным, экосистемным параметрам значительно уступает дубу высокоствольному (Молчанов, 1978; Харченко, 2010; Лесной план..., 2011; Таксационное описание..., 2012; Чеботарев, Чеботарева, 2015; Чеботарева и др., 2015; Стороженко и др., 2022).

Одновременно с этим приходится констатировать все нарастающее влияние на деградацию дубовых лесов лесохозяйственных мер воспроизводства дубрав, не отвечающих биологии дуба,

воздействие биогенных факторов (зоогенные, фитопатогенные, энтомогенные), ослабляющих их жизненный потенциал, приводящих к уничтожению молодых посадок дуба, усыханию взрослых деревьев и в целом дубовых древостоев (Кузнецова, 1976; Leontovyc et al., 1987; Яковлев А., Яковлев И., 1999; Шутяев, 2000; Царалунга, 2005; Харченко и др., 2009; Чеботарев, Чеботарева, 2014; Стороженко и др., 2014, 2022).

Одним из методов воспроизводства дубовых лесов в зоне лесостепи признается отбор семенного материала и создание географических культур дуба черешчатого из аборигенных климатипов различных областей Европейской России, имеющих высокие параметры перспективных признаков физиологического развития и устойчивость к изменениям внешних факторов среды произрастания.

Цель исследования – отбор климатипов географических культур дуба черешчатого из различных регионов коренного произрастания дуба Европейской России, обладающих высокими морфометрическими показателями деревьев и устойчивостью к воздействию биогенных факторов для воспроизводства дубовых лесов в условиях южной лесостепи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследований приняты географические культуры (ГК) дуба черешчатого, созданные методом посева желудей на площади 1.4 га в кв. 18 Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН на лесокультурной площади, вышедшей из-под рубки спелого, смешанного с дубом лиственного насаждения. Состав древостоя до рубки 4Яс2Дн2Кло2Лп относится к снытьевой группе типов леса на серых лесных почвах. Возраст созданных географических культур дуба на период 2020 г. – 6 лет.

Географические культуры дуба создавали посевом желудей по подготовленным бороздам глубиной 5–8 см по 3–5 штук в лунку с количеством посадочных мест 3.6 тыс. шт. на 1 га площади и схемой посева 0.8×3.5 м. На всех участках измерялся диаметр стволиков дубков штангенциркулем на уровне земли как среднее значение между диаметрально разными проекциями, длина стволиков измерялась рулеткой и градуированной штангой. Степень объедания кроны копытными животными определялась по процентному соотношению поврежденных и неповрежденных ветвей за каждый год вегетации. Окорение стволиков дуба фиксировалось от уровня земли до нижней границы повреждений и далее до верхней границы погрыза копытными.

Климатические условия географических культур фиксировались по данным метеостанции г. Борисоглебска, расположенной в 9 км от границы Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН. По данным метеостанции за 78 лет (с 1942 по 2020 г.), среднегодовая температура увеличилась на 5.9 °С, причем только с 2015 по 2020 г. она выросла на 0.9 °С. За тот же период количество осадков сократилось на 126 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основными задачами исследований обозначены два важных положения по отбору климатипов географических культур дуба черешчатого, во-первых, отбор климатипов дуба по всхожести и факту наличия высоких морфометрических показателей деревьев, во-вторых, отбор по устойчивости к воздействию зоогенных факторов (Olsson, 1975; Ducousso et al., 1993; Eisner, 1993; Царев и др., 2003; Иозус, Морозова, 2016; Камалов, Петюренко, 2022).

Отбор климатипов, обладающих высокими морфометрическими показателями деревьев

Основными показателями высокого уровня жизнеспособности географических климатипов являются приживаемость, энергия прорастания желудей, энергия роста семян, линейные

Таблица 1. Регионы отбора аборигенных климатипов из различных областей Европейской России

№ п.п.	Регион: республика, область, лесхоз, лесничество, квартал, выдел – сокращенное наименование
1.	Республика Адыгея, Майкопское лесничество, Кужорское участковое лесничество, кварталы 19, 20 – Адыгея
2.	Республика Адыгея, Майкопское лесничество, Кужорское участковое лесничество, квартал 19, выдел 5 – желуди от плюсовых деревьев того же лесничества, квартал 19, выдел 5 – Адыгея +
3.	Пензенская область, Ахунско-Ленинское лесничество, Лопуховский участок, квартал 126, выдел 6 – Пенза
4.	Тульская область, Одоевское лесничество – Тула
5.	Смоленская область, Духовщинское лесничество, Духовщинское участковое лесничество, квартал 67, выдел 1 – Смоленск
6.	Республика Татарстан, Кайбицкое лесничество, Балтаевское участковое лесничество, квартал 44, выдел 9 – Татарстан
7.	Республика Чувашия, Опытное лесничество, Сорминское участковое лесничество – Чувашия
8.	Псковская область, Печорское лесничество, Островское участковое лесничество, квартал 184, выделы 24, 25, 28 – Псков
9.	Курская область, Железногорское лесничество – Курск 1
10.	Воронежская область, Воронежский лесной селекционно-семеноводческий центр – ВЛССЦ
11.	Курская область, Рыльское лесничество – Курск 2
12.	Белгородская область, Старооскольский лесхоз, Старооскольское лесничество – Белгород
13.	Орловская область, Глазуновское лесничество – Орел
14.	Воронежская область, Теллермановское лесничество, Грибановское участковое лесничество, Теллермановское опытное лесничество ТОЛ ИЛАН РАН, кварталы 5, 7 – ТОЛ

показатели приростов в высоту и по диаметру за период наблюдений (табл. 2). По результатам исследований морфометрических показателей и сохранности дубовых культур географических климатипов наиболее приемлемыми для эдафических условий Теллермановского опытного лесничества можно признать климатипы из Смоленска, Тулы, ТОЛ, Белгорода, Орла, Курска 1, Курска 2, Татарстана и Адыгеи (табл.2).

Необходимо отметить, что на приживаемость культур в значительной степени влияет наличие млекопитающих, периодически посещающих посевы культур: мышевидных грызунов, поедающих посевные желуди; кабана, выкапывающего посевы желудей. Одновременно существенное влияние на

рост и состояние дубков оказывают биогенные воздействия — погрызы коры стволов, объедание листвы и ветвей копытными.

Отбор климатипов, обладающих устойчивостью к биогенным факторам воздействия

В состав млекопитающих-деструкторов входят мышевидные грызуны, повреждающие кору, ветви и почки дубков примерно до 3-летнего возраста; зайцы: русак (*Lepus europaeus*) и беляк (*Lepus timidus*), обгладывающие кору стволиков по снежному насту на высоту их роста; кабан (*Sus scrofa*), выкапывающий высеянные желуди; европейская косуля (*Capreolus capreolus*), объедающая побеги сеянцев дуба сразу после весенней посадки и до высоты около полутора метров

Таблица 2. Показатели приживаемости и линейных параметров климатипов географических культур в условиях Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН

Показатели		Климатипы географических культур дуба черешчатого													
		Псков	Смоленск	Тула	Чувашия	ТОЛ	Воронеж ВЛССЦ	Белгород	Орел	Курск 1	Курск 2	Пенза	Татарстан	Адыгея	Адыгея +
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Приживаемость культур в возрасте 1 года, %		60.1	94.2	92.4	71.5	90.1	44. 1	90.5	94.4	100	100	82.7	88.5	93.2	81.3
Приживаемость культур в возрасте 6 лет, %		57.6	92.8	89.6	67.2	87.2	38.4	86.4	89.6	100	100	80.0	86.4	92.0	75.2
Отпад культур за 6 лет, %		4.2	1.5	3.1	6.1	3.2	12.9	4.6	5.1	нет	нет	3.3	2.4	1.3	7.5
Средняя высота дуба в возрасте 6 лет, м		1.76 +0.13	2.06 +0.07	2.11 +0.1	2.06 +0.1	1.63 +0.1	1.36 +0.12	2.9 +0.12	2.6 +0.1	1.98 +0.09	1.93 +0.07	2.03 +0.08	1.95 +0.11	2.18 +0.1	2.44 +0.12
Средний диаметр дуба в возрасте 6 лет, см		3.8 +0.25	3.1 +0.1	3.2 +0.16	3.1 +0.16	2.3 +0.2	3.1 +0.38	5.2 +0.2	4.4 +0.2	3.7 +0.18	3.2 +0.12	3.2 +0.14	3.3 +0.19	3.0 +0.17	4.6 + 0.21
Сохранность дуба в возрасте 6 лет на 1 га, тыс. шт.		2.05	3.31	3.19	2.39	3.11	1.37	3.08	3.19	3.56	3.56	2.85	3.08	3.28	2.68
Прорастание желудей за время хранения, %		78	96	25	98	22	8	28	24	19	18	38	23	41	36
Длина проростков, см	До 0.5	3	6	15	4	12	6	16	18	12	10	23	16	29	31
	0.6-3.0	22	32	8	39	6	2	10	5	6	8	9	5	11	5
	Более 3.0	53	58	2	55	4	0	2	1	1	0	6	2	1	0

Обозначения. ТОЛ — Теллермановское опытное лесничество ИЛАН РАН; Адыгея+ — желуди плюсовых деревьев климатипа Адыгея; Курск 1 — Железнодорожсклес; Курск 2 — Рыльсклес.

Таблица 3. Показатели повреждений копытными животными географических культур дуба черешчатого в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН РАН

Годы учета	Степень объедания ствола по диаметру, количество деревьев в % от общего (min-max) на пробе.							Степень объедания кроны, количество деревьев в % от общего (min-max) на пробе.						
	Не повреждено	до 1/3 Д	1/3 – 1/2 Д	1/2 – 2/3 Д	2/3 – 1 Д	Околыцовано	Всего объедено	Не повреждено	До 20 % Д	21–40 % Д	41–60 % Д	61–80 % Д	81–100 % Д	Всего объедено
Лесные культуры 76 и 81 борозды (семенной материал ТОЛ)														
2016–2020	100–99.1	0–2.8	0–0	0–0	0–0	0–0	0–2.8	81.7–5.5	0–5.5	0.0–5.5	0.0–11.9	4.6–30.3	13.7–54.1	18.3–94.5
Лесные культуры 3 и 6 борозды Адыгея														
2016–2020	100–99.2	0–0	0–0.8	0–0	0–0	0–0	0–0.8	58.7–13.9	3.5–5.9	0–7.6	0.8–9.0	0.8–13.7	36.2–49.8	41.3–86.1
Лесные культуры 7 борозда Адыгея с плюсовых деревьев														
2016–2020	100–97.9	0–2.1	0–0	0–0	0–0	0–0	0–2.1	59.6–8.5	2.1–23.4	0–12.8	0–8.5	2.1–23.4	36.2–23.4	40.4–91.5
Лесные культуры 11 борозда Пенза														
2016–2020	100–90.0	0–10.0	0–0	0–0	0–0	0–0	0–10.0	38.0–2.0	0–4.0	0–2.0	0–8.0	0.0–8.0	62.0–76.0	62.0–98.0
Лесные культуры 12 борозда Тула														
2016–2020	100–94.6	0–1.8	0–0	0–1.8	0–0	0–1.8	0–5.4	80.4–3.6	3.6–16.1	0–14.3	0–19.6	0–23.2	16.1–23.2	19.6–96.4
Лесные культуры 22 борозда Смоленск														
2016–2020	98.3–100	1.7–0	0–0	0–0	0–0	0–0	1.7–0	79.3–1.7	0–12.1	0–8.6	0–13.8	0–48.3	20.7–15.5	20.7–98.3
Лесные культуры 25 борозда Татарстан														
2016–2020	100–100	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	74.1–3.7	0–31.5	0–11.1	0–5.6	0–25.9	25.9–22.2	25.9–96.3
Лесные культуры 33 борозда Чувашия														
2016–2020	100–100	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	76.2–7.1	4.8–23.8	0–9.5	0–7.2	2.4–26.2	16.6–26.2	23.8–92.9
Лесные культуры 35 борозда Псков														
2016–2020	100–97.2	0–0	0–0	0–2.8	0–0	0–0	0–2.8	72.2–16.7	0–5.6	0–22.2	0–8.3	0–27.8	27.8–19.4	27.8–83.3
Лесные культуры 39 борозда Курск (Железнодорожсклес)														
2016–2020	100–100	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	79.7–5.8	0–11.6	0–11.6	0–7.3	1.4–21.7	18.8–42.0	20.3–94.2
Лесные культуры 40 борозда Воронеж ВЛССЦ														
2016–2020	100–100	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	0–0	62.5–8.3	0–25.0	0–8.4	0–0	0–20.8	37.5–37.5	37.5–91.7
Лесные культуры 41 борозда Курск (Рыльсклес)														
2016–2020	100–96.6	0–3.4	0–0	0–0	0–0	0–0	0–3.4	75.0–2.3	2.3–2.3	0–10.2	0–7.9	0–18	22.7–59.1	25.0–97.7
Лесные культуры 42 борозда Белгородская область (Старооскольский лесхоз)														
2016–2020	100–98.1	0–1.9	0–0	0–0	0–0	0–0	0–1.9	87.0–37.0	1.9–26.0	0–14.8	0–3.7	0–3.7	11.1–14.8	13.0–63.0
Лесные культуры 45 борозда Орловская область														
2016–2020	100–98.2	0–0	0–1.8	0–0	0–0	0–0	0–1.8	78.6–25.0	0–23.2	0–7.1	0–9.7	0–12.5	21.4–12.5	21.4–75.0

Таблица 4. Климатипы дуба черешчатого, показавшие лучшие морфометрические параметры в условиях дубравы снытевой нагорной высокоствольной

Всхожесть, тыс. шт/га в %		Средняя высота, м		Количество растений в возрасте 6 лет, тыс. шт/га	
Смоленск	94.2	Смоленск	2.06	Смоленск	3.31
Тула	92.4	Тула	2.11	Тула	3.19
ТОЛ	90.1	Пенза	2.03	ТОЛ	3.11
Белгород	90.5	Белгород	2.9	Белгород	3.08
Орел	94.4	Орел	2.6	Орел	3.19
Курск 1	100	Курск 1	1.98	Курск 1	3.56
Курск 2	100	Курск 2	1.93	Курск 2	3.56
Татарстан	88.5	Татарстан	1.95	Татарстан	3.08
Адыгея	93.2	Адыгея	2.18	Адыгея	3.28
		Адыгея +	2.44		

в период их роста; лось (*Alces alces* L.) и олень благородный (*Cervus elaphus*), обгладывающие побеги текущего и прошлого года до высоты около 2 м и неогрубевшую кору молодых дубков. В Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН РАН молодняки дуба черешчатого до 2018 г. в условиях естественного природного фона популяций млекопитающих характеризовались нормальным ростом и развитием. При этом оптимальная для древостоев южной лесостепи плотность диких копытных, по расчетам охотоведов, составляет 12 оленей и 3 лосей на 1000 га (Кузнецова, 1976). С организацией в 2018 году охотхозяйства на лесной территории Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН поголовье косуль, кабанов, лосей значительно возросло. Согласно охотхозяйственному соглашению, в период 2018–2067 гг. на территории Теллермановского опытного лесничества поголовье копытных должно быть увеличено: олени — до 135.5 тыс. шт/га; лоси — до 17.46 тыс. шт/га; косули — до 339.6 тыс. шт/га; кабана — до 67.7 тыс. шт/га. При достижении охотхозяйством таких результатов не остается никакой надежды как на естественное, так и искусственное возобновление дубрав на территории Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН и в окрестных лесах.

В табл. 3 приведены значения величин объедания крон и стволов деревьев копытными животными в разные периоды роста географических культур дуба черешчатого.

Данные табл. 3 указывают на слабое и неравномерное повреждение стволиков дуба черешчатого до шестилетнего возраста (Чеботарев и др., 2022).

У всех климатипов наблюдается резкое (почти вдвое) повышение интенсивности объедания кроны с

2018 по 2020 г., что связано увеличением численности копытных в результате их разведения охотхозяйством. В эти же годы произошло существенное повышение среднегодовой температуры на 1.8 °С на фоне снижения среднегодового количества осадков за этот же период времени на 121 мм. Таким образом, значительное повышение среднегодовой температуры наложило на снижение количества осадков почти на 1/3 к обычной норме, что явилось дополнительным условием к снижению прироста культур после их интенсивного объедания за указанный период. Экстремальные погодные условия на территории ТОЛ сильно затормозили восстановительные процессы деревьев дуба, выращенных из желудей местной популяции (1.63 ± 0.12 м) и ВЛСЦ (1.36 ± 0.12 м). Наиболее устойчивыми географическими климатипами к комплексу неблагоприятных климатических и зоогенных факторов являются культуры, созданные из желудей Белгорода (2.9 ± 0.12 м), Орла (2.6 ± 0.14 м) и Адыгеи + (2.44 ± 0.12 м) (табл. 2).

Дополнительно можно отметить, что степень объедания крон копытными увеличивается от двухлетнего к шестилетнему возрасту культур всех рассмотренных климатипов. Повреждение ветвей и листьев дубков повысилось скачкообразно с 2017 по 2018 г.

Итак, отбор климатипов дуба черешчатого для проведения лесовосстановительных мероприятий в зоне лесостепи с высоким прессингом копытных необходимо рассматривать комплексно, опираясь на основные три характеристики развития культур — энергию прорастания желудей к осени первого года посева, высоту культур и количество растений главной породы ко времени перевода в земли, на которых расположены леса.

В табл. 4 приведены климатипы дуба черешчатого, показавшие наилучшие результаты по перечисленным позициям.

Данные табл. 4 демонстрируют лучшие результаты роста и развития при создании культур дуба черешчатого в условиях дубравы нагорной зоны лесостепи из желудей, собранных в Смоленской, Тульской, Белгородской, Орловской, Курской областях, республике Адыгее, республике Татарстан.

Посевной материал из климатипа Адыгея+ и Пензенской области показал низкие результаты по приживаемости в однолетнем возрасте – 81.3 и 82.7% (табл. 2) и значительное объедание крон копытными – 91.5 и 98% соответственно (табл. 3), но их высота составила 2.4 и 2.0 м, что указывает на высокую сопротивляемость прессингу копытных.

На основании исследований можно сделать заключение о возможности качественного лесовосстановления на территории лесничества желудями местного происхождения, собранными в дубраве нагорной высокоствольной, только при условии снятия пресса копытных животных и запрета устройства на всей территории лесничества охотхозяйства.

ВЫВОДЫ

1. По результатам исследований морфометрических показателей и сохранности дубовых культур географических климатипов наиболее приемлемыми для эдафических условий Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН и, вероятно, всего региона южной лесостепной зоны можно признать климатипы из Смоленска, Тулы, ТОЛ, Белгорода, Орла, Курска 1, Курска 2, Татарстана и Адыгеи.

2. Посевной материал, полученный из Воронежского ВЛССЦ, не пригоден для воспроизводства дубовых культур в условиях Теллермановского опытного лесничества по причине низкой приживаемости культур и их высокому отпаду за шестилетний период выращивания.

3. Качественное лесовосстановление на территории Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН желудями местного происхождения, собранными в дубраве нагорной высокоствольной, возможно только при условии снятия пресса копытных животных и запрета устройства на всей территории лесничества охотхозяйства. Такая рекомендация актуальна для всех лесных площадей, на территории которых воспроизводится дуб черешчатый.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иозус А.П., Морозова Е.В. Основные направления селекции и гибридизации дуба черешчатого для условий сухой степи Нижнего Поволжья // Успехи современного естествознания. 2016. № 10. С. 69–73.
- Камалов Р.М., Петюренко М.Ю. Генетическая изменчивость клонов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) дубравы Шипов лес // Бюллетень ГНБС. 2022. Т. 145. С. 79–83.
<https://doi.org/10.36305/0513-1634-2022-145-79-83>
- Кузнецова Н.Н. Влияние копытных на состояние дубрав Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника. Воронеж: ВГУ, 1976. Ч. 1. С. 11–131.
- Лесной план Воронежской области. Утвержден указом губернатора Воронежской области от 15.08.2011. № 303-у. spp@kodeks.ru v3.8.5 revision: 257da00d
- Молчанов А.А. Воздействие антропогенных факторов на лес. М.: Наука, 1978. 136 с.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: АН СССР 1957, 404 с.
- Стороженко В.Г., Чеботарева В.В., Чеботарев П.А. Деградация и воспроизводство дубрав лесостепи (результаты экспериментальных исследований). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 133 с.
<https://www.moscowbooks.ru/ebooks/book/68828592/>
- Стороженко В.Г., Коткова В.М., Чеботарев П.А. Динамика трансформации коренных дубрав и дереворазрушающие базидиальные грибы Теллермановского леса // Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 4. С. 77–84.
- Таксационное описание Теллермановского опытного участкового лесничества ИЛ РАН: материалы лесоустройства: в 2 т. Воронеж: Воронежлеспроект, 2012. Т. 2. 228 с.
- Харченко Н.А. Деградация дубрав Центрального Черноземья. Воронеж: ВГЛТА, 2010. 604 с.
- Харченко Н.А., Харченко Н.Н., Мельников Е.Е. Сукцессионные процессы в дубравах Центральной лесостепи как результат их деградации // Лесной вестник. 2009. № 5 (68). С. 192–195.
- Хрипченко М.С., Юдин Р.В. Ресурсосбережение как основа эффективного восстановления дубрав: Мат-лы Международ. науч.-техн. юбилейной конф. «Развитие идей Г.Ф. Морозова при переходе к устойчивому лесопроизводству». Воронеж: Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова, 2017. С. 235–237.
- Чеботарёв П.А., Чеботарёва В.В. Формирование искусственных дубовых древостоев в регионах лесостепной зоны Европейской части России: Мат-лы науч. конф. «Флора и растительность центрального Черноземья». Курск: КГУ, 2014. С. 174–179.
<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2020-4-5-11>

- Чеботарёв П.А., Чеботарёва В.В. Динамика трансформации дубовых древостоев лесостепи (по материалам лесоустройства Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН) // Проблемы воспроизводства лесов Российской Федерации: Мат-лы Междунаро. науч.-практ. конф. Пушкино: ВНИИЛМ, 2015. С.172–179.
- Чеботарёва В.В., Чеботарёв П.А., Стороженко В.Г. Деградация дубовых лесов России и пути их восстановления // 21 век: фундаментальная наука и технологии: Мат-лы VI Междунаро. конф. М.: Изд. центр «Академический», 2015. Т. 1. С. 1–4.
- Чеботарёв П.А., Чеботарёва В.В., Стороженко В.Г. Влияние копытных на состояние и рост культур дуба черешчатого в условиях южной лесостепи Европейской России (Теллермановское опытное лесничество ИЛАН РАН) // Лесохозяйственная информация. 2022. № 4. С.22–29.
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.4.00>
- Шутяев А.М. Биоразнообразие дуба черешчатого и его использование в селекции и лесоразведении. Воронеж: Истоки, 2000. 336 с.
- Царалунга В.В. Трагедия российских дубрав // Лесной журнал. 2005. № 6. С. 23–30.
- Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М.: Логос. 2003. 520 с.
- Яковлев А.С., Яковлев И.А. Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. 352с.
- Ducousso A., Michaud H., Lumaret R. Reproduction and gene flow in the genus *Quercus* // Annales des Science Forestieres. 1993. V. 50. Suppl. 1. Genetics of Oaks. P. 91–106.
<https://doi.org/10.1051/forest:19930708>
- Eisner G. Morphological variability in oak stands (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) in northern Germany: preliminary results // Annales des Science Forestieres. 1993. V. 50. Suppl. 1. P. 228–232.
<https://doi.org/10.1051/forest:19930722>
- Leontovych R., Patočka J., Grék J. Výskyt a význam hromadného hynutia dubov vo svete a na Slovensku. Bratislava, Príroda, 1987. S. 13–32.
- Oleksyn J., Przybyl K. Oak decline in the Soviet Union – Scale and hypotheses // European Journal of Forest Pathology. 1987. V. 17. P. 321–336.
- Olsson U. A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden // Botaniska Notiser. 1975. V. 128. P. 55–68.

Selecting Climatic Types of the Pedunculate Oak for Regeneration of Forests in Tellerman Experimental Forestry

V. G. Storozhenko¹, P. A. Chebotarev¹, V. V. Chebotareva^{1,*}

¹*Institute of Forest Science of the RAS,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation
E-mail: chebotareva@ilan.ras.ru

The paper states as increasing influence of forestry and biogenic factors on the degradation of oak forests and the necessity of creating of geographical crops of common oak from climatypes native to different regions of European Russia in the silvicultural areas of the Tellerman experimental forestry unit of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences. The morphometric features and preservation of oak crops over time were studied in 14 geographical climatypes. The best indicators for survival, growth energy and resistance to biogenic factors for edaphic conditions and, possibly, for the entire region of the southern forest-steppe zone were found in seeds belonging to climatypes from Smolensk, Tula, Belgorod, Orel, Kursk 1, Kursk 2, Tatarstan and Adygea. High-quality forest restoration using acorns of local origin collected in high-standing mountain oak groves is possible only under the condition of removing the pressure of ungulates.

Keywords: oak regeneration, climatic types, germinating ability, survivability and long-term preservation of crops.

REFERENCES

- Chebotarev P.A., Chebotareva V.V., Dinamika transformatsii dubovykh drevostoev lesostepi (po materialam lesoustroystva Tellermanovskogo opytnogo lesnichestva ILAN RAN) (Dynamics of transformation of oak forest stands of forest-steppe (based on forest inventory materials of the Tellerman Experimental Forestry of the Institute of Forestry, RAS)), *Problemy vosproizvodstva lesov Rossiiskoi Federatsii* (Problems of Forest Reproduction in the Russian Federation), Pushkino, Proc. International Scientific practical conf., Pushkino: VNIILM, 2015, pp. 172–179.
- Chebotarev P.A., Chebotareva V.V., Formirovanie iskusstvennykh dubovykh drevostoev v regionakh lesostepnoi zony Evropeiskoi chasti Rossii (Development of planted

oak stands in forest-steppe regions of European part of Russia), *Flora i rastitel'nost' Tsentral'nogo Chernozem'ya* – 2014 (Flora and vegetation in Central Black Earth region – 2014), Kursk, 5 April 2014, Kursk, 2014, pp. 174–179.

Chebotaiev P.A., Chebotaieva V.V., V.G. S., Vliianie kopytnykh na sostoyanie i rost kul'tur duba chereschatogo v usloviyakh yuzhnoi lesostepi Evropeiskoi Rossii (Tellermanovskoe opytное lesnichestvo ILAN RAN) (The influence of ungulates on the condition and growth of oak stalked crops in the conditions of the southern forest-steppe of European Russia (Tellerman Experimental Forestry ILAN RAS)), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2022, No. 4, pp. 22–29.

<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.4.00>

Chebotaieva V.V., Chebotaiev P.A., Storozhenko V.G., Degradatsiya dubovykh lesov Rossii i puti ikh vosstanovleniya (Degradation of oak forests in Russia: ways of reforestation), *21 century: fundamental science and technology VI*, Proc. Conf., North Charleston, USA, 20–21 April 2015, Moscow: SPC Academic, 2015, Vol. 1, pp. 1–4.

Ducousso A., Michaud H., Lumaret R., Reproduction and gene flow in the genus *Quercus*, *Annales des Science Forestieres*, 1993, Vol. 50, Suppl. 1, Genetics of Oaks, pp. 91–106.

<https://doi.org/10.1051/forest:19930708>

Eisner G., Morphological variability in oak stands (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) in northern Germany: preliminary results, *Annales des Science Forestieres*, 1993, Vol. 50, Suppl. L, pp. 228–232.

<https://doi.org/10.1051/forest:19930722>

Iozus A.P., Morozova E.V., Osnovnye napravleniya selektsii i gibridizatsii duba chereschatogo dlya uslovii sukhoy stepi Nizhnego Povolzh'ya (Main directions of selection and hybridization of English oak for the conditions of dry steppes of the lower Volga region), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2016, No. 10, pp. 69–73.

Kamalov R.M., Petyurenko M.Y., Geneticheskaya izmenchivost' klonov duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) dubravy Shipov les (Genetic variability of clones of English oak (*Quercus robur* L.) from Shipov forest), *Byulleten' GNBS*, 2022, No. 145, pp. 79–83.

Kharchenko N.A., Kharchenko N.N., Mel'nikov E.E., Suktsessionnye protsessy v dubravakh Tsentral'noi lesostepi kak rezul'tat ikh degradatsii (Succession processes in oak groves of the Central Forest-Steppe as result of their degradation), *Lesnoi vestnik*, 2009, No. 5 (68), pp. 192–195.

Kharchenko N.A., Mikhno V.B., Kharchenko N.N., Tsaralunga V.V., Korchagin O.M., *Degradatsiya dubrav Tsentral'nogo Chernozem'ya* (Oak forests decline in Central Black Earth Region), Voronezh: VGLTA, 2010, 604 p.

Khripchenko M.S., Yudin R.V., Resursosberezhenie kak osnova effektivnogo vosstanovleniya dubrav (Resource conservation as a basis for effective restoration of oak groves), *Razvitie idei G.F. Morozova pri perekhode k us-toichivomu lesoupravleniyu* (Development of the ideas of

G.F. Morozov in the transition to sustainable forest management), Voronezh, Proc. of the International scientific and technical Conf., Voronezh: Voronezhskii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet im. G.F. Morozova, 2017, pp. 235–237.

Kuznetsova N.N., Vliianie kopytnykh na sostoyanie dubrav Khoperskogo zapovednika (The influence of ungulates on the state of oak groves of the Khopersky Reserve), In: *Dubravy Khoperskogo zapovednika* (Oak groves of the Khopersky Reserve), Voronezh: VGU, 1976, Part 1, pp. 11–131.

Leontovych R., Patočka J., Grék J., *Výskyt a význam hromadného hynutia dubov vo svete a na Slovensku*, Bratislava: Príroda, 1987, ss. 13–32.

Lesnoi plan Voronezhskoi oblasti (Forest plan of the Voronezh region), August 15, 2011, No. 303-u.

Molchanov A.A., *Vozdeistvie antropogennykh faktorov na les* (Human factors affecting forests), Moscow: Nauka, 1978, 136 p.

Neishtadt M.I., *Istoriya lesov i paleogeografiya SSSR v golotsene* (History of forests and paleogeography of the USSR in the Holocene), Moscow: AN SSSR 1957, 404 p.

Oleksyn J., Przybyl K., Oak decline in the Soviet Union – Scale and hypotheses, *European Journal of Forest Pathology*, 1987, Vol. 17, pp. 321–336.

Olsson U., A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden, *Botaniska Notiser*, 1975, Vol. 128, pp. 55–68.

Shutyaev A.M., *Bioraznoobrazie duba chereschatogo i ego ispol'zovanie v selektsii i lesorazvedenii* (Biodiversity of pedunculate oak and its use in selection and afforestation), Voronezh: Istoki, 2000, 336 p.

Storozhenko V.G., Chebotaieva V.V., Chebotaiev P.A., *Degradatsiya i vosproizvodstvo dubrav lesostepi (rezul'taty eksperimental'nykh issledovaniy)* (Degradation and regeneration of oak forests in the zone of forest-steppe (results of experimental studies)), Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2022, 133 p.

Storozhenko V.G., Kotkova V.M., Chebotaiev P.A., Dinamika transformatsii korennykh dubrav i derevorazrushayushchie bazidial'nye griby Tellermanovskogo lesa (Dynamics of intact oak woodlands modification and the wood-destroying basidium fungi in Tellerman woodland), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2014, No. 4 (103), pp. 77–84.

Taksatsionnoe opisaniye Tellermanovskogo opytnogo uchastkovogo lesnichestva Instituta lesovedeniya Rossiiskoi akademii nauk (Forest plan of Tellerman experimental forest of the Forest Institute of the Russian Academy of sciences), Voronezh: Voronezhlesproekt, 2012, Vol. 2, 228 p.

Tsaralunga V.V., Tragediya rossiiskikh dubrav (The tragedy of the Russian oak forests), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2005, No. 6, pp. 23–30.

Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V., *Selektsiya i reproduktsiya lesnykh drevesnykh porod* (Breeding and reproduction of forest tree species), Moscow: Logos, 2003, 520 p.

Yakovlev A.S., Yakovlev I.A., *Dubravy Srednego Povolzh'ya* (Oak forests of Middle Volga Region), Ioshkar-Ola: Izdvo Mariiskogo gos. tekhn. universiteta, 1999, 32 p.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА САЖЕНЦЕВ ЕЛИ, СОСНЫ И ДУБА ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА И НА ОТКРЫТОМ УЧАСТКЕ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДООБЕСПЕЧЕНИЯ

© 2024 г. А. Г. Молчанов^а, *

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: a.georgievich@gmail.com

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 21.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Исследования проводили в Серебряноборском опытном лесничестве Института лесоведения РАН на 5–7-летних саженцах ели, сосны и дуба. Изучали средненежную зависимость фотосинтеза от солнечной радиации в разных условиях водообеспеченности. Выравнивание зависимости выполняли по уравнению, предложенному М. Monsi и Т. Saeki, и зависимости фотосинтеза от недостатка водообеспечения. Получили следующий результат: если ель под пологом леса снижает интенсивность до нуля при предрассветном водном потенциале листа (ПВПЛ), равном –2.4 МПа, то на открытом месте – при ПВПЛ, равном –1.5 МПа. У сосны снижение фотосинтеза до нуля происходит под пологом леса при ПВПЛ, равном –2.2 МПа, а на открытом месте – при –1.8 МПа. У дуба требовательность к водообеспечению под пологом леса и на открытом месте практически не различается, фотосинтез снижается до нуля в обоих условиях произрастания при ПВПЛ, равном –3.5 МПа. Однако под пологом леса интенсивность фотосинтеза дуба меньше, чем на открытом месте, в три раза, тогда как у ели она практически одинакова.

Ключевые слова: средненежная интенсивность фотосинтеза, предрассветный водный потенциал, средненежная солнечная радиация, саженцы сосны, ели, дуба.

DOI: 10.31857/S0024114824060069, EDN: NVFQJI

Изменение климата сопровождается увеличением экстремальных осадков и более длительными засушливыми периодами. Повторяющиеся продолжительные засухи вызывают серьезный дисбаланс в водном режиме растений, что отрицательно сказывается на интенсивности фотосинтеза. Это, по-видимому, связано с аридизацией районов России, которая может привести к разрушению лесных экосистем, сокращению биоразнообразия.

С увеличением солнечной радиации интенсивность фотосинтеза увеличивается. Однако это происходит только при благоприятном водообеспечении. В естественных условиях у таких пород, как сосна (*Pinus sylvestris* L.), ель (*Picea abies* L.) и дуб (*Quercus robur* L.), очень сложно определить влажность завядания и понять, когда растение начинает страдать от недостатка влаги. Полный солнечный свет в условиях недостатка водообеспечения подавляет фотосинтез у ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry) (Ronco, 1970; Kaufmann, 1976).

Под полог древостоя поступает, в зависимости от сомкнутости полога, от 8 до 74% солнечной

радиации (Цельникер, Выгодская, 1971; Раунер, 1972). По данным Ю.Л. Цельникер (1978), под сосновым древостоем при сомкнутости крон 1.0 площадь просветов – 4% ФАР. При сомкнутости крон 0.7 площадь просветов – 10% ФАР. Пропускание радиации сравнительно мало меняется при сомкнутости крон выше 0.7 и быстро возрастает при более низкой сомкнутости (Цельникер, 1969; Алексеев, 1975).

На рост подростка влияют не только климатические факторы, но и особенности подпологовой среды в лесу, которая способствует задержке солнечной радиации и осадков, уменьшая водообеспеченность. Задержание большей части осадков кронами деревьев приводит к тому, что усложняется продуктивный рост молодых деревьев (Молчанов, 1960). Конкуренция подростка за влагу со взрослыми растениями под пологом леса также происходит не в пользу подростка (Карпов и др., 1983).

В настоящее время существуют рубки главного пользования без оставления подростка и сплошные рубки с сохранением подростка (Мелехов, 2003).

При сплошных рубках с сохранением подроста важно оценить его жизнеспособность, понять, сможет ли подрост остаться жизнеспособным в новых световых условиях после вырубki леса. Обычно к жизнеспособному (благонадежному) относят подрост с нормальным приростом и хорошо развитым ассимиляционным аппаратом, отсутствием видимых механических повреждений и болезней, которое определяют обычно визуально (Бештоева, 1984). Тем не менее в случае длительного недостатка влагообеспеченности даже жизнеспособный (благонадежный) подрост без видимых признаков нарушения развития ассимиляционных органов может оказаться нежизнеспособным, так как интенсивность его фотосинтеза в результате засухи падает до нуля. Но визуальных признаков недостатка водообеспечения у хвойных пород не наблюдается, да и у дуба признаки увядания сложно определить.

На открытых участках дневной ход фотосинтеза не всегда следует интенсивности солнечной радиации, поступающей к листу. Еще Е.Ф. Вотчал и И.М. Толмачев в 1926 г. доказали, что в полдень при максимальной солнечной радиации нередко происходит значительное снижение интенсивности фотосинтеза растений. Большое количество исследователей (Stoker, 1960; Bosian, 1968; Слемнев, 1969; Цельникер и др., 1993; и др.) придерживается мнения, что полуденная депрессия фотосинтеза в основном обусловлена нарушением водного режима растений. Температура воздуха при прямых солнечных лучах также значительно повышается. По данным И.В. Скуратова и Е.А. Крюковой (2015), в Астраханской области температура воздуха на открытом месте может превышать температуру в тени на 15°C, в результате чего водный потенциал значительно снижается.

Согласно литературным данным, предрасветный водный потенциал листа является одним из наиболее показательных параметров для оценки водообеспеченности растений. Поскольку ночью, при замедленной транспирации, происходит постепенное восстановление потерянной за день влаги в растении до уровня, который определяет доступность или недоступность воды в почве (Слейчер, 1970; Молчанов, 2018). Для определения влияния недостатка водообеспеченности на интенсивность фотосинтеза мы, как и многие исследователи (Kellomäki, Wang, 1996; Bauerle et al., 2003; Сазонова и др., 2016, 2017; Тихова и др., 2017; Придача и др., 2018, 2019), использовали зависимость газообмена фотосинтетических органов от ПВПЛ. По значениям ПВПЛ можно точнее оценить влияние недостатка воды на фотосинтез и найти критические моменты, когда возникает недостаток влаги для лесных экосистем. По данным L. Xu и D.D. Baldocchi (2003), это связано с тем, что недостаток воды может

ограничивать доступность углекислого газа для растения, что, в свою очередь, снижает скорость фотосинтеза.

В настоящей работе будут представлены результаты исследований функциональных характеристик фотосинтеза трех древесных пород: дуба, сосны и ели — и даны ответы на вопросы, при каких условиях водообеспеченности (ПВПЛ) саженцы древесных пород, произрастающие на открытом месте, устойчивы к недостатку влаги по сравнению с саженцами, произрастающими под пологом древостоя, при каком недостатке ПВПЛ у этих пород интенсивность фотосинтеза падает до нуля.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Полевые исследования для оценки зависимости интенсивности фотосинтеза от недостатка влаги проводили на 5- и 7-летних саженцах древесных пород, выращенных в сосудах на открытом воздухе. Исследования проходили в 2018 г., в течение теплого вегетационного периода, в Серебряноборском опытном лесничестве Института лесоведения РАН, под пологом соснового древостоя 140-летнего возраста с сомкнутостью крон 0.7. В 2020 г. такие же исследования по той же методике проводили на открытом месте, где полный солнечный свет был в течение 10 часов. Оценку водообеспечения определяли по предрассветному водному потенциалу листы или хвои в камере давления (Рахи, 1973; Молчанов, 2007). Исследования газообмена саженцев сосны, ели и дуба проводили в условиях постепенного искусственного иссушения почвы. Саженцы находились в 15-литровых сосудах, для защиты от осадков их помещали под крышу из прозрачного карболитового листа. По мере иссушения почвы саженцы поливали. Измерение интенсивности фотосинтеза проводили по открытой схеме (Edwards, Sollins, 1973) с помощью инфракрасного газоанализатора LI-COR-820 (США). Показания газоанализатора регистрировали логгером (EMS Mini 32, Чехия). Одновременно регистрировали температуру воздуха, приходящую суммарную солнечную радиацию измеряли пиранометром Янишевского (СССР), установленным в непосредственной близости от растений. Фотосинтез облиственного или охвоенного побега в камере рассчитывали как функцию разности концентраций CO₂ между выходящим и входящим в камеру воздухом, скорости воздушного потока и односторонней площади листы или горизонтальной проекции хвои, находящейся в камере (Молчанов, 2010, 2014). На всех саженцах интенсивность фотосинтеза определяли круглосуточно поочередно, через каждые полчаса. Более подробная методика измерения газообмена растений опубликована

ранее (Молчанов, 2015, 2016; Молчанов, Беляева, 2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим влияние недостаточного водообеспечения на интенсивность фотосинтеза. Обычно зависимость фотосинтеза от интенсивности радиации получают в период с 8 до 12 часов. На открытом месте даже при незначительном недостатке водообеспечения в послеполуденное время уже происходит снижение интенсивности фотосинтеза. По этой причине влияние недостатка влаги на фотосинтез определяли по дневному ходу интенсивности фотосинтеза или среднедневным величинам фотосинтеза в зависимости от средне-точных величин солнечной радиации.

Под пологом леса, по данным наших исследований, солнечная радиация составляет примерно 1/4 от максимальной. В этих условиях фотосинтез даже при недостаточном водообеспечении следует изменениям солнечной радиации. Полу-денной депрессии фотосинтеза практически не

наблюдается. Различия в интенсивности фотосинтеза в течение дня характерны для растений, находящихся на открытых участках.

Расчет зависимости газообмена CO_2 от солнечной радиации мы провели с использованием функции М. Monsi и Т. Saeki (1953) по следующему уравнению:

$$NEE = a \times Q / (1 + b \times Q) - c,$$

где Q обозначает интегральную солнечную радиацию (Вт м^{-2}); a , b , c – коэффициенты.

Для примера на рис. 1 показано выравненное по этому уравнению световое насыщение, когда интенсивность фотосинтеза при ПВПЛ, равном -1.0 и -1.2 МПа, составляет 4.5 – 3.5 $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, при -1.5 МПа интенсивность фотосинтеза снижается до 3 $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, а уже при достижении ПВПЛ -2.2 МПа интенсивность фотосинтеза становится практически нулевой (незначительное дыхание). По данным финских исследователей, нетто-ассимиляция при изменении водного потенциала у сосны обыкновенной от -0.0 до -0.5 МПа составляет 7.3 $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$,

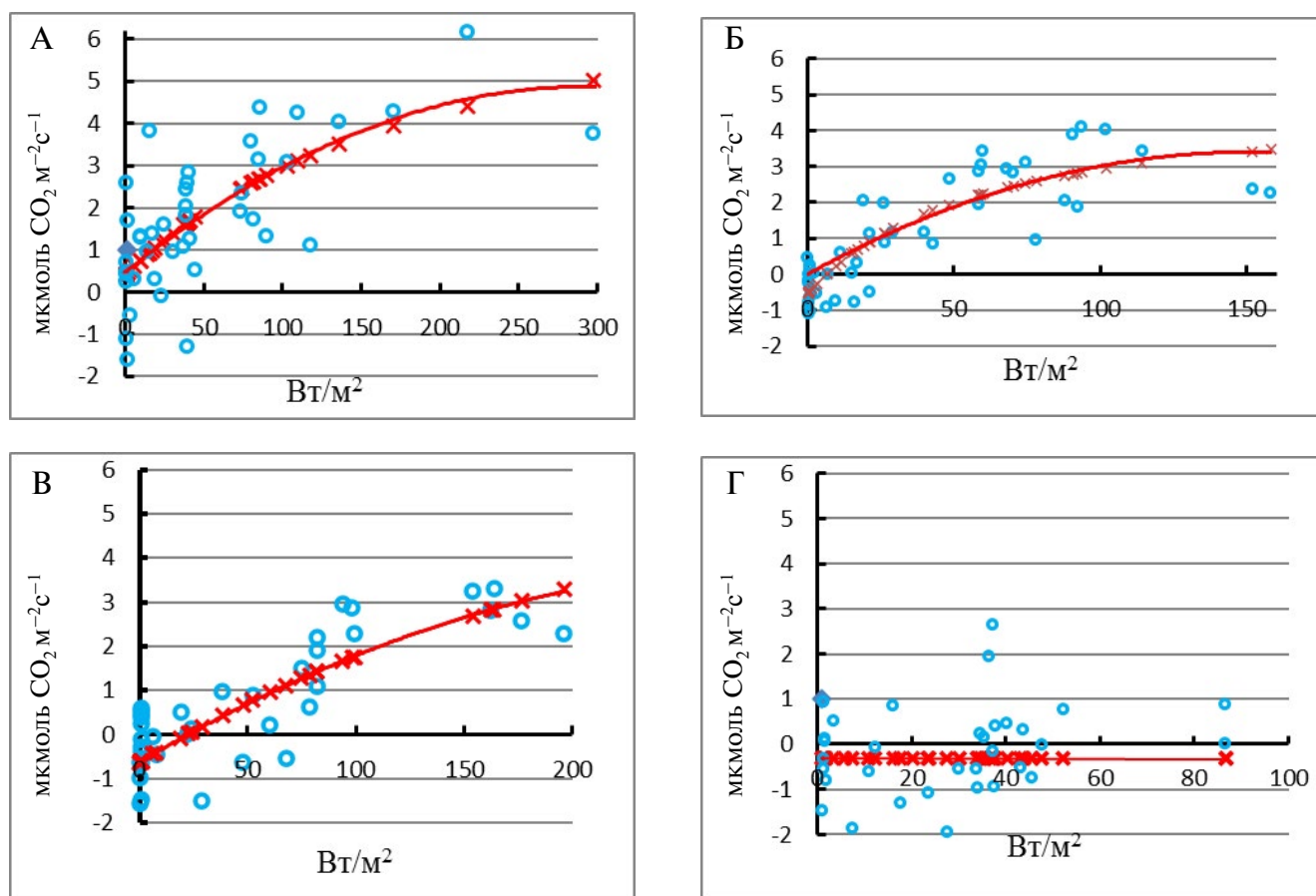


Рис. 1. Зависимость интенсивности фотосинтеза хвои сосны текущего года от солнечной радиации под пологом леса в разных условиях водообеспечения: А – ПВПЛ = -1.0 МПа; Б – ПВПЛ = -1.2 МПа; В – ПВПЛ = -1.5 МПа; Г – ПВПЛ = -2.2 МПа. (Символ круг – экспериментальные значения; символ крест – расчетные значения).

при $-0.9 \div -1.1$ МПа – уже $5.5 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а при $-1.6 \div -1.8$ МПа – только $1.3 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$ (Kellomäki, Wang, 1996).

Саженцы ели под пологом леса при оптимальном водообеспечении (-0.4 МПа) имели интенсивность фотосинтеза хвои текущего года при световом насыщении около $7 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$. При -0.9 МПа интенсивность фотосинтеза стала несколько ниже, а интенсивность фотосинтеза при солнечной радиации $100 \div 150 \text{ Вт м}^{-2}$ была $3 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$. При более значительном недостатке влаги, при ПВПЛ, равном -1.4 МПа, газообмен уменьшается, и интенсивность фотосинтеза при световом насыщении составляет $2.5 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а при ПВПЛ, равном -2.5 МПа, происходит практически полное прекращение фотосинтеза.

У саженца дуба под пологом леса при ПВПЛ, равном -1.6 МПа, интенсивность фотосинтеза выходит на световое плато при солнечной радиации $150 \div 200 \text{ Вт м}^{-2}$ и фотосинтез составляет около $6 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$. При ПВПЛ, равном -2.7 МПа, и радиации 100 Вт м^{-2} интенсивность фотосинтеза дуба достигает $3 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, при этом

плато насыщения фотосинтеза светом было при $80 \div 120 \text{ Вт м}^{-2}$. При ПВПЛ, равном -3.4 МПа, и радиации 20 Вт м^{-2} интенсивность фотосинтеза приближается к нулю, газообмен дуба уже не реагирует на изменение солнечной радиации.

Рассмотрим полученные данные на саженцах дуба, ели, сосны на открытых участках. У всех саженцев депрессия фотосинтеза с увеличением недостатка влаги наступала через меньший промежуток времени и при меньшей интенсивности солнечной радиации, а максимальная интенсивность фотосинтеза снижалась с увеличением недостатка водообеспечения (Молчанов, 1983, 2007; Молчанов и др., 1996). На открытом месте даже при незначительном недостатке водообеспечения в послеполуденное время уже наблюдается снижение интенсивности фотосинтеза.

Таким образом, на открытых участках дневной ход фотосинтеза не всегда следует интенсивности солнечной радиации, поступающей к листу. Большое количество исследователей придерживается мнения, что полуденная депрессия

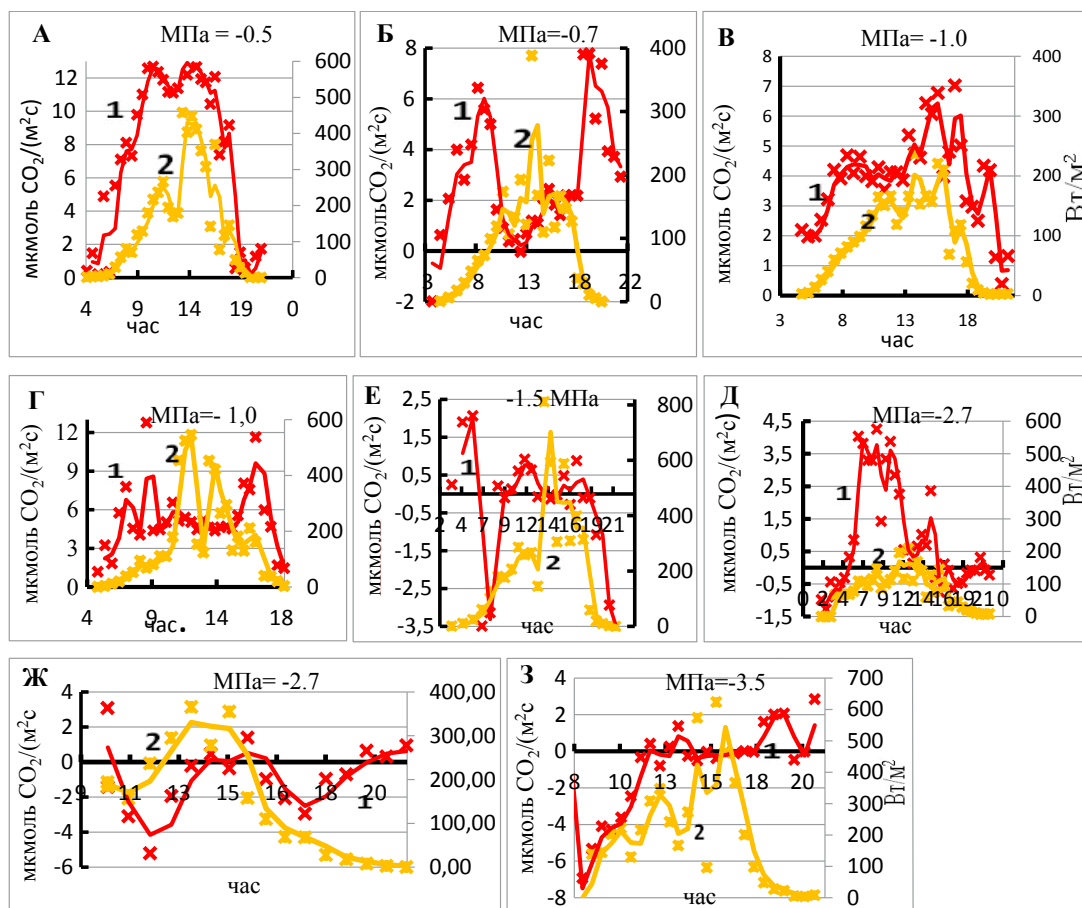


Рис. 2. Суточный ход интенсивности фотосинтеза (1) и солнечной радиации (2) дуба на открытом месте в дни с различной водообеспеченностью (ПВПЛ): при переменной облачности А, Г, Е, З и сплошной облачности Б, В, Д, Ж (по: Молчанов, Беляева, 2024).

фотосинтеза в основном обусловлена нарушением водного режима растений.

Суточный ход интенсивности фотосинтеза дуба различается на открытом месте в дни с переменной облачностью и в дни со сплошной облачностью при различной степени водообеспеченности (Молчанов, Беляева, 2024). Дневных величин фотосинтеза дуба не наблюдается, интенсивность фотосинтеза следует изменениям солнечной радиации (рис. 2). Но уже с дальнейшим увеличением недостатка водообеспечения при ПВПЛ -1.0 в малооблачный день интенсивность фотосинтеза снижается в три раза, а при сплошной облачности — в два раза. Дальнейшее увеличение недостатка водообеспечения до $-1.5 \div -1.8$ МПа приводит к снижению фотосинтеза до минимальных значений, однако еще большее увеличение недостатка влаги: и -2.5 , и -3.5 , и даже -4 МПа — не приводит в дневное время к отрицательным значениям интенсивности фотосинтеза.

Интенсивность фотосинтеза ели (рис. 3) в течение дня при относительно достаточном водообеспечении (ПВПЛ = -0.4 МПа) в малооблачный

день, когда солнечная радиация становится выше 200 Вт м^{-2} , имеет классический двугорбый ход фотосинтеза с провалом в полуденные часы. В день со сплошной облачностью полуденного провала не наблюдается, но несмотря на то, что интенсивность солнечной радиации ниже 200 Вт м^{-2} , фотосинтез постепенно снижается. При снижении ПВПЛ до $-0.8 \div -1.0$ МПа и переменной облачности интенсивность фотосинтеза в полуденные часы снижается практически до нуля. В утренние и вечерние часы интенсивность фотосинтеза ниже, чем в дни с оптимальным водообеспечением.

При ПВПЛ, равном $-1.2 \div -1.3$ МПа, в дни с переменной облачностью интенсивность фотосинтеза ели в течение всего дня практически нулевая. В дни со сплошной облачностью интенсивность фотосинтеза наблюдается в утренние часы только при ПВПЛ, равном -1.3 МПа. При дальнейшем увеличении недостатка водообеспечения (ПВПЛ — $-1.8 \div -2.0$) фотосинтез как при переменной, так и при сплошной облачности колеблется в пределах нуля (рис. 3).

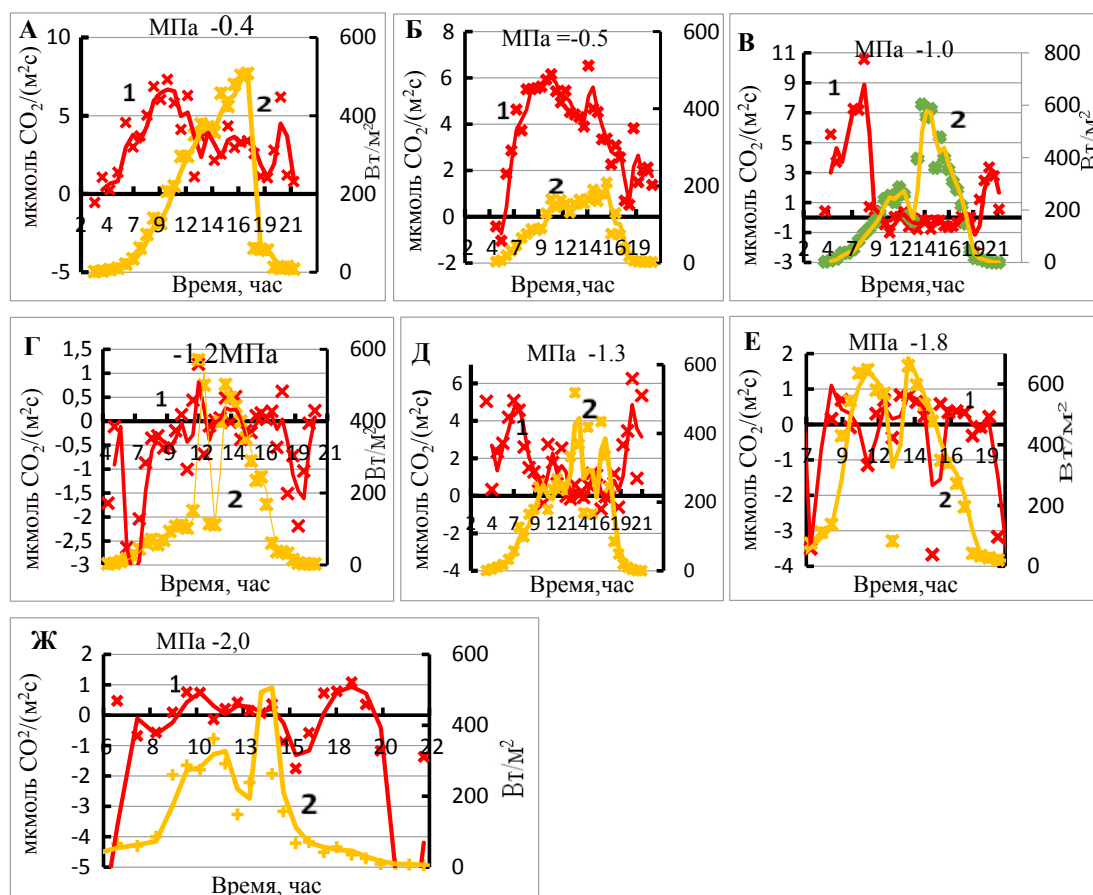


Рис. 3. Суточный ход интенсивности фотосинтеза (1) и солнечной радиации (2) ели на открытых участках с различной степенью водообеспеченности (ПВПЛ). А, В, Г, Е — при переменной облачности, Б, Д, Ж — при сплошной облачности (по: Молчанов, Беляева, 2024).

У сосны (рис. 4) дневные изменения фотосинтеза при оптимальном водообеспечении ($-0.4 \div -0.5$ МПа) достигают максимальных значений, полуденной депрессии фотосинтеза не наблюдается. Однако так же, как у ели, интенсивность после полудня незначительно снижается. При снижении водообеспечения до -1.2 МПа дневной ход фотосинтеза становится двугорбым, в полуденные часы интенсивность фотосинтеза снижается почти до нуля. В день с переменной облачностью интенсивность в утренние часы снижается более чем в два раза, а при сплошной облачности несколько меньше. Интенсивность фотосинтеза при ПВПЛ, равном -1.5 МПа, имеет положительные незначительные значения ($-0.5 \div -1.5$ мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). С дальнейшим увеличением недостатка влаги интенсивность фотосинтеза сосны снижается еще в большей степени при достижении ПВПЛ, равного -1.8 МПа, даже до отрицательных значений (дыхание).

Таким образом, на открытом месте фотосинтез всех древесных пород одинаково реагирует на изменения недостатка влаги (ПВПЛ).

При водообеспечении -0.4 МПа все саженцы фотосинтезируют с максимальными значениями, и в полуденные часы не обнаруживается снижения интенсивности фотосинтеза. Но когда водообеспечение снижается до -1.0 МПа, интенсивность фотосинтеза уменьшается в два-три раза. В дни со сплошной облачностью снижение происходит несколько слабее, так как прямые солнечные лучи, под воздействием которых увеличивается температура листа, отсутствуют и не подавляется фотосинтез. Дальнейшее увеличение недостатка водообеспечения до $-1.5 \div -1.8$ МПа у всех пород приводит к снижению фотосинтеза до минимальных значений как в малооблачные, так и в пасмурные дни.

В естественных условиях зависимость фотосинтеза дуба, сосны и ели от ПВПЛ и солнечной радиации в течение дня различна. По этой причине мы оценили влияние этих параметров по среднедневной интенсивности.

На основе полученных экспериментальных данных были рассчитаны уравнения зависимости среднедневной интенсивности фотосинтеза

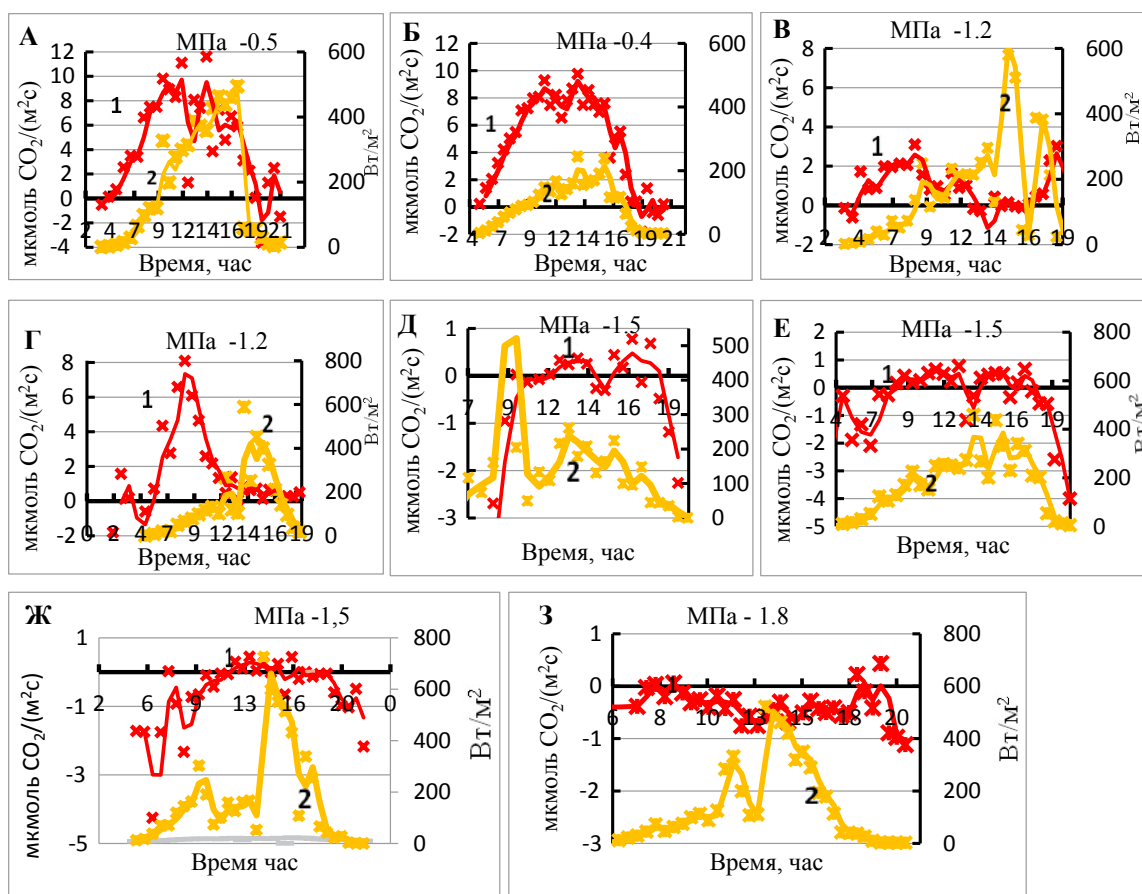


Рис. 4. Дневной ход интенсивности фотосинтеза (1) и солнечной радиации (2) саженца сосны в дни с различной водообеспеченностью (ПВПЛ): А, В, Д, Ж – при переменной облачности, Б, Г, Е, З – при сплошной облачности (по: Молчанов, Беяева, 2024).

(Ph) от средненежной солнечной радиации и предрассветного водного потенциала. Коэффициенты уравнения подбирали с помощью программы Excel (поиск решения).

Для всех саженцев под пологом леса использовали следующее уравнение:

$$Ph = (a * Q / (1 + b * Q) - c) * (d * MPa^2 + e MPa + f),$$

где Q – солнечная радиация; MPa – ПВПЛ (хвои), a, b, c, d, e, f – коэффициенты.

На открытом месте использовали следующие уравнения:

для дуба:

$$Ph = (a * Q / (1 + b * Q) - c) * (d * \ln MPa + e);$$

для сосны и ели:

$$Ph = a * Q / (1 + b * Q) - c + (d * MPa^2 + e MPa + f),$$

где MPa – ПВПЛ (хвои), Q – солнечная радиация.

Полученные для этих уравнений коэффициенты представлены в таблице.

Таблица. Коэффициенты к уравнениям выравнивания зависимости средненежной интенсивности фотосинтеза от средненежной солнечной радиации в разных условиях водообеспеченности под пологом древостоя

		a	b	c	d	e	f
Дуб	в лесу	3.4284	6.49047	3.9337	-0.3931	1.32452	4.79404
	на открытом месте	-0.0581	3.8024	-0.3558	-9.2916	12.5539	
Ель	в лесу	209.263	74.6854	-46.274	-0.7247	-10.303	-44.83
	на открытом месте	-12.9141	5.5454	-2.3659	-69.5034	33.248	
Сосна	в лесу	-4.6715	5.001	7.2116	-3.787	-11.2085	1.54318
	на открытом месте	-12.8447	26.528	-5.663	3.0091	-10.3	4.7029

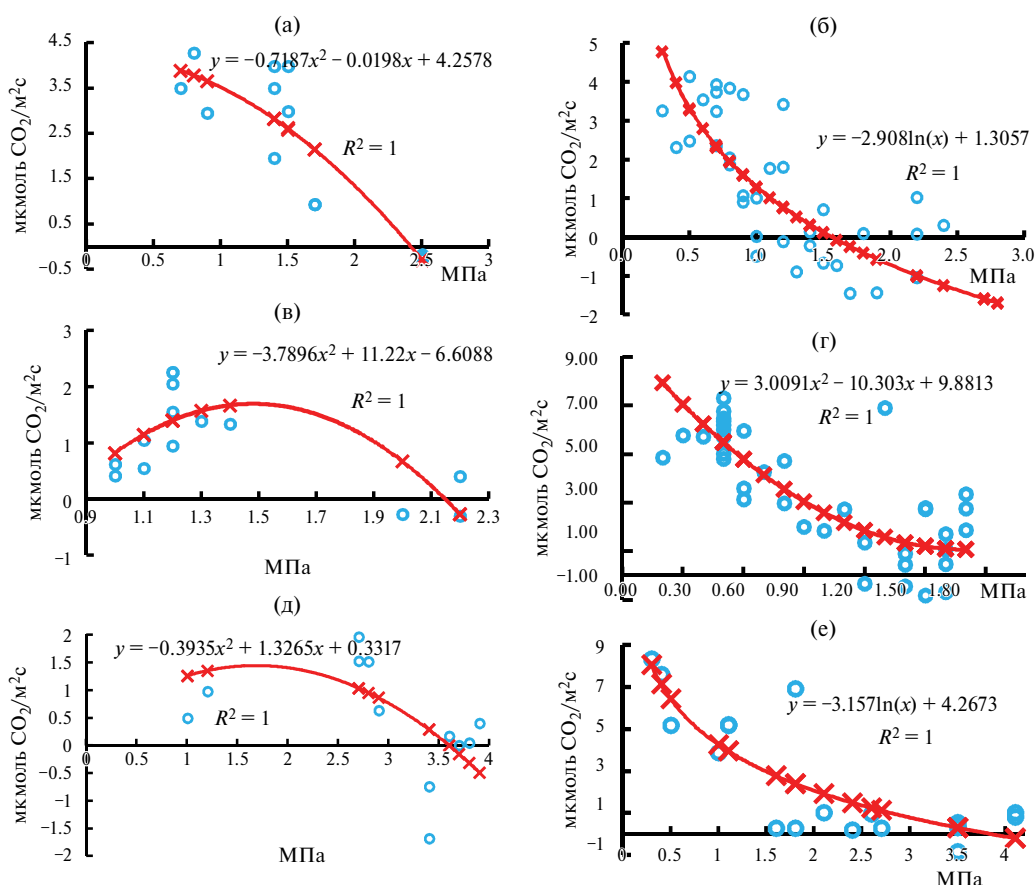


Рис. 5. Зависимость средненежной интенсивности фотосинтеза от водообеспеченности (ПВПЛ) для саженцев, произрастающих под пологом древостоя: А – ель, В – сосна, Д – дуб, зависимость средненежной интенсивности фотосинтеза от водообеспеченности (ПВПЛ) для саженцев, произрастающих на открытом месте: Б – ель, Г – сосна, Е – дуб.

Под пологом древостоя и на открытом месте в связи с разными условиями прихода солнечной радиации зависимость фотосинтеза от водообеспечения различна у исследуемых пород и представлена на рис. 5.

Так, у ели, которая более требовательна к влагообеспеченности, в лесу интенсивность фотосинтеза снижается до нуля при ПВПЛ, равном -2.4 МПа, тогда как на открытом месте — при ПВПЛ, равном -1.5 МПа. Такое различие обусловлено тем, что на открытом месте прямые солнечные лучи перегревают хвою и тем самым значительно усиливают полуденный водный потенциал, подавляя фотосинтез.

У сосны также наблюдается различие в требовательности к водообеспечению, снижение фотосинтеза до нуля под пологом леса при ПВПЛ, равном -2.2 МПа, а на открытом месте — при -1.8 МПа, т.е. различие не такое большое, как у ели.

У дуба требовательность к водообеспечению под пологом леса и на открытом месте (снижение фотосинтеза до нуля) практически не различается, фотосинтез снижается до нуля в обоих условиях произрастания при ПВПЛ, равном -3.5 МПа. Однако под пологом леса интенсивность фотосинтеза дуба меньше, чем на открытом месте, в три раза, у сосны в два раза, тогда как у ели практически одинакова.

Таким образом, на открытых участках у дуба интенсивность фотосинтеза снижается в два раза при достижении -1.1 МПа, а у сосны и ели — при -0.8 МПа. Интенсивность фотосинтеза падает до нуля у дуба при ПВПЛ, равном -3.0 МПа, у сосны — при $-1.6 \div -1.8$ МПа, у ели — при -1.5 МПа. Однако при таких показателях сеянцы будут не сразу погибать, а через какое-то время, в зависимости от расхода ассимилятов, накопленных за предыдущий период. Так, в наших условиях на открытом месте даже через 5 суток с недостаточным водообеспечением, когда ПВПЛ был -1.6 МПа, интенсивность фотосинтеза сосны восстановилась сразу после полива (рис. 6). Однако по данным J. Clark (1961), пихта бальзамическая (*Abies balsamea*) после недельного пребывания при влажности почвы ниже уровня устойчивого завядания после полива восстанавливает интенсивность фотосинтеза только частично, в представленном случае около 20%. Теневые растения реагируют на небольшие потери воды по сравнению с растениями солнечных местообитаний (Лархер, 1978).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Под пологом древостоя и на открытом месте в связи с разными условиями прихода солнечной радиации зависимость фотосинтеза от водообеспеченности у исследуемых пород различна.

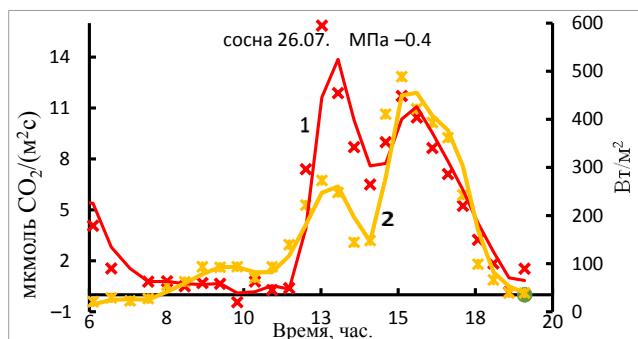


Рис. 6. Дневной ход солнечной радиации и фотосинтеза сосны, когда произведен полив в 13 ч. после 5-суточного периода с недостаточным водообеспечением ПВПЛ в -1.6 МПа; после полива ПВПЛ равен 0.4 МПа.

Полученные данные подтверждают следующее положение лесоводов: из этих пород наиболее устойчив к недостатку влаги дуб, затем сосна и ель. При этом ель лучше себя чувствует под пологом древостоя, тогда как в таких световых условиях хуже всего растет дуб, затем сосна.

При рубках главного пользования, если в предыдущий период был длительный период без осадков и у подроста ПВПЛ был ниже -1.5 МПа, нежелательно проводить рубку с оставлением подроста, так как в новых световых условиях он, скорее всего, погибнет. Считаем, что при выращивании сеянцев на открытых участках необходимо поливать растения, когда ПВПЛ сеянцев достигнет критической точки (снижения фотосинтеза до нуля).

Автор статьи выражает благодарность к.б.н. А.И. Гурцеву за организацию полевых исследований и техническую помощь в их проведении, а также за участие в обсуждении результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.
- Бештоева О. Инструкция по сохранению подроста и молодняка хозяйственно ценных пород при разработке лесосек и приемке от лесозаготовителей вырубок с проведенными мероприятиями по восстановлению леса. Утверждена приказом Гослесхоза СССР от 8 декабря 1983 г. № 147 // Государственный комитет СССР по лесному хозяйству. М., 1984.
- Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трескин П.П. Возрастная структура популяций и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 35–62.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Мелехов И.С. Лесоводство. М.: Изд-во Московского государственного университета леса, 2003. 320 с.

- Молчанов А.А. Гидрологическая роль леса. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 487 с.
- Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.
- Молчанов А.Г. Баланс CO_2 в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
- Молчанов А.Г. Мониторинг эколого-физиологических показателей в экосистемах // Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 112–130.
- Молчанов А.Г. CO_2 древостоев в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Орел: Орел ГАУ, 2014. Вып. 1. С. 63–88.
- Молчанов А.Г. Газообмен сфагнома при различных уровнях поверхностных грунтовых вод // Экология. 2015. № 3. С. 182–188.
- Молчанов А.Г. Зависимость газообмена болотного сосняка пушицево-сфагнового от уровня почвенно-грунтовых вод // Вестник ПГТУ. 2016. № 2 (30). С. 82–94.
- Молчанов А.Г. Предрассветный водный потенциал как показатель влагообеспеченности древостоев // ПЭММЭ. 2018. Т. XXIX. № 3. С. 73–92.
- Молчанов А.Г., Беляева Е.А. Влияние недостатка водообеспечения на фотосинтез саженцев, произрастающих на открытых участках // Лесоведение. 2024.
- Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г., Мамаев В.В. Физиологические процессы у сеянцев дуба черешчатого при недостатке влаги // Лесоведение. 1996. № 1. С. 54–64.
- Придача В.Б., Ольчев А.В., Сазонова Т.А., Тихова Г.П. Параметры $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена древесных растений как инструмент мониторинга и оценки состояния природной среды // Успехи современного естествознания. 2019. № 11. С. 25–30.
- Придача В.Б., Тихова Г.П., Сазонова Т.А. Влияние абиотических факторов на водообмен хвойного и лиственного древесных растений // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2018. № 12. С. 76–86.
- Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев // Физиология растений. 1973. Т. 20. № 1. С. 215–221.
- Раунер Ю.Л. Тепловой баланс растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 210 с.
- Скуратов И.В., Крюкова Е.А. Влияние высоких температур на состояние древесных растений и их патогенов в защитных насаждениях Нижнего Поволжья // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2 (26). С. 37–43.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б., Новиченок Е.В. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез березы повислой // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 10-4. С. 595–597.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Влияние водного дефицита хвой сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. 2017. № 4. С. 311–318.
- Слейчер Р. Водный режим растений. М.: Мир, 1970. 365 с.
- Слемнев Н.Н. Прирост фитомассы и фотосинтез хвой в сосновых древостоях различных полнотипов леса: дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.00. Л., 1969. 175 с.
- Тихова Г.П., Придача В.Б., Сазонова Т.А. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на динамику водного потенциала деревьев *Betula pendula* (Betulaceae) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1. С. 56–64.
- Цельникер Ю.Л., Выгодская Н.Н. Коэффициент экстинкции для потоков фотосинтетически активной радиации в пологе древостоев и травянистых фитоценозов // Лесоведение. 1971. № 6. С. 68–71.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
- Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука, 1969. 100 с.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
- Bauerle W.L., Whitlow T.H., Setter T.L., Bauerle T.L., Vermeulen F.M. Ecophysiology of *Acer rubrum* seedlings from contrasting hydrologic habitats: growth, gas exchange, tissue water relations, abscisic acid and carbon isotope discrimination // Tree Physiology. 2003. V. 23. № 12. P. 841–850.
- Bosian G. Relationship between stomatal aperture, temperature, illumination, relative humidity and assimilation determined in the field by means of controlled environment plant chambers // Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: UNESCO Natural Resources Research Series. Copenhagen, 1968. V. 5. P. 321–328.
- Clark J. Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. State University College of Forestry. Syracuse, New York, 1961.
- Edwards N.N., Sollins P. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components // Ecology. 1973. V. 54. № 2. P. 406–412.
- Kaufmann M.R. Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress // Plant Physiology. 1976. V. 57. P. 898–901.
- Kellomäki S., Wang K.Y. Photosynthetic responses to needle water potentials in Scots pine after a four-year exposure to elevated CO_2 and temperature // Tree Physiology. 1996. V. 16. P. 765–772.
- Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die

- Stoffproduction // Japanese Journal of Botany. 1953. V. 14. № 1. P. 22–55.
- Ronco F. Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce // Forest Science. 1970. V. 16. P. 331–339.
- Stoker O. Die photosynthetischen Leistungen der Steppen und Wüstenpflanzen // Handbuch für der Pflanzenphysiologie. Ser. B. Springer. 1960. Bd 5. H. 2. S. 460–491.
- Xu L., Baldocchi D.D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature // Tree Physiology. 2003. V. 23. P. 865–877.

Photosynthesis Intensity of Spruce, Pine and Oak Seedlings under Tree Canopy and in the Open Site in Different Water Supply Conditions

A. G. Molchanov^{1, *}

^a*Institute of Forest Science of the RAS, Sovetskaya st. 21, Uspenskoe,
Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation*

^{*}*E-mail: a.georgievich@gmail.com*

The studies were conducted in the Serebryany Bor experimental forestry division of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences on 5–7-year-old seedlings of spruce, pine and oak. The average daily dependence of photosynthesis on solar radiation was studied under different water supply conditions. The dependence was aligned using the equation proposed by M. Monsi and T. Saeki and the correlation between photosynthesis intensity and the lack of water supply. The results obtained were as follows: while a spruce under the forest canopy reduces its intensity of photosynthesis to zero at the pre-dawn leaf water potential (PDLF) value of –2.4 MPa, the one in the open will do so at the PDLF value of –1.5 MPa. In case of pine, the decrease of photosynthesis intensity to zero occurs under the forest canopy at the PDLF value of –2.2 MPa, and in the open – at –1.8 MPa. The oak's water supply requirements under the forest canopy and in the open are practically the same, photosynthesis intensity decreases to zero in both growing conditions at a PVPL equal to –3.5 MPa. However, under the forest canopy, the intensity of oak photosynthesis is three times lower than in the open, while for spruce it is practically the same.

Keywords: average daily photosynthesis intensity, pre-dawn photosynthesis intensity, average daily solar radiation, pine seedlings, spruce seedlings, oak seedlings.

REFERENCES

- Alekseev V.A., *Svetovoi rezhim lesa* (Light regime of forest), Leningrad: Nauka, 1975, 228 p.
- Bauerle W.L., Whitlow T.H., Setter T.L., Bauerle T.L., Vermeylen F.M., Ecophysiology of *Acer rubrum* seedlings from contrasting hydrologic habitats: growth, gas exchange, tissue water relations, abscisic acid and carbon isotope discrimination, *Tree Physiology*, 2003, Vol. 23, No. 12, pp. 841–850.
- Beshtoeva O., *Instruktsiya po sokhraneniyu podrosta i molodnyaka khozyaistvenno tsennykh porod pri razrabotke lesosok i priemke ot lesozagotovitelei vyrubok s provedennymi meropriyatiyami po vosstanovleniyu lesa* (Instructions for the preservation of undergrowth and young growth of economically valuable species during the development of logging sites and acceptance of fellings from loggers with forest restoration measures taken), Moscow, 1983, December 8, 1983, No. 147.
- Bosian G., Relationship between stomatal aperture, temperature, illumination, relative humidity and assimilation determined in the field by means of controlled environment plant chambers, In: *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level: UNESCO Natural Resources Research Series*, Copenhagen, 1968, Vol. 5, pp. 321–328.
- Clark J., *Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir*, Syracuse, New York: State University College of Forestry, 1961.
- Edwards N.N., Sollins P., Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components, *Ecology*, 1973, Vol. 54, No. 2, pp. 406–412.
- Karpov V.G., Pugachevskii A.V., Treskin P.P., Vozrastnaya struktura populyatsii i dinamika chislennosti eli (Age structure of population and dynamics of number of spruce trees), In: *Faktory regulyatsii ekosistem elovykh lesov* (Controlling factors in spruce forest ecosystems), Leningrad: Nauka, 1983, pp. 35–62.
- Kaufmann M.R., Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress, *Plant Physiology*, 1976, Vol. 57, pp. 898–901.
- Kellomäki S., Wang K-Y., Photosynthetic responses to needle water potentials in Scots pine after a four-year exposure to elevated CO₂ and temperature, *Tree Physiology*, 1996, Vol. 16, pp. 765–772.

- Larkher V., *Ekologiya rastenii* (Plant ecology), Moscow: Progress, 1978, 185 p.
- Melekhov I.S., *Lesovodstvo* (Forestry), Moscow: Izd-vo Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa, 2003, 320 p.
- Molchanov A.A., *Gidrologicheskaya rol' lesa* (Hydrological contribution of forest), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1960, 487 p.
- Molchanov A.G., *Balans CO₂ v ekosistemakh sosnyakov i dubrav v raznykh lesorastitel'nykh zonakh* (CO₂ balance in ecosystems of pine forests and oak forests in various zones of forest sites), Tula: Grif i K, 2007, 284 p.
- Molchanov A.G., Belyaeva E.A., Vliyanie nedostatka vodoobespecheniya na fotosintez sazhentsev eli, sosny i duba (Water affecting photosynthesis of seedlings growing in the open), *Lesovedenie*, 2024, No. 2, pp. 163–172.
- Molchanov A.G., CO₂ drevostoev v estestvennykh usloviyakh (CO₂ of forests stands in vivo), In: *Fotosinteticheskaya deyatel'nost' i produktsionnye protsessy fitotsenozov* (Photosynthetic activity and production processes of phytocenoses), Orel: Izd-vo Orel GAU, 2014, Vol. 1, pp. 63–88.
- Molchanov A.G., *Ekofiziologicheskoe izuchenie produktivnosti drevostoev* (Environmental and physiological studies of productivity of stands), Moscow: Nauka, 1983, 135 p.
- Molchanov A.G., Gas exchange in sphagnum mosses at different near-surface groundwater levels, *Russian Journal of Ecology*, 2015, Vol. 46, No. 3, pp. 230–235.
- Molchanov A.G., Molchanova T.G., Mamaev V.V., Fiziologicheskie protsessy u seyantsev duba chereshchatogo pri nedostatke vlagi (Physiological processes in *Quercus robur* seedlings under water deficit), *Lesovedenie*, 1996, No. 1, pp. 54–64.
- Molchanov A.G., Monitoring ekologo-fiziologicheskikh pokazatelei v ekosistemakh (Monitoring of ecological and physiological indicators in ecosystems), In: *Serebryanoborskoe opytное lesnichestvo: 65 let lesnogo monitoringa* (Serebryanoborskoe experimental forestry: 65 years of forest monitoring), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, pp. 112–129.
- Molchanov A.G., Predrassvetnyi vodnyi potentsial kak pokazatel' vlagoobespechennosti drevostoev (Predawn water potential, as an indicator of water availability of tree stands), *PEMME*, 2018, Vol. XXIX, No. 3, pp. 73–92.
- Molchanov A.G., Zavisimost' gazoobmena bolotnogo sosnyaka pushitsevo-sfagnovogo ot urovnya pochvenno-gruntovykh vod (Dependence of gas exchange on the level of ground water in swamp cotton grass-sphagnum pine forests), *Vestnik PGTU*, 2016, No. 2 (30), pp. 82–94.
- Monsi M., Saeki T., Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion, *Japanese Journal of Botany*, 1953, Vol. 14, No. 1, pp. 22–55.
- Pridacha V.B., Ol'chev A.V., Sazonova T.A., Tikhova G.P., Parametry CO₂/N₂O-obmena drevesnykh rastenii kak instrument monitoringa i otsenki sostoyaniya prirodnoi sredy (Parameters of CO₂/H₂O-exchange in woody plants as an instrument to monitor and evaluate environmental conditions), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2019, No. 11, pp. 25–30.
- Pridacha V.B., Tikhova G.P., Sazonova T.A., Vliyanie abioticheskikh faktorov na vodoobmen khvoynogo i listvennogo drevesnykh rastenii (The effect of abiotic factors on water exchange in coniferous and deciduous plants), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2018, No. 12, pp. 76–86.
- Rakhi M.O., Apparatura dlya issledovaniy komponentov vodnogo potentsiala list'ev (Equipment for studying leaf water potential components), *Fiziologiya rastenii*, 1973, Vol. 20, pp. 215–221.
- Rauner Y.L., *Teplovoi balans rastitel'nogo pokrova* (Heat balance of plant cover), Moscow: Nauka, 1972, 210 p.
- Ronco F., Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce, *Forest Science*, 1970, Vol. 16, pp. 331–339.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Novichonok E.V., Vliyanie vodnogo defitsita lista na fotosintez berezy povisloi (The effect of water deficit in leaves on photosynthesis in Silver birch), *Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*, 2016, No. 10–4, pp. 595–597.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Vliyanie vodnogo defitsita khvoi sosny obyknovennoi na fotosintez v usloviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya (The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening), *Lesovedenie*, 2017, No. 4, pp. 311–318.
- Skuratov I.V., Kryukova E.A., Vliyanie vysokikh temperatur na sostoyanie drevesnykh rastenii i ikh patogenov v zashchitnykh nasazhdeniyakh Nizhnego Povolzh'ya (High temperatures influence on woody plants condition and their pathogens in protective stands of lower Volga region), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2015, No. 2 (26), pp. 37–43.
- Sleicher R., *Vodnyi rezhim rastenii* (Water regime of plants), Moscow: Mir, 1970, 365 p.
- Slemnev N.N., *Prirost fitomassy i fotosintez khvoi v sosnovykh drevostoyakh razlichnykh polnot i tipov lesa. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* (Growth of phytomass and photosynthesis of needles in pine forest stands of various thicknesses and forest types. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Leningrad: LTA, 1969, 18 p.
- Stoker O., Die photosynthetischen Leistungen der Steppen und Wüstenpflanzen, *Handbuch für der Pflanzenphysiologie*, Ser. B. Springer, 1960, Bd 5, H. 2, ss. 460–491.
- Tikhova G.P., Pridacha V.B., Sazonova T.A., Vliyanie temperatury i otositel'noi vlazhnosti vozdukh na dinamiku vodnogo potentsiala derev'ev *Betula pendula* (Betulaceae) (The influence of air temperature and relative humidity on dynamics of water potential in *Betula pendula* (Betulaceae) trees), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 1, pp. 56–64.

Tsel'niker Y.L., *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rastenii* (Physiological basis of the shade-tolerance of woody plants), Moscow: Nauka, 1978, 212 p.

Tsel'niker Y.L., Malkina I.S., Kovalev A.G., Chmora S.N., Mamaev V.A., Molchanov A.G., *Rost i gazoobmen CO₂ u lesnykh derev'ev* (The growth and CO₂-gaseous exchange in forest trees), Moscow: Nauka, 1993, 256 p.

Tsel'niker Y.L., *Radiatsionnyi rezhim pod pologom lesa* (Radiation regime under the forest canopy), Moscow: Nauka, 1969, 100 p.

Tsel'niker Y.L., Vygodskaya N.N., Koeffitsient ekstinktsii dlya potokov fotosinteticheski aktivnoi radiatsii v pologe drevostoev i travyanistykh fitotsenozov (Extinction coefficient for photosynthetically active radiation fluxes in the canopy of forest stands and herbaceous phytocenoses), *Lesovedenie*, 1971, No. 6, pp. 68–71.

Xu L., Baldocchi D.D., Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature, *Tree Physiology*, 2003, Vol. 23, pp. 865–877.

УДК 630*182.48 (470.311+470.25)

ЛИХЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В СЕРЕБРЯНОБОРСКОМ ОПЫТНОМ ЛЕСНИЧЕСТВЕ

© 2024 г. Е. Э. Мучник^{а, *}

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское,
г. Одинцово, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: emuchnik@outlook.com

Поступила в редакцию 15.01.2024

После доработки 26.03.2024

Принята к публикации 29.08.2024

Лихенологические исследования в Серебряноборском опытном лесничестве Института лесоведения РАН, расположенном на территории г. Москвы и Московской области, проводились в период с 2010 по 2023 гг. маршрутным методом. Сбор и камеральная обработка материалов осуществлялись с применением общепринятых лихенологических методик. Список лишенобиоты Серебряноборского лесничества включает 115 видов лишайников и близкородственных грибов, 15 из которых известны только по литературным данным. В городской части выявлены 60 видов, в загородной — 98 видов лишайников. Эколого-субстратный анализ лишенобиоты показал значительное преобладание групп, связанных с древесным субстратом. Наибольшим видовым богатством отличается лишенопокрыв березы и липы. Самое высокое разнообразие отмечено в преобладающих по площади сосновых лесах (включая сосняки с участием мелколиственных пород), меньшее количество видов лишайников отмечено в смешанных и широколиственных лесах. На обследованной территории выявлены местонахождения четырех охраняемых видов лишайников, занесенных в Красные книги города Москвы и Московской области, а также десяти видов-индикаторов биологически ценных зональных лесных ландшафтов.

Ключевые слова: лишайники, Московский регион, стационар ИЛАН РАН, государственный природный заказник, охраняемые виды, индикаторные виды, Красная книга.

DOI: 10.31857/S0024114824060076, **EDN:** NUZEEG

Серебряноборское опытное лесничество Института лесоведения РАН расположено к западу от Москвы (часть кварталов, составляющих чуть более четверти от общей площади, находятся внутри московской кольцевой автодороги, таким образом, относятся к территории города). Эти леса в середине XIX в. находились в распоряжении Дворцового ведомства, с чем, вероятно, связана их хорошая сохранность к 40-м гг. прошлого века, когда опытное лесничество было организовано и передано Институту леса под руководством академика В. Н. Сукачева (Серебряноборское..., 2010).

К настоящему времени площадь лесничества равна 2268 га, 54.3% из которых составляют сосняки, 22.6% заняты березняками, 8.1% — низкоствольными дубняками, еще меньшие площади — осинниками, липняками и ольшаниками. Сохранилось значительное количество участков леса, где возраст господствующего поколения древостоя превышает 100 лет (Татарников, Львов, 2019). В 2017 г. большая часть территории лесничества (1454.88 га) получила статус государственного

природного заказника областного значения «Леса Серебряноборского лесничества» (Постановление..., 2017).

Территория лесничества включает две различные геоморфологические части: мягковолнистую равнину, перекрытую наносами ледникового происхождения, и долину р. Москвы с тремя надпойменными террасами, сложенными древнеаллювиальными наносами. Почвы дерново-подзолистые, в равнинной части — суглинистые, а на пойменных террасах — песчаные и супесчаные. Климат умеренно континентальный, средние температуры воздуха в январе колеблются в пределах — 4–17 °С, в июле — +17–19 °С, среднегодовое количество осадков составляет 545 мм. Лесничество находится в пределах подзоны хвойно-широколиственных лесов, и, предположительно, коренными лесами в равнинной части были елово-широколиственные, в настоящее время сменившиеся в результате многовековой хозяйственной деятельности производными (сосновые, березовые, дубовые, липовые

и др.). На речных террасах господствуют вековые сосновые леса (Серебряноборское..., 2010).

Первое упоминание о лишайниках лесничества можно найти в работе Л. Н. Соболева (1947), где автор отмечает в квартале 25 у с. Раздоры лишайниковый бор с напочвенными видами «клядония оленья, клядония лесная и цетрария исландская».

Позднее, в 60-х гг. прошлого века, С. А. Никитин при обследовании и описании типов леса Серебряноборского опытного лесничества характеризует этот участок уже как производный от сосняка брусничного с бруснично-овсяницевым покровом, среди которого небольшими латками встречались лишайники (Никитин, 1961). В той же статье автор отмечает участок сосняка вересково-лишайникового в квартале 17, где в выемке железнодорожного полотна происходит возобновление сосны (*Pinus sylvestris* L.) с включением березы (*Betula* sp.). В списке приведенных для лесничества С. А. Никитиным лишайников (как напочвенных, так и эпифитных) значились 7 видов: *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. gracilis* (L.) Willd., *C. rangiferina* (L.) Web., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Parmelia sulcata* Tayl., а также включенный явно ошибочно *Parmelia stricta* L.,

описанный не К. Линнеем, а В. Lynge (1928) с Новой Земли и отсутствующий в чеклисте лишенофлоры России (2010).

В конце 80-х — начале 90-х гг. XX в., а также повторно в 2006 г. в части лесничества, находящейся в пределах Москвы, лишенологические исследования проводились Л. Г. Бязровым, который выявил на обследованной территории 37 видов лишайников, произрастающих на деревьях (в основном), почве и бетоне (Бязров, 2009).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Наши исследования в Серебряноборском опытном лесничестве проводились маршрутным методом в период с 2010 по 2023 гг., результаты частично опубликованы (Мучник, 2016, 2017, 2018; Muchnik et al., 2019, 2024). Отметим, что в последней из указанных публикаций один из видов (*Fellhaneropsis vezdae* (Coppins & P. James) Sérus. et Coppins) приведен ошибочно, материал переопределен. Сбор и камеральная обработка материалов осуществлялись с применением общепринятых лишенологических методик (Степанчикова, Гагарина, 2014). Карта-схема расположения пунктов сбора размещена на рис. 1.

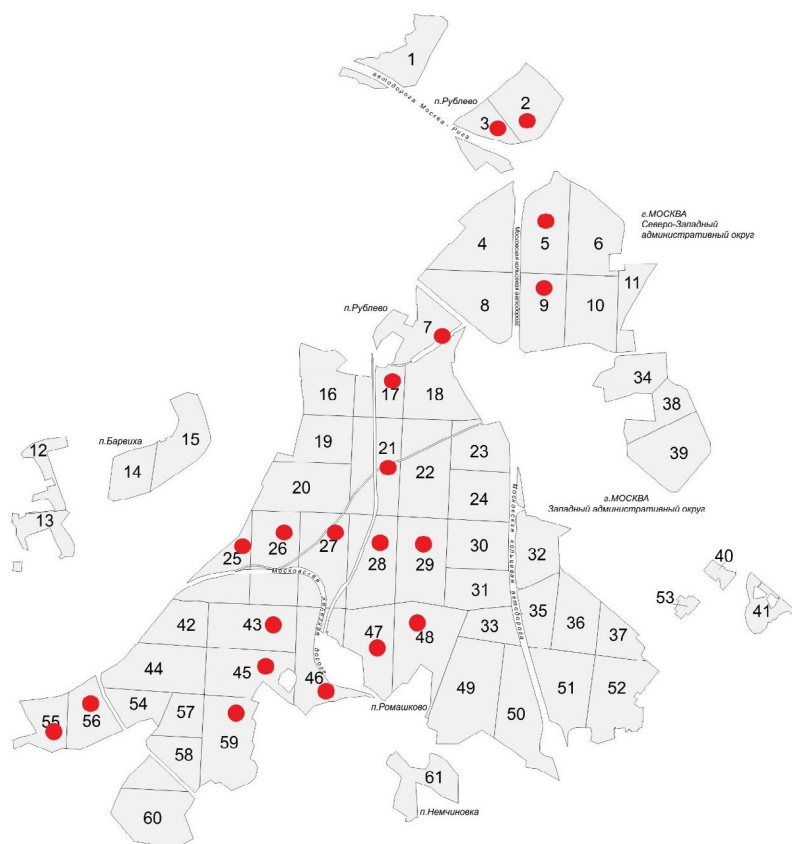


Рис. 1. Карта-схема пунктов сбора лишенологических материалов в Серебряноборском лесничестве.

Идентификация материалов проведена в основном на базе Института лесоведения РАН, проверка правильности определений отдельных видов — в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург). Идентифицированные материалы (более 460 образцов) размещены в основном в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), некоторые дополнили гербарий БИН РАН (LE L).

Номенклатура приведенных ниже видов соответствует сводке лишайников Фенноскандии (Westberg et al., 2021), для некоторых видов после актуального наименования даны синонимы, под которыми они упоминались для территории Серебряноборского лесничества в литературных источниках. Номенклатура высших сосудистых растений (форофитов) приведена согласно базе данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>).

Приуроченность выявленных видов к субстратам и сообществам оценивалась по их эколого-субстратным и эколого-ценотическим предпочтениям только в пределах изученной территории лесничества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований список лишайнобиоты Серебряноборского опытного лесничества Института лесоведения РАН включает на сегодняшний день 115 видов и одну разновидность, из которых 109 видов и одна разновидность представлены лишайниками и 6 видов — близкими к ним сапротрофными грибами (табл.).

В городской части лесничества отмечены 60 видов (11 из них — только литературные данные), 98 видов (из них 4 — только по литературе) выявлены в загородной части. Поскольку загородная часть значительно превышает по площади городскую и несет несколько меньшую антропогенную нагрузку (как рекреационную, так и в отношении загрязнения среды), то дальнейшие исследования, вероятно, изменят имеющееся на сегодня количественное соотношение. Возможны как дополнительные находки, так и констатация исчезновения отдельных видов в результате усиления антропогенной нагрузки или естественной трансформации лесов с наблюдающейся тенденцией неморализации — постепенного распада сосновых древостоев с динамикой в сторону лиственных, вероятно, с преобладанием липы (Серебряноборское..., 2010).

Всего из приведенного списка 15 видов известны для Серебряноборского лесничества только по литературным данным. При этом 4 вида следует, вероятно, отнести к «исторической» лишайнобиоте территории: *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*,

C. gracilis, *C. rangiferina*. Они обитали на почве в лишайниковых или кустарничково-лишайниковых сосняках, такие типы лесов в настоящее время не сохранились в пределах лесничества, вследствие чего число обитающих на почве лишайников, эпигеидов, резко сократилось. Очень скудны данные об эпилитных лишайниках изучаемой территории: всего 4 вида, включая один эврисубстратный, встречающийся как на каменистом, так и на древесном субстрате. Поскольку каменистые субстраты (в подавляющем большинстве искусственные — бетон, шифер etc.) в городских и пригородных лесах лесничества не так уж редки, группы эпилитных и эврисубстратных видов очевидно наиболее слабо изучены и представляют интерес для дальнейших исследований.

В целом среди эколого-субстратных групп выявленной лишайнобиоты закономерно для лесных сообществ хвойно-широколиственной подзоны преобладают виды, заселяющие древесные субстраты: эпифиты (обитающие на коре живых деревьев и кустарников) — 74 вида; эпиксилы (на сухой или гниющей древесине) — 11 видов; эпифито-эпиксилы (как на коре, так и на древесине) — 7 видов. Не облигатно, но довольно тесно связаны с древесным субстратом 12 геофитных видов — они встречаются на комлях деревьев, лесной подстилке, пнях и валеже разной степени разложения, а также на почве и моховом покрове. Как производный от древесного следует рассматривать и такой субстрат, как застывшую смолу, на которой обитает единственный выявленный в лесничестве вид из группы эпирезиноидов — *Sarea difformis*.

Приуроченность связанных с древесным субстратом видов к определенным форофитам в Серебряноборском лесничестве выглядит следующим образом (рис. 2). Наибольшим видовым богатством лишайнобиоты характеризуются кора березы и липы (*Tilia cordata* Mill.), почти в два раза менее разнообразен состав эпифитного лишайнопокрова сосны и рябины (*Sorbus aucuparia* L.).

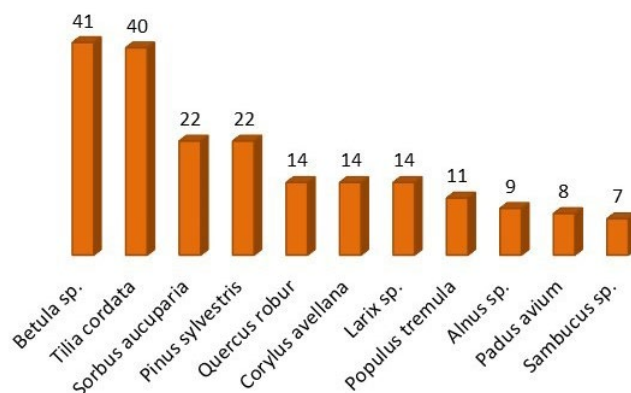


Рис. 2. Распределение видового богатства в лишайнопокрове различных форофитов на территории Серебряноборского лесничества.

Таблица¹. Видовой состав, эколого-субстратная и ценотическая приуроченность лишенобиоты, распределение находок в городской и загородной части Серебряноборского опытного лесничества

№№	Вид лишайника	ЭСГ	Сообщества	М	МО
1.	<i>Absconditella lignicola</i> Vězda et Pisut	эпиксил	С	-	+
2.	<i>Amandinea punctata</i> (Hoffm.) Coppins & Scheid.	эпифит	С, Ссл, Ш	-	+
3.	* <i>Arthonia atra</i> (Pers.) Schneid. [= <i>Opegrapha atra</i> Pers.]	эпифит	Н	+	-
4.	<i>A. exilis</i> (Flörke) Anzi	эпифит	Б	-	+
5.	<i>A. patellulata</i> Nyl.	эпифит	Ссл	-	+
6.	<i>A. radiata</i> (Pers.) Ach.	эпифит	Б, Ссл, Ш	+	+
7.	<i>A. ruana</i> A. Massal.	эпифит	Ссл	+	+
8.	<i>Athallia pyracea</i> (Ach.) Arup et al. [= <i>Caloplaca pyracea</i> (Ach.) Th. Fr.]	эпифит	С, Ссл, Ш, Ос	-	+
9.	<i>Bacidina chlorotica</i> (Nyl.) Vězda et Poelt	эпифит	С, Ш	+	+
10.	<i>B. phacodes</i> (Körb.) Vězda	эпифит	Ш	-	+
11.	<i>B. pycnidata</i> (Czarnota et Coppins) Czarnota et Guz.-Krzem.	эпифит	Ш	+	-
12.	<i>Buellia griseovirens</i> (Turner et Borrer ex Sm.) Almb.	эпифит	Б, Ш	-	+
13.	* <i>Calogaya decipiens</i> (Arnold) Arup, Frödén & Söchting [= <i>Caloplaca decipiens</i> (Arn.) Blomb.]	эпилит	Н	+	-
14.	<i>Caloplaca cerina</i> (Ehrht.) Th. Fr.	эпифит	С, Ш, Ос	-	+
15.	* <i>C. lactea</i> (A. Massal.) Zahlbr.	эпилит	Н	+	-
16.	<i>Candelariella efflorescens</i> R. C. Harris et W. R. Buck	эпифит	Ссл, Б	-	+
17.	<i>C. vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	эврисубстратный	Ссл, Ш	+	+
18.	<i>C. xanthostigma</i> (Pers.) Lettau	эпифит	Ш	-	+
19.	<i>Catillaria nigroclavata</i> (Nyl.) Schuler	эпифит	Б, Ссл, Ш	+	+
20.	* <i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	эпигейд	С	-	+
21.	<i>C. sepincola</i> (Ehrh.) Ach.	эпифит	Ссл	+	+
22.	<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.	эпифит	С, Ссл	+	+
23.	<i>Ch. stemonea</i> (Ach.) Müll. Arg.	эпифит	С, Ссл	+	+
24.	<i>Ch. trichialis</i> (Ach.) Th. Fr.	эпифит	С, Ссл	+	+
25.	<i>Ch. xyloxena</i> Nádv.	эпиксил	С	-	+
26.	* <i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot. [= <i>C. sylvatica</i> (L. Rabh.)]	эпигейд	С	-	+
27.	<i>C. bacilliformis</i> (Nyl.) Glueck	геоплезный	С	-	+
28.	<i>C. botrytes</i> (K. Hagen) Willd.	эпиксил	С	-	+
29.	* <i>C. caespiticia</i> (Pers.) Flörke	эпифит	Н	+	-
30.	<i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	геоплезный	С, Ссл	+	+
31.	<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	геоплезный	Б, С, Ссл, Ш, Ос	+	+
32.	<i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm.	эпиксил	С	-	+
33.	<i>C. digitata</i> (L.) Hoffm.	геоплезный	С, Ссл	+	+
34.	<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.	геоплезный	Б, С, Ссл, Ш, Ос	+	+
35.	* <i>C. gracilis</i> (L.) Willd.	эпигейд	С	-	+
36.	<i>C. grayi</i> G. Merr. ex Sandst.	геоплезный	Ссл	+	-
37.	<i>C. macilenta</i> (Hoffm.) Hoffm.	геоплезный	С	-	+
38.	<i>C. ochrochlora</i> Flörke	геоплезный	С	+	-
39.	<i>C. parasitica</i> (Hoffm.) Hoffm.	эпифит	Ссл	+	+
40.	* <i>C. rangiferina</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.	эпигейд	С	-	+

Таблица. Продолжение

41.	<i>C. subulata</i> (L.) F. H. Wigg.	геоплезный	Ссл	+	-
42.	<i>Coenogonium pineti</i> (Ach.) Lücking et Lumbsch	эпиксил	Ссл	+	-
43.	<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	эпифит	С, Ссл	-	+
44.	<i>E. prunastri</i> (L.) Ach. KKM	эпифит	С, Ш	+	+
45.	<i>Fuscidea pusilla</i> Tønsberg	эпифит	Б, С	-	+
46.	<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach. KKM	эпифит	С, Ссл, Ш, Ол	+	+
47.	* <i>Gyalolechia flavorubescens</i> (Huds.) Søchting, Frödén & Arup [= <i>Caloplaca flavorubescens</i> (Huds.) J. R. Laundon]	эпифит	Н	+	-
48.	<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.ex Lilj.) P. James & G. Schneider	эпифит	Б, С, Ссл	+	+
49.	<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	эпифито-эпиксил	Б, С, Ссл, Ш,	+	+
50.	* <i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav. KKM	эпифит	Н	+	-
51.	<i>Lecania croatica</i> (Zahlbr.) Kotlov	эпифит	Ссл	-	+
52.	<i>L. cyrtella</i> (Ach.) Th. Fr.	эпифит	С, Ос	-	+
53.	<i>L. fuscella</i> (Schaer.) Körb.	эпифит	Б, С, Ссл, Ш, Ос	+	+
54.	<i>L. koerberiana</i> J. Lahm.	эпифит	С	-	+
55.	<i>L. naegelia</i> (Hepp) Diederih & Boom	эпифит	Б, С, Ссл, Ш	-	+
56.	<i>Lecanora albellula</i> (Nyl.) Th. Fr. [= <i>L. piniperda</i> Körb.]	эпиксил	С, Б	+	+
57.	<i>L. carpineae</i> (L.) Vain.	эпифит	С	-	+
58.	<i>L. pulicaris</i> (Pers.) Ach.	эпифит	Ссл	-	+
59.	<i>L. saligna</i> (Schrad.) Zahlbr.	эпиксил	С	-	+
60.	<i>L. symmicta</i> (Ach.) Ach.	эпифито-эпиксил	С, Ссл, Ш	+	+
61.	<i>L. varia</i> (Hoffm.) Ach.	эпифит	Ссл	+	+
62.	* <i>Lecidea erythrophaea</i> Flörke	эпифит	Н	+	-
63.	* <i>Lecidella euphorea</i> (Flörke) Hertel	эпифит	Н	+	-
64.	<i>Lepraria elobata</i> Tønsberg	эпифит	Б, С, Ссл, Ш	+	+
65.	<i>L. finkii</i> (B. de Lesd.) R. C. Harris	геоплезный	Б, С, Ссл	+	+
66.	<i>L. incana</i> (L.) Ach.	эпифит	Б, С, Ссл, Ш	+	+
67.	<i>L. jackii</i> Tønsberg	эпифито-эпиксил	С, Ш	-	+
68.	# <i>Leptorhaphis epidermidis</i> (Ach.) Th. Fr.	эпифит	Б	-	+
69.	<i>Melanelixia glabrata</i> (Lamy) Sandler & Arup	эпифит	Б, С	-	+
70.	<i>M. subaurifera</i> (Nyl.) O. Blanco et al.	эпифит	С, Ш	-	+
71.	<i>Melanohalea exasperatula</i> (De Not.) O. Blanco et al.	эпифит	С, Ссл	+	+
72.	<i>M. olivacea</i> (L.) O. Blanco et al.	эпифит	С	-	+
73.	<i>M. septentrionalis</i> (Lyng.) O. Blanco et al.	эпифит	Ссл	-	+
74.	<i>Micarea tomentosa</i> Czarnota et Coppins	геоплезный	С	-	+
75.	<i>Mycobilimbia epixanthoides</i> (Nyl.) Vitik. et al.	эпифит	Ссл	+	+
76.	# <i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala	эпифит	С	-	+
77.	# <i>Mycomicrothelia confusa</i> D. Hawksw.	эпифит	Ссл	+	+
78.	<i>Myriolecis hagenii</i> (Ach.) Śliwa et al. [= <i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.]	эпифит	С, Ш	+	+
79.	<i>M. persimilis</i> (Th. Fr.) Śliwa et al.	эпифит	Ш	-	+
80.	<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	эпифито-эпиксил	Б, С, Ссл, Ш	+	+
81.	<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulf.) Nyl. KKM	эпифит	С, Ссл	+	+
82.	<i>Peltigera dydactyla</i> (With.) J. R. Laundon	эпигейд	С	-	+

Таблица. Окончание

83.	<i>P. praetextata</i> (Sommerf.) Zopf	геоплезный	С	-	+
84.	* <i>P. rufescens</i> (Weiss) Humb. KKM	эпигейд	Н	+	-
85.	# <i>Peridiothelia fuliguncta</i> (Norman) D. Hawksw.	эпифит	Ш	+	-
86.	<i>Phaeophyscia nigricans</i> (Flörke) Moberg	эпифито-эпиксил	С, Ссл, Ш, Ос	+	+
87.	<i>Ph. orbicularis</i> (Neck.) Moberg	эпифито-эпиксил	С, Ссл, Ш, Ос	+	+
	<i>Ph. orbicularis</i> var. <i>hueiana</i> (Harm.) Clauzade et Roux		Б, Ссл	+	+
88.	<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.	эпифит	С, Ссл	-	+
89.	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier	эпифит	Б, С, Ссл, Ш, Ос	+	+
90.	<i>Ph. aipolia</i> (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr.	эпифит	С, Ссл, Ш	-	+
91.	* <i>Ph. caesia</i> (Hoffm.) Fűrnr.	эпилит	Н	+	-
92.	<i>Ph. stellaris</i> (L.) Nyl.	эпифит	Б, Ш	+	+
93.	<i>Ph. tenella</i> (L.) Nyl.	эпифит	Б, Ш, Ол	+	+
94.	<i>Ph. tribacia</i> (Ach.) Nyl.	эпифит	Б	+	+
95.	<i>Physconia detersa</i> (Nyl.) Poelt	эпифит	Ссл	-	+
96.	<i>Ph. enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt	эпифит	С, Ссл, Ш	-	+
97.	<i>Placyniella dasaea</i> (Stirt.) Tónsberg	эпиксил	С	-	+
98.	<i>P. icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James	эпиксил	С	-	+
99.	<i>Polycauliona polycarpa</i> (Hoffm.) Frödén et al. [= <i>Xanthoria polycarpa</i> (Hoffm.) Rieber]	эпифит	Б, Ш	+	+
100.	* <i>Pseudoschismatomma rufescens</i> (Pers.) Ertz & Tehler [= <i>Opegrapha rufescens</i> Pers.]	эпифит	Н	+	-
101.	<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach. KKMО	эпифит	Б	-	+
102.	<i>Rinodina pyrina</i> (Ach.) Arnold	эпифит	Б, С, Ш	+	+
103.	<i>R. septentrionalis</i> Malme	эпифит	Ш	-	+
104.	<i>Ropalospora viridis</i> (Tónsberg) Tónsberg	эпифит	Б	-	+
105.	# <i>Sarea difformis</i> (Fr.) Fr.	эпирезиноид	С	-	+
106.	<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vězda	эпифит	С	+	+
107.	<i>S. sarothamni</i> (Vain.) Vězda	эпифит	Б, С, Ссл, Ш	-	+
108.	# <i>Stenocybe pullatula</i> (Ach.) Stein.	эпифит	Ол	-	+
109.	<i>Strangospora moriformis</i> (Ach.) Stein	эпифит	С	-	+
110.	<i>S. pinicola</i> (A. Massal.) Körb.	эпиксил	С	-	+
111.	<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins et P. James	эпифит	С	-	+
112.	<i>T. granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	эпиксил	С	-	+
113.	<i>Usnea subfloridana</i> Stirt. KKMО	эпифит	Ссл	-	+
114.	<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) Mattsson et M. J. Lai	эпифит	С, Ш	+	+
115.	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	эпифито-эпиксил	Б, С, Ссл, Ш, Ол, Ос	+	+

¹В таблице приняты следующие обозначения: * – вид известен только по литературным данным; # – близкий к лишайникам сапротрофный гриб; KKM – вид занесен в Красную книгу г. Москвы (2022); KKMО – вид занесен в Красную книгу Московской области (2018); ЭСГ – эколого-субстратная группа; М – городская часть лесничества; МО – областная (загородная) часть лесничества; Б – березняк (включая березняки с примесью рябины и редким подростом дуба); Ос – осинник; Ол – ольшаник; С – сосняк (включая сосняки с березой, рябиной, лещиной, ивами); Ссл – сосняк сложный, с участием широколиственных пород (липа, клен, дуб); Ш – широколиственный лес; Н – неизвестно (для части литературных данных).

Одинаковое и сравнительно небольшое количество эпифитных лишайников выявлено на коре дуба (*Quercus robur* L.), лещины (*Corylus avellana* (L.) H. Karst.) и лиственницы (*Larix* sp.), посадки которой эпизодически встречаются в пределах лесничества. В лишенопокрове нескольких неучтенных в диаграмме форофитов (клен (*Acer* sp.), ива (*Salix* sp.), ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.), конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum* L.)) насчитывается от 1 до 5 видов.

Обращает на себя внимание довольно низкий показатель видового богатства лишенопокрова осины (*Populus tremula* L.), на которой в бореальных лесах обычно отмечается очень высокое разнообразие эпифитных лишайников (Kuusinen, 1994; Шаяхметова, 2009; Tarasova et al., 2017.; и др.), в том числе в Московской и смежных областях осина занимает второе место после березы по количеству выявленных эпифитных лишайников (Голубкова, 1959). «Бедность» лишенопокрова осины в Серебряноборском лесничестве объясняется, по-видимому, недостаточным объемом исследований в сообществах со значительным участием или преобладанием этого форофита. При этом надо иметь в виду, что пока были обследованы участки сравнительно молодых осинников с диаметрами стволов на высоте 1.3 м от 5 до 25 см.

Наибольшим разнообразием лишенобиоты отличаются преобладающие по площади сосновые леса (включая сосняки с участием мелколиственных пород), меньшее количество видов лишайников отмечено в смешанных (сосняки сложные с участием широколиственных пород) и широколиственных лесах (рис. 3).

Несмотря на самый высокий показатель видового богатства лишенопокрова березы (рис. 2), список лишенобиоты обследованных участков березовых лесов, в том числе с участием некоторых других мелколиственных пород, сравнительно невелик. Так как площади березняков в лесничестве довольно значительны, скорее всего, при дальнейших исследованиях список лишенобиоты березовых лесов будет увеличен.

Самыми распространенными и часто встречающимися в Серебряноборском лесничестве являются такие виды лишайников, как *Catillaria nigroclavata*, *Chaenotheca ferruginea*, *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Lecania fuscella*, *Lecanora symmicta*, *Lepraria elobata*, *L. incana*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia nigricans*, *Ph. orbicularis*, *Physcia adscendens*, *Xanthoria parietina*.

К наиболее редким и интересным лишенологическим находкам в лесничестве и прилегающим к нему лесным участкам мы относим следующие:

Absconditella lignicola Vězda et Pisut — индикатор биологически ценных лесных ландшафтов



Рис. 3. Распределение видового богатства лишенобиоты в лесных сообществах Серебряноборского лесничества.

в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в загородной части, лесной участок в пос. Барвиха, № 55°43.715' E37°16.740', на гниющей древесине валежа, 08.11.2017.

Arthonia atra (Pers.) Schneid. [= *Opegrapha atra* Pers.] — индикатор биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в городской части (Бязров, 2009).

Chaenotheca stemonea (Ach.) Müll. Arg. — индикатор старовозрастных лесных и парковых сообществ (Выявление..., 2009), биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в городской части, кв. 2, № 55°47.569' E37°22.001', на коре березы, 05.06.2015; кв. 5, № 55°46.815' E37°22.551', на коре сосны, 21.06.2016; в загородной части, кв. 21, № 55°45.770' E37°21.001', на коре сосны, 12.05.2010; кв. 27, № 55°44.759' E37°20.499', на коре сосны, 12.05.2010; кв. 29, № 55°44.887' E37°20.612', на коре дуба, 12.05.2010; кв. 46, № 55°44.633' E37°19.449', на коре березы, 02.06.2015; кв. 47, № 55°44.397' E37°20.131', на древесине, 12.05.2010; кв. 56, № 55°44.350' E37°17.787', на коре березы, 03.06.2015.

Cladonia parasitica (Hoffm.) Hoffm. — индикатор старовозрастных лесных и парковых сообществ (Выявление..., 2009), биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в городской части (Бязров, 2009); в загородной части, кв. 56, № 55°44.159' E37°17.956', на замшелом основании ствола сосны, 03.06.2015.

Coenogonium pineti (Ach.) Lücking et Lumbsch — редкий в Московской области, индикатор биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в городской части, кв. 5, № 55°46.815' E37°22.551', на древесине соснового пня, 21.06.2016.

Graphis scripta (L.) Ach. — категория 2 (Красная..., 2022): в городской части, кв. 2, № 55°47.634', E37°21.727', на коре липы, 05.06.2015; в загородной части, встречается спорадически (кв. 21, 55, 59, лесной участок в пос. Барвиха), на коре липы, ольхи, лещины.

Hypogymnia tubulosa (Schaer.) Nav. — категория 2 (Красная..., 2022): в городской части (Бязров, 2009).

Lecidea erythrophaea Flörke — индикатор биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в городской части (Бязров, 2009).

Micarea tomentosa Czarnota et Coppins — редкий в европейской части России (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2017; Muchnik et al., 2019), индикатор естественных старовозрастных лесных экосистем (Kukwa et al., 2008): в загородной части, кв. 56, № 55°44.159', E37°17.956', на замшелом основании ствола сосны, 03.06.2015.

Phaeophyscia orbicularis var. *hueiana* (Harm.) Clauzade & Roux — довольно редко встречающаяся разновидность, содержащая в соралиях и сердцевине под соралиями скирин (Урбанавичюс, 2008): в городской части, кв. 5, № 55°46.815', E37°22.551', на ветках (отпад) липы, 21.06.2016; в загородной части, кв. 27, № 55°44.719', E37°20.332', на коре рябины, 02.06.2015.

Ramalina farinacea (L.) Ach. — категория 3 (Красная..., 2018): в загородной части, кв. 27, № 55°44.717', E37°19.787', на коре рябины, 02.06.2015.

#Sarea difformis (Fr.) Fr. — редкий в Московской области, индикатор биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в загородной части, кв. 46, № 55°44.446', E37°19.686', на застывших натеках смолы сосны, 02.06.2015.

Strangospora pinicola (A. Massal.) Körb. — редкий в Московской области, индикатор биологически ценных лесных ландшафтов в подзоне хвойно-широколиственных лесов Центральной России (Мучник, 2015): в загородной части, кв. 46, № 55°44.446', E37°19.686', на древесине сухостоя сосны, 02.06.2015.

Usnea subfloridana Stirt. — категория 3 (Красная..., 2018): в загородной части, кв. 59 (парк Малевича), № 55°44.199', E37°19.338', на ветке валежной березы, 30.05.2022.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Актуальный список лишенобиоты Серебряноборского лесничества включает 115 видов и одну разновидность лишайников и близкородственных грибов, 15 из которых известны только по литературным данным. К «исторической» лишенобиоте

территории мы относим 4 вида, ранее обитавших на почве в лишайниковых и кустарничково-лишайниковых сосняках, не сохранившихся в лесничестве в настоящее время. В городской части лесничества отмечены 60 видов, в загородной — 98 видов.

Среди эколого-субстратных групп лишенобиоты преобладают связанные с древесным субстратом эпифиты, эпиксилы, эпифито-эпиксилы, а также геоплезные и эпирезиноиды, в совокупности включающие 105 видов (91%). Низкая численность группы эпигеидов объясняется отсутствием в лесничестве типов леса с высоким разнообразием напочвенных лишайников (сосняки лишайниковые, кустарничково- и мохово-лишайниковые). Самым высоким видовым богатством лишенобиоты характеризуются кора березы (41 вид) и липы (40 видов), на коре рябины и сосны выявлены по 22 вида.

Наибольшим разнообразием лишенобиоты отличаются преобладающие по площади сосновые леса (включая сосняки с участием мелколиственных пород) — 79 видов, меньшее количество видов лишайников отмечено в смешанных (50 видов) и широколиственных лесах (41 вид).

На территории Серебряноборского лесничества выявлены местонахождения четырех охраняемых видов лишайников, занесенных в Красные книги Москвы и Московской области, а также десяти видов-индикаторов биологически ценных зональных лесных ландшафтов.

В перспективе лишенологические исследования в Серебряноборском лесничестве должны проводиться по нескольким направлениям. Продолжение изучения лишенобиоты будет сосредоточено на слабо изученных субстратах (в частности, искусственные каменистые) и лесных сообществах (осинники, березняки, ольшаники) как в городской, так и в загородной частях. В более тщательно обследованных сосновых, смешанных и широколиственных лесах следует оценить частоту встречаемости выявленных видов, особенно редких индикаторных и охраняемых в регионе, проводить регулярный (не реже 1 раза в 5–7 лет) мониторинг для контроля состояния их популяций. Серьезную угрозу для сохранения таких видов представляет постоянно возрастающая антропогенная нагрузка, особенно организация так называемых «парков в лесу» (парк Малевича, парк «Раздолье»), влекущая за собой сильную трансформацию естественных лесных сообществ.

Благодарю сотрудников Института лесоведения РАН к.с.-х.н. Ю. Б. Глазунова, к.б.н. А. В. Титовца, к.б.н. С. А. Короткова и Ю. А. Гопиуса за содействие в организации полевых исследований; О. В. Петрову (Полярно-Альпийский Ботанический Сад-Институт им. Н. А. Аврорина КНЦ

РАН) — за помощь с подготовкой картографических материалов. Искренняя признательность проф. Т. Ahti (Университет г. Хельсинки, Финляндия), к.б.н. Л.А. Конорева, к.б.н. С.В. Чеснокову, Ю.В. Герасимовой (Ботаническая государственная коллекция Мюнхена, Германия), д.б.н. А.Г. Паукову и к.г.н. Г.П. Урбанавичюсу (Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург) за помощь в определении образцов некоторых сложных таксонов. Благодарность сотрудникам лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН за возможность работы в гербарии LE L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бязров Л.Г. Эпифитные лишайники г. Москвы: современная динамика видового разнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 146 с.
- Голубкова Н.С. Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 2. С. 153–161.
- Красная книга города Москвы. 3-е изд. М.: ОСТ ПАК новые технологии, 2022. 848 с.
- Красная книга Московской области. 3-е изд., перераб. и доп. Отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.Б. Никитский, А.В. Свиридов. Московская обл.: Верховье, 2018. 810 с.
- Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России / Под ред. Л. Андерсон, Н.М. Алексеевой, Е.С. Кузнецовой. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. СПб.: Победа, 2009. С. 93–138.
- Мучник Е.Э. Лишайники как индикаторы состояния лесных экосистем центра Европейской России // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5. № 3 (19). С. 65–76. <http://dx.doi.org/10.12737/14154>
- Мучник Е.Э. Дополнения к лихенобиоте Московского региона // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 8 (161). С. 52–57.
- Мучник Е.Э. Лихенобиота как индикатор состояния дубравных сообществ в Московском регионе // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. 38. № 6. С. 5–23. <https://doi.org/10.21513/0207-2564-2017-6-5-23>
- Мучник Е.Э. Лихенобиота Серебряноборского опытного лесничества (Московский регион) // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Мат-лы 10-й Междунар. конф., посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н. Виталия Ивановича Крутова. Москва — Петрозаводск, 2018. С. 125–128.
- Никитин С.А. Типы леса Серебряноборского опытного лесничества // Стационарные биогеоценотические исследования в Серебряноборском опытном лесничестве: Тр. Лаборатории лесоведения АН СССР. Т. 2. Вып.1. М.-Л.: АН СССР, 1961. С. 11–176.
- Постановление Правительства Московской области от 08.02.2017 г. № 86/5 Об организации государственного природного заказника областного значения «Леса Серебряноборского лесничества» [Электронный ресурс]. URL: <http://mosreg.ru/dokumenty/normotvorchestvo/prinyato-pravitelstvom/09-02-2017-15-12-31-postanovlenie-pravitelstva-moskovskoy-oblasti-ot-0> (дата обращения: 08.01.2024).
- Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга / Под ред. Л.П. Рысина, Т.И. Алексахной, А.В. Быкова, А.В. Колесникова, А.Б. Лысикова и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 260 с.
- Соболев Л.Н. Растительность // Природа города Москвы и Подмосковья. М.-Л.: АН СССР, 1947. С. 174–228.
- Список лихенофлоры России / Под ред. М.П. Андреева. СПб.: Наука, 2010. 194 с.
- Степанчикова И.С., Гагарина Л.В. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций. Флора лишайников России: биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. С. 204–219.
- Татарников Д.В., Львов Ю.Г. Старовозрастные древостой Серебряноборского лесничества [Электронный ресурс] // Лесохозяйственная информация. 2019. № 4. С. 79–86. URL: <http://lhi.vniilm.ru/> <http://dx.doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2019.4.07> (дата обращения: 08.01.2024).
- Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. *Micarea tomentosa* (Pilocarpaceae, lichenized Ascomycota) – новый вид для России из Республики Мордовия // Turczaninowia. 2017. Т. 20. № 1. С. 30–34. <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.20.1.2>
- Урбанавичюс Г.П. *Phaeophyscia* // Определитель лишайников России. Вып. 10. Agyriaceae, Anamylopsoraceae, Aphanopsidaceae, Arthrurhaphidaceae, Brigantiaeaceae, Chrysotrichaceae, Clavariaceae, Gomphillaceae, Gypsoplacaceae, Lecanoraceae, Lecideaceae, Mycoblastaceae, Phlyctidaceae, Physciaceae, Pilocarpaceae, Psoraceae, Ramalinaceae, Stereocaulaceae, Vezdaceae, Tricholomataceae. СПб.: Наука, 2008. С. 222–253.
- Шаяхметова З.М. Эпифитные лишайники средне- и южнотаежных лесов Предуралья в пределах Пермского края // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. С. 276–291.
- Kukwa M., Schiefelbein U., Czarnota P., Halda J., Kubiak D., Palice Z., Naczek A. Notes on some noteworthy lichens and allied fungi found in the Białowieża Primeval Forest in Poland // Bryonora. 2008. V. 41. P. 1–11.
- Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland // Annales Botanici Fennici 1994. V. 31. P. 245–260.
- Lynge B. Lichens from Novaya Zemlya (excl. *Acarospora* and *Lecanora*). Report of the Scientific Results of the

Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921. 1928. № 43. P. 1–299.

Muchnik E.E., Cherepenina D.A., Tsurykau A.G., Blagoveschenskaya E. Yu., Gudkova E.P. New, rare, and interesting lichenological records in Moscow and Moscow Region (Russia) // *Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2024. V. 58 (1). P. L69–L80.

<https://doi.org/10.31111/nsnr/2024.58.1.L69>

Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurykau A., Gerasimova J.V. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia // *Herzogia*. 2019. V. 32. № 1. P. 111–126. <https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>

Plants of the World Online [Электронный ресурс]. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (дата обращения: 08.01.2024).

Tarasova V.N. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia) // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2017. V. 54. P. 125–141. <http://dx.doi.org/10.12697/fce.2017.54.16>

Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala: Museum of Evolution, Uppsala University, 2021. 933 p.

Lichenological Studies in the Serebryanoborskoe Experimental Forestry

E. E. Muchnik¹, *

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

*E-mail: emuchnik@outlook.com

Lichenological studies in the Serebryanoborskoe Experimental Forestry of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences, located in the territory of Moscow and the Moscow region, were carried out in the period from 2010 to 2023 by the route method. Collection and laboratory processing of materials were carried out using generally accepted lichenological methods. The list of lichen biota of the Serebryanoborskoe Forestry includes 115 species of lichens and allied fungi, 15 of which are known only from literature data. 60 lichen species were identified in the urban part, and 98 species in the suburban part. Ecological-substrate analysis of lichen biota showed a significant predominance of groups associated with woody (tree and wood) substrate. The highest species richness is characterized by birch and linden lichen cover. The highest diversity was observed in pine forests prevailing in terms of area (including pine forests with small-leaved species), the lowest number of lichen species was observed in mixed and broad-leaved forests. The surveyed territory contains locations of four protected lichen species listed in the Red Data Books of Moscow and the Moscow Region, as well as ten indicator species of biologically valuable zonal forest landscapes.

Keywords: lichens, Moscow region, forest station of IFS RAS, state natural reserve, protected species, indicator species, the Red Data Book.

REFERENCES

Byazrov L. G., *Epifitnye lishainiki g. Moskvy: sovremennaya dinamika vidovogo raznoobraziya* (Epiphytic lichens of Moscow: modern dynamics of species diversity), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 146 p.

Golubkova N. S., *Ocherk flory lishainikov Moskovskoi oblasti i smeznykh raionov* (An outline of lichenoflora of Moscow region and the adjoining districts), *Botanicheskii zhurnal*, 1959, Vol. 44, No. 2, pp. 153–161. <http://mosreg.ru/dokumenty/normotvorchestvo/prinyatopravitelstvom/09-02-2017-15-12-31-postanovleni-pravitelstva-moskovskoy-oblasti-ot-0> (January 08, 2024)

Krasnaya kniga goroda Moskvy, (The Red Data Book of Moscow city), Moscow: OST PAK novye tekhnologii, 2022, 848 p.

Krasnaia kniga Moskovskoi oblasti (The Red Data Book of Moscow Oblast), Moskovskaia obl.: Verkhov'e. 810 c.

Kukwa M., Schiefelbein U., Czarnota P., Halda J., Kubiak D., Palice Z., Naczka, A., Notes on some noteworthy lichens and allied fungi found in the Białowieża Primeval Forest in Poland, *Bryonora*, 2008, Vol. 41, pp. 1–11.

Kuusinen M., Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland, *Annales Botanici Fennici*, 1994, Vol. 31, pp. 245–260.

Lynge B., *Lichens from Novaya Zemlya (excl. Acarospora and Lecanora)*, Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921, 1928, No. 43, pp. 1–299.

Muchnik E. E., Lishainiki kak indikatory sostoyaniya lesnykh ekosistem tsentra Evropeiskoi Rossii (Lichens as indicators of forest ecosystems in the center of European Russia), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2015, Vol. 5, No. 3 (19), pp. 65–76. <https://doi.org/10.12737/14154>.

- Muchnik E. E., Likhenobiota kak indikator sostoyaniya dubravnykh soobshchestv v Moskovskom regione (The lichen biota as indicator of the oak forest communities state in the Moscow region), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 2017, Vol. 38, No. 6, pp. 5–23. <https://doi.org/10.21513/0207-2564-2017-6-5-23>.
- Muchnik E. E., Likhenobiota Serebryanoborskogo opytnogo lesnichestva (Moskovskii region) (The lichen biota of Serebryanoborskoe Experimental Forestry (Moscow region)), *Problems of Forest Phytopathology and Mycology*, Proc. of 10th Intern. Conf., dedicated to the 80th anniversary of the birth of Doctor of Biological Sciences Vitaly Ivanovich Krutov, Moscow — Petrozavodsk, pp. 125–128.
- Muchnik E. E., Konoreva L. A., Chesnokov S. V., Paukov A. G., Tsurykau A., Gerasimova J. V., New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia, *Herzogia*, 2019, Vol. 32, No. 1, pp. 111–126. <https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>
- Muchnik E. E., Cherepenina D. A., Tsurykau A. G., Blagoveschenskaya E. Yu., Gudkova E. P., New, rare, and interesting lichenological records in Moscow and Moscow Region (Russia), *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2024, Vol. 58 (1), pp. L69–L80. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2024.58.1.L69>
- Nikitin S. A., Tipy lesa Serebryanoborskogo opytnogo lesnichestva (Forest types of Serebryanoborskoe forestry unit), In: *Trudy Laboratorii lesovedeniya AN SSSR* (Proceedings of laboratory of forestry, USSR Academy of Sciences), Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1961, Vol. 2, pp. 11–176.
- Plants of the World Online*, available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (January 8, 2024).
- Serebryanoborskoe opytnoe lesnichestvo: 65 let lesnogo monitoringa* (Serebryani Bor trial forestry: 65 years of monitoring), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 260 p.
- Shayakhmetova Z. M., Epifitnye lishainiki srednei yuzhnataezhnykh lesov Predural'ya v predelakh Permskogo kraia (Epiphyte lichens of middle and south taiga forests of Pre-Ural within Perm Territory), *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2009, Vol. 43, pp. 276–291.
- Sobolev L. N., Rastitel'nost' (Vegetation), In: *Priroda goroda Moskvy i Podmoskov'ya* (Nature of Moscow and Moscow Region), Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1947, pp. 174–228.
- Spisok likhenoflory Rossii* (A checklist of the lichen flora of Russia), Saint-Petersburg: Nauka, 2010, 194 p.
- Stepanchikova I. S., Gagarina L. V., Sbor, opredelenie i khranenie likhenologicheskikh kollektzii (The lichen flora of Russia), In: *Flora lishainikov Rossii: biologiya, ekologiya, raznoobrazie, rasprostranenie i metody izucheniya lishainikov* (Flora of lichens of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods of studying lichens), Moscow — Saint-Petersburg: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, pp. 204–219.
- Tarasova V. N., Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia), *Folia Cryptogamica Estonica*, 2017, Vol. 54, pp. 125–141. <http://dx.doi.org/10.12697/fce.2017.54.16>
- Tatarnikov D. V., L'vov Y. G., Starovozrastnye drevostoi Serebryanoborskogo lesnichestva (Old-aged forest stands of Serebryanoborskoe experimental forestry), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2019, No. 4, pp. 79–86, available at: <http://lhi.vniilm.ru/> <http://dx.doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2019.4.07> (January 08, 2024).
- Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P., *Micarea tomentosa* (Pilocarpaceae, lichenized Ascomycota) — novyi vid dlya Rossii iz Respubliki Mordoviya (*Micarea tomentosa* (Pilocarpaceae, lichenized Ascomycota) new to Russia from the Republic of Mordovia), *Turczaninowia*, 2017, Vol. 20, No. 1, pp. 30–34. <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.20.1.2>
- Urbanavichus G. P., *Phaeophyscia*, In: *Opredelitel' lishainikov Rossii* (Handbook of lichens of Russia), Saint Petersburg: Nauka, 2008, Vol. 10. Agyriaceae, Anamylopsoraceae, Aphanopsidaceae, Arthrorhaphidaceae, Brigiatiaceae, Chrysotrichaceae, Clavariaceae, Gomphillaceae, Gypsoplacaceae, Lecanoraceae, Lecideaceae, Mycoblastaceae, Phlyctidaceae, Physciaceae, Pilocarpaceae, Psoraceae, Ramalinaceae, Stereocaulaceae, Vezdaceae, Tricholomataceae, pp. 222–253.
- Vyyavlenie i obsledovanie biologicheskii tsennykh lesov na Severo-Zapade Evropeiskoi chasti Rossii. Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov* (Survey of biologically valuable forests in North-Western European Russia. Vol. 2. Identification manual of species to be used during survey and stand level), Saint-Petersburg: Pobeda, 2009, Vol. 2, 258 p.
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S., *Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi*, Uppsala: Museum of Evolution, Uppsala University, 2021, 933 p.

УДК 630.1; 630*181

ИЗУЧЕНИЕ НАСЕКОМЫХ-ФИЛЛОФАГОВ В ДУБРАВАХ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСНОГО МАССИВА

© 2024 г. В. В. Рубцов^{а, *}, И. А. Уткина^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: vrubtsov@mail.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Насекомые-филлофаги являются неотъемлемым компонентом лесных биогеоценозов и играют важную роль в их функционировании. Некоторые виды насекомых, питающихся листвой, периодически дают вспышки массового размножения, оказывая большое прямое и косвенное влияние на насаждения. При неоднократных сильных повреждениях листвы это иногда приводит даже к гибели деревьев и насаждений. Выполнен обзор исследований насекомых-филлофагов в дубравах Теллермановского лесного массива на протяжении нескольких десятилетий, главным образом в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН, их приуроченности к типам леса и фенологическим формам дуба черешчатого. Приведены особенности нескольких вспышек размножения трех видов филлофагов – зимней пяденицы, непарного шелкопряда и зеленой дубовой листовертки, зафиксированных на территории лесничества за время его существования.

Ключевые слова: дуб черешчатый, насекомые-филлофаги, дубравы Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН, вспышки массового размножения.

DOI: 10.31857/S0024114824060081, **EDN:** NUXHJF

Теллермановский лесной массив в лесостепной зоне на востоке Воронежской области был выбран академиком В.Н. Сукачевым как эталон широколиственного леса на южном пределе существования высокопродуктивных нагорных лесов России. Поэтому именно здесь в 1944 г. было создано Теллермановское опытное лесничество (далее ТОЛ). Еще в конце XIX в. Лесным департаментом России в этом месте было организовано Опытное лесничество, где прошли последние годы жизни известного русского лесовода Г.А. Корнаковского, создателя особого способа рубок в дубовых лесах, способствующих их восстановлению. История возникновения дубрав Теллермановского леса начиная с XVI в. и динамика изменения участия дуба черешчатого в них в зависимости от интенсивности антропогенных воздействий подробно изложены М.Г. Романовским в коллективной монографии «Экосистемы Теллермановского леса» (2004) и В.Г. Стороженко с соавторами (2022).

На территории ТОЛ площадью 2025 га встречаются основные ландшафтно-рельефные особенности и типы растительного покрова всего Теллермановского массива, площадь которого около 42000 га: снытьево-осоковые, осоково-снытьевые ясеневые дубравы I-II классов

бонитета на темно-серых лесных почвах; предсклоновые леса III-V классов бонитета, которые перед южными склонами замещают степные солонцовые поляны; склоновые полевокленовые и бересклетовые дубравы III-IV классов бонитета на более легких суглинках и супесях; ландышевые и ландышево-ежевичные дубравы II-III классов бонитета – одни из очень немногих сохранившихся в Европе массивов пойменных дубрав семенного происхождения.

В настоящее время перестойные 200-280-летние нагорные дубравы на 250 га площади лесничества имеют статус «Памятник природы Воронежской области», присвоенный им в 1986 г.

В ТОЛ в нагорных дубравах преобладает позднораспускающаяся феноформа дуба, а в пойменных дубравах – ранораспускающаяся. Часто обе феноформы дуба растут совместно – отдельными деревьями, группами деревьев или относительно небольшими участками.

По современным представлениям, массовые размножения филлофагов тесно связаны с факторами, вызывающими потерю устойчивости экосистем. Теоретические аспекты этих процессов в отечественной литературе наиболее подробно рассматривал П.М. Рафес (1964, и др.). Потеря устойчивости насаждений происходит под

влиянием неблагоприятных абиотических и биотических факторов. В последнее время в этих процессах сильно возрастает роль антропогенных факторов. Вспышки массового размножения филлофагов вызывают разнообразные многочисленные изменения в биогеоценозе — как обратимые, так и необратимые, которые описаны во многих работах (Воронцов и др., 1967; Молчанов, 1975; Иерусалимов, 2004; Уткина, Рубцов, 2023; и др.).

В ТОЛ — в настоящее время филиале Института лесоведения РАН — исследования динамики численности насекомых и взаимодействия дуба с насекомыми-филлофагами, питающимися листвой, начались вскоре после его создания. А.С. Моравская (1954) отмечает, что к этому времени работ по энтомофауне Теллермановского лесного массива почти не было, а обобщающие публикации отсутствовали. Первые публикации с результатами таких работ в ТОЛ появились во второй половине 1950-х — начале 1960-х гг. А.С. Моравская изучала видовой состав насекомых, питающихся листвой дуба и вяза (Моравская, 1954, 1957, 1975), а также проводила детальные наблюдения за популяцией зимней пяденицы (Моравская, 1960). В 1960-1970-х гг. наблюдения за филлофагами были продолжены Н.Н. Рубцовой (1974, 1978, 1981; и др.), с середины 1970-х — с участием В.В. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984), с середины 1980-х — с участием И.А. Уткиной (Рубцов и др., 1989; Рубцов, Уткина, 2007, 2008; и др.). Г.Е. Королькова выполнила уникальные опыты в природе для оценки

влияния орнитофауны на плотность популяций листогрызущих насекомых (Королькова, 1963).

А.С. Моравская в 1952-1960 гг. в ТОЛ выявила 227 видов вредителей листвы, из них на дубе — 184 вида (Моравская, 1957, 1975). Преобладали чешуекрылые (90 видов) и жесткокрылые (28 видов). При этом видовой состав насекомых, повреждающих листву ранней и поздней фенологических форм дуба, в основном одинаков. Однако численность отдельных видов вредителей на разных формах дуба различна: на деревьях дуба ранней формы более многочисленны филлофаги ранневесеннего комплекса.

Кроме основных вредителей, в ТОЛ, как и везде на дубе, распространено множество других видов филлофагов, не достигающих опасной для насаждений плотности популяций в связи с особенностями биологии и экологии каждого вида, хорошей регуляции их численности или в силу неконкурентоспособности с массовыми видами. Многочисленны различные листовертки, совки, моли, голубянки, пяденицы-шелкопряды, огневки и др. В определенные годы численность некоторых из них заметно возрастает, но очаги массового размножения не образуются.

В настоящей публикации наиболее детально проанализирована динамика численности, особенности развития и вредоносность трех основных хозяйственно значимых насекомых-филлофагов: непарного шелкопряда, зеленой дубовой листовертки, зимней пяденицы (рис. 1). Особое внимание уделено повреждению насекомыми разных фенологических форм дуба,

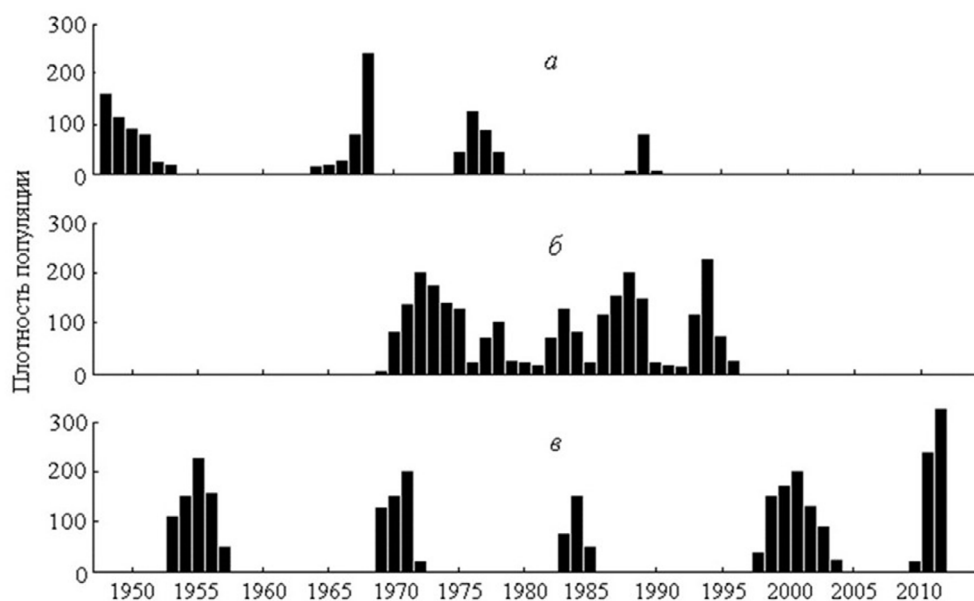


Рис. 1. Динамика численности некоторых насекомых-филлофагов, размножавшихся в массе в Теллермановской дубраве за последние 70 лет: а — непарный шелкопряд, число кладок яиц на 50 дер.; б — зеленая дубовая листовертка, число кладок яиц на 5 пог. м ветвей; в — зимняя пяденица, число бабочек-самок на 1 дер. (По: Рубцов, Уткина, 2019).

преимущественно ранней, так как обычно именно ее листва повреждается чаще и сильнее. В 1970–1980-х гг. наблюдения проводили на фоне происходящего усыхания дубрав, для которого воздействие листогрызущих вредителей — один из ключевых факторов (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов и др., 1989).

Состояние дубрав и прирост древесины дуба в межвспышечные периоды — постоянный объект наблюдений сотрудников ИЛАН и ТОЛ (Дубравы лесостепи..., 1975; Состояние дубрав..., 1989; Каплина, Селочник, 2015; Селочник, 2015; Каплина, 2019; Стороженко и др., 2022; и др.).

Наши наблюдения выполнялись в разных типах дубрав ТОЛ. Выбор конкретных типов леса и участков проведения работ осуществляли в зависимости от наличия в них очагов размножения листогрызущих насекомых, приводящих к существенному повреждению листвы деревьев. В разные годы это были: пойменная ландышево-ежевичная дубрава (квартал 47, состав — 10Дпч + Яс, Лпм; квартал 21, состав — 10 Дпч); солонцеватая дубрава (квартал 29, состав — 10Дпч + Яс); солонцовая дубрава (квартал 18, состав — 10Дпч; квартал 46, состав — 10Дпч + Яс); бересклетовая дубрава (квартал 54, состав — 10Дпч + Яс, Кло); ясеневая снытево-осоковая дубрава (кварталы 5–7, состав — 10Дпч, ед. Яс; кварталы 16 и 17, состав — 5Яс3Кло1Лпм1Дч) и др.

Для ежегодной оценки степени повреждения листвы и состояния насаждений на разных участках лесничества было маркировано около 900 деревьев дуба различных феноформ, классов роста и категорий состояния. Для сравнительного анализа на каждом участке подбирали деревья с разной степенью повреждения листвы, по возможности близкие по таксационным показателям и растущие недалеко друг от друга. Глазомерную оценку степени дефолиации крон деревьев делали в период завершения кормления филлофагов — начала их окукливания. Основа методики — периодическое срезание учетных ветвей длиной 1 м из трех слоев крон деревьев, подобранных в самом начале вегетации. В период кормления гусениц спиленные ветви сразу же на дереве помещали в полотняные мешки и спускали на землю. Для каждой ветви определяли: степень дефолиации, число, свежую и сухую массу насекомых разных видов с учетом фаз их развития; число съеденных, поврежденных и неповрежденных распутившихся почек; число и длину побегов с объединенными листьями и облиственными; на каждом облиственном побеге — число целых и поврежденных листьев; длину ста (или меньшего, имеющегося в наличии числа) целых листьев; свежую и сухую массу целой и поврежденной листвы; площадь листовой поверхности целой и поврежденной листвы (методом высечек или бумажных отпечатков);

число непроросших почек — запасных и спящих; число отросших побегов — из запасных, спящих и молодых почек; те же показатели для отросших побегов и листьев, что и для весенних; длину и средний диаметр ветвей, отходящих от осевой метровой ветви.

Математическую обработку полученных данных производили как стандартными статистическими методами, так и с помощью специально разработанных моделей и программ (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов, Уткина, 2008).

Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.) — хорошо изученный вид, биологии и экологии которого посвящено множество работ в разных странах, в том числе в России (Уткина, Рубцов, 2015). Информация о вспышках массового размножения зимней пяденицы в Теллермановской дубраве до 1950 г. отсутствует, с 1949 г. по настоящее время в ТОЛ зафиксированы пять вспышек ее массового размножения: 1952–1956 гг., 1969–1972 гг., 1982–1987 гг., 1997–2004 гг., 2009–2012 гг. (рис. 1). Их изучали в 1952–1956 гг. А.С. Моравская (1960) и Г.Е. Королькова (1963); в 1969–1972 гг. — Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984); в 1982–1987 гг., 1997–2004 гг., 2009–2012 гг. — В.В. Рубцов и И.А. Уткина (2008, 2011, 2014).

Характерная периодичность вспышек размножения зимней пяденицы в этом регионе — 13–15 лет, при этом высокая плотность популяции, сопровождающаяся обычно сильным и значительным повреждением листвы, наблюдается в течение трех и более лет.

Хотя зимняя пяденица повреждает многие породы деревьев, очаги ее массового размножения в ТОЛ всегда оказывались приуроченными к насаждениям дуба ранней формы и вяза. В Теллермановской дубраве вспышка численности этого филлофага начинает развиваться в пойменных лесах (дубняк злаковый, вязовник злаковый, ландышево-ежевичные дубравы), где повреждаются преимущественно деревья дуба ранней формы и вяза, а также единично встречающиеся дикие яблони и груши. Затем формируются вторичные очаги на склонах р. Хопер (бересклетовые и полевокленовые дубравы) и в нагорных солонцовых и солонцеватых дубравах. Размещение очагов определяется расположением основных кормовых пород зимней пяденицы.

Периоды развития гусениц зимней пяденицы и другого распространенного в дубравах филлофага — зеленой дубовой листовертки — практически совпадают, но у пяденицы он на несколько дней короче. Поэтому она получает некоторое преимущество, существенное при межвидовой конкуренции в условиях перенаселенности. Близки и показатели массы гусениц этих видов перед окукливанием.

Детально биология и экология зимней пяденицы были изучены в Теллермановской дубраве А.С. Моравской в период массового размножения этого вида в 1952–1956 гг. (Моравская, 1960). По ее данным, и наши наблюдения это подтверждают, гусеницы пяденицы не всегда начинают повреждать листву в верхней части крон деревьев, перемещаясь в процессе кормления вниз. Часто у опушечных и отдельно стоящих деревьев нижняя часть крон бывает повреждена сильнее верхней. Это связано с различным световым и тепловым режимом крон у затененных и хорошо освещенных деревьев. Характерная длительность развития гусениц в этом регионе – 20–25 суток. Их массовое окукливание начинается в конце мая в подстилке и верхнем 10-сантиметровом слое почвы, как правило, под кроной дерева, листвой которого они питались.

А.С. Моравская отмечает, что в литературе нет данных о вспышках массового размножения зимней пяденицы в Теллермановском лесном массиве, по информации лесной охраны, начиная с 1931 г. она не была зарегистрирована как угрожающий насаждениям вредитель. По результатам своих наблюдений А.С. Моравская сделала вывод, что наиболее благоприятны для развития и размножения зимней пяденицы, независимо от типа леса, средневозрастные древостои, а совершенно неблагоприятны загущенные молодняки со степенью сомкнутости крон 1.0. При этом значение биотических факторов в жизнедеятельности этого вида заметно меньше, чем у других филлофагов, вследствие его биологии: гусеницы отрождаются ранней весной и развиваются менее месяца, с июня по октябрь зимняя пяденица находится в стадии куколки и пребывает в почве – труднодоступном месте для естественных врагов. Решающую роль в подавлении вспышки численности этого вида сыграли сильные морозы зимой 1956 г., которые привели к почти полной гибели яиц (Моравская, 1960).

В 1969–1972 гг. массовое размножение зимней пяденицы в пойме проходило в комплексе с кольчатым шелкопрядом и зеленой дубовой листоверткой, которая в это время доминировала здесь и была наиболее конкурентоспособна с пяденицей. В нагорных солонцовых и солонцеватых, склоновых бересклетовых и полевокленовых дубравах в эти годы пяденица практически не повреждала листву. В комплексе листогрызущих насекомых численность пяденицы была максимальной в 1971 г., доля ее гусениц составляла в разных участках поймы 22–43% (Рубцов, Рубцова, 1984). В этот год перенаселенность филлофагов в пойменных дубравах была очень высока и привела к массовой гибели гусениц из-за недокорма, вследствие межвидовой и внутривидовой конкуренции, сочетавшейся с поздними весенними заморозками, после которых третья часть листвы

дуба погибла. Кольчатый шелкопряд в этот год погиб полностью, а зимняя пяденица и листовертки сохранились лишь по окраинам первичного очага. Эти факторы послужили основной причиной затухания вспышки массового размножения пяденицы. В 1972–1975 гг. возникли ее вторичные очаги в других типах леса, чему способствовали очень жаркие и засушливые летние периоды 1971–1972 гг. Паразиты и хищники, а также птицы на численность зимней пяденицы сильного влияния не оказывали, как и в предыдущую вспышку (Королькова, 1963).

В 1980-е гг. численность зимней пяденицы достигала значительно больших значений, чем численность зеленой дубовой листовертки, и носила характер массового размножения в пойме, бересклетовых (на склонах к р. Хопер), солонцовых и солонцеватых дубравах. Значительный рост ее численности наблюдался в 1982 г., когда на отдельных участках поймы листва в кронах деревьев дуба и вяза была повреждена на 25–50%. В 1983 г. появились очаги со средней дефолиацией крон 80% в пойме (значительная часть деревьев до 100%) и 40–50% – в солонцеватых, солонцовых и бересклетовых дубравах на склонах юго-восточной экспозиции. В 1984 г. очаг зимней пяденицы в комплексе с листовертками сильно разросся, охватил всю пойму, бересклетовые, солонцеватые и солонцовые дубравы. В эту вспышку существенно (до 70%) были повреждены деревья дуба ранней формы в нагорной снытево-осоковой дубраве, сформированной главным образом деревьями поздней и промежуточных форм дуба. В этом году гусеницы зимней пяденицы и зеленой дубовой листовертки имели пониженный вес, что свидетельствует о нехватке корма. Однако перенаселенность была лишь на деревьях с дефолиацией крон, близкой к 100%. В 1985 г., после морозной зимы, наблюдалось резкое снижение численности популяции (Рубцов и др., 1989). В период этой вспышки численности зимней пяденицы в течение нескольких лет с помощью клеевых колец изучали особенности лёта бабочек (рис. 2). Учеты бабочек вели в 1984 г. на 120 деревьях, в 1985–1987 гг. – на 60 деревьях. Среднее число бабочек на одно дерево сильно различалось в разных типах леса и в отдельных кварталах в течение всего периода лёта (Рубцов и др., 1989), что хорошо согласуется с мозаичностью повреждений листвы на территории поймы и характерно для перманентной вспышки филлофагов. Проводимые несколько лет вскрытия бабочек-самок позволили установить количественную связь между их весом и плодовитостью (числом сформированных яиц). Эта связь линейная, практически неизменна в разных типах леса и в разные годы. Она может быть использована для упрощенных методов

определения плодovitости популяции и прогноза степени дефолиации.

В это же время вспышку массового размножения зимней пяденицы в лесостепи детально изучал В.В. Дубровин (1987, 1990), позднее разработавший таблицу для определения объема выборки с целью получения с заданной точностью оценок средней численности бабочек-самок.

Массовое размножение зимней пяденицы в 1997–2004 гг. было особенно затяжным. Отчасти это связано с тем, что отсутствовало сплошное объедание листвы на значительных площадях, хотя дефолиация некоторых деревьев приближалась к 100% (рис. 3). Существенной межвидовой и внутривидовой конкуренции не наблюдалось. В этот период началось интенсивное размножение дубовой широкоминирующей моли.

Последняя вспышка массового размножения зимней пяденицы происходила в ТОЛ в 2009–2012 гг. Она имела ряд особенностей (Рубцов, Уткина, 2014). Основные из них: 1) интервал между окончанием предыдущей вспышки и началом последней составил всего 5 лет (соответственно 2004 и 2009 гг.), тогда как ранее он всегда был 10–11 лет, а между кульминациями вспышек – 13–15 лет; 2) вспышка была очень краткосрочной (2009–2012 гг.), причем значительное нарастание плотности популяции началось только в 2010 г., а в январе 2012 г. яйцекладки бабочек практически полностью погибли из-за сильных морозов; 3) в течение этой кратковременной вспышки было два периода с экстремальными погодными условиями – исключительно жаркое лето 2010 г., когда проходило развитие куколок, и зима 2012 г. с длительным периодом очень низких температур воздуха; 4) вспышка развивалась на фоне массового размножения другого вредителя листвы дуба – дубовой широкоминирующей моли.

Значительный интерес представляют особенности повреждения листвы разных фенологических форм дуба в Теллермановской дубраве в периоды одновременного размножения дубовой широкоминирующей моли и зимней пяденицы – единственного листогрызущего вида, дважды массово размножавшегося параллельно с молью на территории ТОЛ в последние годы: в 1997–2004 гг. и 2009–2012 гг. (Рубцов, Уткина, 2014; Уткина, Рубцов, 2019; и др.).

При совместном произрастании ранней и поздней фенологических форм дуба черешчатого наблюдается ряд особенностей их дефолиации в течение вегетационного периода в зависимости от видов насекомых-филлофагов, повреждающих листву. Так, при одновременном массовом размножении дубовой широкоминирующей моли и зимней пяденицы, что происходило в рассматриваемый период в ТОЛ, особенности



Рис. 2. Бабочки зимней пяденицы, прилипшие к клеевому кольцу: самцы – с крыльями, самки – с рудиментарными крылышками.



Рис. 3. Дерево дуба с дефолиацией кроны 90% в пойменной ландшафтно-ежевичной дубраве в мае 2002 г.

дефолиации отмечают у обеих фенотипов дуба. Они обусловлены прежде всего тем, что значительно поврежденную пяденицей первичную листву ранней формы дуба моль не заселяет и начинает минирование листьев дуба поздней и промежуточных форм, не поврежденных пяденицей, увеличивая уровень их дефолиации. После окукливания пяденицы, при появлении на раннем дубе нежной регенеративной листвы, моль, как правило, успешно ее осваивает. Деревья дуба при этом испытывают более продолжительное и интенсивное повреждение листвы разных поколений, что сказывается на их текущем состоянии и дальнейшем развитии. При этом прямых конкурентных отношений между зимней пяденицей и молью в сложившейся ситуации нами не наблюдалось из-за особенностей биологии и фенологии их развития. В то же время при высокой плотности популяции пяденицы она оказывает определенное давление на популяцию моли, лишая ее возможности питаться весенней листвой дуба ранней формы.

Зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) — широко распространенный вредитель листвы дубрав. В нашей стране динамику численности ее популяций, различные аспекты биологии и экологии изучали многие специалисты. Вспышки численности листовертки продолжительны, порой принимают перманентный характер. Наиболее благоприятны для ее существования условия лесостепи. В ТОЛ массовые размножения листовертки наблюдались в 1951–1956 гг., 1964–1965 гг., 1969–1978 гг., 1982–1989 гг., 1993–1996 гг. (рис. 1). На основании обобщения анализа собственных полевых материалов и литературных источников была построена математическая модель динамики численности популяции листовертки (Рубцов, Рубцова, 1984), в которой механизм развития вспышки ее численности трактуется согласно синтетической теории Швердтфегера-Викторова.

Гусеницы и яйцекладки зеленой дубовой листовертки весьма устойчивы к воздействию неблагоприятных биотических и абиотических факторов. В определенных фазах градиционного цикла велика гибель куколок (до 90%) от энтомофагов и иногда болезней. Периодически происходит массовая гибель яйцекладок зимой. Обычно это бывает, когда температуры воздуха опускаются ниже среднеегодового значения из абсолютных минимумов. Многолетнее изучение популяции зеленой дубовой листовертки с применением методов математического моделирования динамики ее численности позволило сделать следующие выводы: 1) колебания численности популяции листовертки происходят под действием большого числа разнообразных модифицирующих и регулирующих факторов, последние из которых обычно не образуют

эффективный и гибкий механизм отрицательной обратной связи, что предопределяет длительность вспышек размножения этого вида, часто принимающих перманентный характер; 2) для динамики численности популяции листовертки характерен продромальный или эруптивный тип (Рубцов, Рубцова, 1984; Рубцов, Уткина, 2008).

При изучении листовертки в ТОЛ на основании летних рекогносцировочных обследований и учетов по яйцекладкам определяли очаги ее массового размножения, их площадь в разные годы. Подсчет числа яйцекладок проводили по учетным ветвям, взятым в разных частях крон специально подобранных деревьев — характерных для насаждений, средних по таксационным показателям и по строению крон. При детальном обследовании гусениц и куколок (отдельно здоровые, больные и паразитированные) регулярно учитывали в период их развития по 2–3 ветвям с каждого дерева на 50–100 побегах с ветви. Такая методика позволяла учесть смертность популяции на разных стадиях развития, фенологические сроки развития фаз вредителя, плотность его популяции, территориальное перемещение очагов в лесничестве (Ефремова, 1973; Рубцов, Рубцова, 1984; Марков, 1992).

Основными факторами динамики численности популяции зеленой дубовой листовертки являются следующие модифицирующие и регулирующие факторы.

Модифицирующие факторы — это метеорологические факторы, прямое и косвенное влияние которых на популяцию листовертки наиболее существенно проявляется в виде: а) сильных зимних морозов, когда температура воздуха ниже значений, равных среднему из абсолютных минимумов, что вызывает гибель яиц листовертки и сказывается на выживаемости ее энтомофагов; б) теплой засушливой погоды в период фазы гусеницы, что способствует улучшению кормовых свойств листвы, быстрому развитию гусениц, увеличению их выживаемости и плодовитости бабочек; в) характера (численных значений и особенностей распределения) температур воздуха зимой и в ранневесенний период, который определяет ход эмбрионального развития листовертки и почек дуба и иногда сильно влияет на выживаемость гусениц; г) весенних заморозков, приводящих к гибели почек и листвы и увеличивающих смертность гусениц листовертки (1971, 1981 гг.).

Регулирующие факторы связаны с внутривидовой конкуренцией, обладают высоким порогом активности и оказывают существенное регулирующее воздействие при перенаселенности. Для зеленой дубовой листовертки это снижение плодовитости и бесплодие бабочек-самок, а также миграции, увеличивающие смертность особей и

выравнивающие плотность популяции. Меньшим порогом активности обладают биоценотические регуляторные механизмы. Важная роль здесь принадлежит энтомофагам, видовой состав которых в Теллермановской дубраве очень богат. Определенная регулирующая роль принадлежит птицам и периодически болезням, которые распространяются, как правило, при холодной дождливой погоде в период фазы гусеницы. Иногда на состояние популяции зеленой дубовой листовертки влияют межвидовые конкурентные отношения, как, например, в 1971–1972 гг. и в 1980-е гг. при массовом размножении в пойме зимней пяденицы.

Зеленая дубовая листовертка очень хорошо адаптирована к своему кормовому растению — дубу ранней фенотипической формы. Устойчивости очагов ее массового размножения способствуют большая продолжительность фазы яйца (10,5 месяцев), почти неуязвимой для энтомофагов, хищников, болезней; расположение кладок яиц в местах, хорошо прогреваемых солнцем, что обеспечивает возможность развития эмбриона в зимний и ранневесенний периоды и его синхронность с развитием почек; краткость развития активных фаз; большая разновозрастность в фазах, исключая одновременную гибель особей от неблагоприятных факторов; относительная устойчивость к болезням; сложность эмбрионального развития, предотвращающая преждевременное (осенью и весной) отрождение гусениц; способность гусениц обходиться мелкими огрызками листьев в условиях перенаселенности; высокая конкурентоспособность с другими видами филлофагов, развивающихся медленнее.

Методические вопросы движения численности популяции листовертки и факторы, влияющие на ее развитие, детально изучала В.А. Ефремова (1973), роль энтомофагов и болезней — В.С. Знаменский (Знаменский, 1972; Знаменский, Куприянова, 1980). Динамику численности зеленой дубовой листовертки в порослевых дубравах при разных экологических условиях изучал Н.И. Лямцев (2006).

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.) — самый опасный и распространенный вредитель дубрав и многих других лесонасаждений. Его изучению посвящено огромное количество работ. Он распространен и очень хорошо приспособлен к жизни в самых различных климатических условиях. Непарный шелкопряд — полифаг, повреждает при питании гусениц несколько сот древесных и кустарниковых пород, регулярно дает вспышки массового размножения, цикличность которых на юге лесостепной зоны составляет в среднем 9–11 лет. С 1923 г. в Теллермановской дубраве зафиксированы и описаны разными авторами семь таких размножений, в ТОЛ — четыре (1948–1951 гг., 1967–1968 гг., 1976–1978 гг., 1986–1990 гг.) (рис. 1).

Здесь вспышка всегда начинается в нагорных насаждениях, затем переходит в пойму.

Жизненность непарного шелкопряда определяется в значительной степени его способностью к миграционному расселению на большие расстояния. Известно также, что гусеницы этого вредителя интенсивно питаются, быстро растут и при массовом размножении подавляют полноценное развитие очень быстро развивающихся гусениц листоверток и пядениц. Н.И. Лямцев, много лет изучающий непарного шелкопряда, отмечает, что «в оптимальных экологических условиях, таких как засушливый климат, ослабленные и простые по структуре насаждения, популяция непарного шелкопряда характеризуется более высоким средним уровнем численности, меньшей максимальной плотностью популяции и амплитудой колебаний, значительно более высоким уровнем минимальной плотности популяции, отсутствием длительных межвспышечных периодов» (Лямцев, 2013, стр. 86).

Сильное размножение непарного шелкопряда было в Теллермановской дубраве в 1923–1926 гг. Эту и следующую вспышку в 1934–1936 гг. наблюдали А.И. Ильинский и А.И. Кобозев (1939). О большом размножении непарного шелкопряда в 1940–1943 гг. сообщает А.Т. Вакин (1954). В ТОЛ массовое размножение непарного шелкопряда в 1948–1951 гг. и 1967–1968 гг. исследовали А.А. Молчанов (1971, 1975) и А.С. Моравская (1975). Решающую роль в подавлении численности во время второй вспышки сыграли паразитические мухи и перепончатокрылые энтомофаги, хищные насекомые и птицы. Листву объедали полностью, масса новой листвы после рефолиации была гораздо меньше массы весенней листвы, в старовозрастных дубравах — в три раза. Вспышка размножения была подавлена сильными продолжительными морозами зимой 1968/1969 гг., губительными для яйцекладок, размножением мышевидных грызунов, хищными и паразитическими насекомыми.

При вспышке численности непарного шелкопряда в 1976–1978 гг. средняя заселенность дубрав вредителем была заметно ниже, чем в предыдущие вспышки (Рубцов, Рубцова, 1984). Максимальная дефолиация зафиксирована в 1978 г., когда сильно повреждались пойменные насаждения, нагорные дубравы с примесью дуба ранней формы, бересклетовые и солонцеватые дубравы на склонах юго-восточной экспозиции. В этот год в популяции уже было много больных и зараженных паразитами гусениц и куколок, и в 1979 г. вспышка практически прекратилась.

Ежегодными рекогносцировочными обследованиями в 1986 г. было отмечено небольшое нарастание численности шелкопряда и выявлены резервации кладок яиц (Рубцов, Уткина, 1998, 2008). Это послужило началом изучения последней

зарегистрированной в ТОЛ вспышки численности непарного шелкопряда (1986–1990 гг.). В 1987–1988 гг. происходил активный рост плотности популяции, которая достигла максимума в 1989 г. Очень высокой плотности кладок яиц в эту вспышку не наблюдали. Однако на отдельных деревьях в 1986 г. насчитывали до 20–30 яйцекладок. Организованная в ТОЛ в 1987–1990 гг. комплексная борьба (трехкратная обработка резерваций яйцекладок смесью керосина с отработанным маслом, авиаобработка очагов лепидоцидом) позволила сильно ограничить размножение и расселение шелкопряда, не допустить высокой степени дефолиации крон и предохранить насаждения от гибели. В это же время в территориально граничащем с опытным лесничеством Теллермановском мехлесхозе после 2–3-кратной дефолиации крон непарным шелкопрядом в 1989–1991 гг. возникли значительные по площади очаги интенсивного усыхания дуба; на отдельных участках гибель достигала 60–70% деревьев. В год кризиса популяции (1990) в насаждениях лесхоза на отдельных деревьях дуба на нижних 3-метровых участках стволов насчитывалось до 420 куколок непарного шелкопряда. После 100%-ной дефолиации его гусеницы опустились из крон вниз и окуклились. Следует отметить, что засухи (даже воздушной) в годы максимальной дефолиации листвы не было, и значительная гибель дуба в лесхозе вызвана, безусловно, деятельностью непарного шелкопряда.

В 1998 г. в ТОЛ непарный шелкопряд опять появился. При рекогносцировочном обследовании 1999 г. его гусеницы встречались единично, плотность популяции составляла осенью в среднем 1 яйцекладка на 200 деревьев. Однако развития вспышка не получила, и уже в 2000 г. и позже гусеницы и яйцекладки практически отсутствовали. В Теллермановской дубраве за пределами ТОЛ позднее отмечали краткосрочные локальные вспышки непарного шелкопряда. Динамику численности непарного шелкопряда при низкой плотности популяции специально изучал Ф.Н. Семеновский (1973).

Другие вредители листвы. Небольшие локальные очаги кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria* L.) были отмечены в ТОЛ в 1952–1954 гг. (Моравская, 1975). Позднее, в 1970–1971 гг., наблюдался его очаг площадью 150 га в пойме в комплексе с зеленой дубовой листоверткой и зимней пяденицей (Рубцов, Рубцова, 1984). Паразитами и болезнями гусениц и куколок, а также птицами кольчатый шелкопряд был уничтожен. Одного из самых опасных листогрызущих филофагов лесостепных и степных дубрав – дубовую хохлатку (*Notodonta anceps* Goeze.) наблюдала в ТОЛ в 1951 г. и в 1959–1960 гг. Г.Е. Королькова (1963). В Теллермановском лесном массиве ее

изучали И.П. Тудор и Е.Г. Мозолевская (Тудор, 1964; Мозолевская, Тудор, 1967). Сильное и продолжительное размножение хохлатки (1957–1965 гг.) было в соседнем с ТОЛ Теллермановском мехлесхозе, где ее изучал Е.Н. Иерусалимов (2004, 2006). В опытном лесничестве она повреждала в нескольких кварталах древостои разного возраста, главным образом поздний дуб в нагорной дубраве.

А.С. Моравская (1975) и Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984) перечисляют в своих работах комплексы многоядных листоверток, пядениц-шелкопрядов и совок, тлей и орехотворок. Различные виды листоверток встречаются в ТОЛ в нагорных и пойменных дубравах, повреждая дуб и многие другие породы. Для пядениц-шелкопрядов и совок характерным местообитанием являются пойменные дубравы, в которых они питаются лиственной ранораспускающихся пород, в основном дубом ранней формы и ильмовыми. Развитие гусениц происходит быстро. Для многих тлей свойственны периодические массовые размножения, которые развиваются очень быстро, и популяции достигают огромной численности. Это отмечает А.С. Моравская (1959), выявившая в ТОЛ шесть видов тлей. Различные виды орехотворок на дубе присутствуют постоянно, некоторые виды периодически массово размножаются. Орехотворки ослабляют деревья, замедляют их рост, снижают прирост стволовой древесины. В Теллермановском лесу зарегистрировано 16 видов орехотворок, в ТОЛ ежегодно почти повсеместно встречаются орехотворки яблоковидная (*Cynips quercusfolii* L.) и нумизматическая (*Neuroterus numismalis* Fourc.).

В 1969–1972 гг. в ТОЛ было массовое размножение боярышниковой листовертки (*Archips crataegana* Hb.), которое детально изучала Н.Н. Рубцова (Рубцов, Рубцова, 1984). В насаждениях поздно-распускающегося дуба, где проходило основное развитие вспышки, размножение листовертки не было угрожающим, поскольку через два года численность популяции резко снизилась из-за фактора несовпадения и болезней. Сильно пострадал дуб ранней формы, входящий в состав смешанных по феноформам насаждений дубрав.

С 1996 г. на территории ТОЛ началось очень продолжительное массовое размножение представителя другой функциональной группы насекомых – минера дубовой широкоминирующей моли (*Acrocercops brongniardella* F.). Дубовую широкоминирующую моль как массово размножающийся в дубравах вид, ее биологию и экологию впервые, насколько нам известно, описал Я.Х. Вебер (1932). В ТОЛ моль повреждала до 80% площади поверхности листьев как ранней, так и поздней феноформ дуба во всех типах дубрав, независимо от возраста деревьев (Уткина, Рубцов, 2018, 2019; и др.). Поврежденные листья усыхали и скручивались, иногда опадали. Некоторые

аспекты динамики численности и вредоносности моли в Воронежской области отмечал В.Б. Голуб с соавторами (2005, 2009, 2011).

Влияние изменения климата. Установлено, что в южной лесостепи происходит уменьшение континентальности климата, при этом участились периоды с экстремальными погодными условиями. Изменение климата в последние десятилетия заметно повлияло на общую экологическую обстановку в дубравах лесостепи (Рубцов, Уткина, 2018; и др.) и отразилось на взаимоотношениях филлофагов с их кормовыми растениями. Это привело, в частности, к сокращению, скорее всего, временному, видового состава и численности насекомых-филлофагов. В ТОЛ зафиксированы существенные изменения в характере динамики численности непарного шелкопряда, зеленой дубовой листовертки, зимней пяденицы (Рубцов, Уткина, 2008; Уткина, Рубцов, 2009; и др.). Нарушилась синхронность фенологических событий, важных для всех участников взаимодействий в экосистеме. В результате интенсивность одних процессов увеличивается, других ослабевает. Меняются роли разных функциональных групп насекомых, что может иметь серьезные последствия для дубовых насаждений и для лесохозяйственной деятельности в целом.

Н.Ф. Каплиной показано, что в 1970-х гг. и со второй половины 1990-х гг., после засух и дефолиаций насекомыми, биологическая продуктивность нагорных дубрав ТОЛ существенно снижалась (Каплина, Селочник, 2015; Каплина, 2019; и др.).

Дефолиация и рефолиация в дубравах. Параллельно с наблюдениями за основными филлофагами в ТОЛ ведутся исследования реакций деревьев и насаждений дуба на дефолиацию разной интенсивности и повторности с последующей рефолиацией.

Степень дефолиации крон деревьев определяется динамикой численности популяции филлофагов, интенсивностью питания гусениц, массой и скоростью роста листвы в период кормления гусениц. Эти процессы тесно связаны с погодными условиями периода кормления гусениц и роста листвы. Состояние насаждений и их дальнейшее развитие после дефолиации определяются, прежде всего, общим состоянием деревьев и уровнем рефолиации.

До недавнего времени оставалось совершенно неизученным влияние дефолиации на ростовые процессы корней дуба черешчатого. Особенно это касается физиологически активных поглощающих корней, через которые проходит основной поток энергии пищевой цепи в лесных биогеоценозах. В течение ряда лет в ТОЛ изучали рост и состояние поглощающих микоризных корней дуба

в период вспышки массового размножения насекомых-филлофагов (Мамаев и др., 2001, 2002). Показано, что ростовые процессы корней тесно связаны с состоянием листвы в кроне дерева и активно реагируют на ее полную или существенную потерю. Было установлено, что эта реакция неодинакова при однократных и повторных дефолиациях и у деревьев разного класса роста. При повторяющихся значительных дефолиациях защитные механизмы деревьев ослабевают: листва восстанавливается медленно и не полностью; снижается интенсивность роста и масса поглощающих корней; уменьшается количество запасных веществ; значительно падает прирост древесины (Рубцов, Уткина, 1995а, 1995б, 2008), причем качество ее ухудшается за счет уменьшения доли поздней древесины. Показано, что процесс усыхания потерявших листву весенних побегов является началом перестройки крон деревьев и постепенно приводит к отмиранию ветвей старшего возраста. Если сильные дефолиации повторяются в сочетании с другими неблагоприятными факторами, то процесс отмирания ветвей усиливается, вплоть до полного усыхания крон и гибели деревьев (Рубцов и др., 2009; и др.).

Выполненные исследования показали, что повреждение листвы насекомыми в ТОЛ носит, как правило, очаговый характер из-за большого разнообразия насаждений по типам леса, возрасту, фенотипам дуба, физиологическому состоянию деревьев и особенностям размножения филлофагов. Кроме того, внутри очага обычно происходит ежегодное чередование деревьев, подвергающихся сплошной дефолиации. Это способствует уменьшению отпада деревьев, сохранению древостоя и является адаптационной реакцией на интенсивные повторяющиеся дефолиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Насекомые-филлофаги стали активно изучаться в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН в 1950–1960-х гг. Был определен их видовой состав на дубе и сопутствующих породах. В последующих исследованиях основное внимание уделяли листогрызущим насекомым, периодически дающим вспышки массового размножения и причиняющим значительный ущерб дубравам. Изучены с различной степенью детальности все их массовые размножения. Обращено внимание на приуроченность размножений отдельных видов к типам леса и фенотипическим формам дуба. В выполненных в обозреваемый период работах показано влияние различной степени и кратности дефолиации на состояние деревьев и насаждений,

потерю прироста древесины, адаптационные реакции дуба на дефолиацию в зависимости от комплекса абиотических и биотических факторов. Многолетние наблюдения в лесничестве показали, что взаимодействие дуба и потребляющих его листву филлофагов — один из примеров сложных взаимодействий в лесных экосистемах. Их необходимо продолжать для точной оценки современного состояния дубрав и прогнозирования их будущего в условиях происходящих изменений климата и усиления антропогенной нагрузки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вакин А.Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 50–109.
- Вебер Я.Х. Новый массовый вредитель — дубовая моль (*Coriscium brongniardellum* F.) // Защита растений. 1932. № 2. С. 57–68.
- Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 172–187.
- Голуб В.Б., Черненко Ю.И. Массовое развитие дубовой широколинейной моли (*Acrocercops brongniardella* F.) на севере Воронежской области в 2005 г. // Экология ЦЧО РФ. 2005. № 2 (15). С. 110–111.
- Голуб В.Б., Бережнова О.Н., Корнев И.И. Массовое размножение дубовой широколинейной моли (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Воронежской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2009. Вып. 87. С. 96–102.
- Голуб В.Б., Простаков Н.И., Хицова Л.Н. Динамика поврежденности кроны дуба широколинейной молью (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Усманском бору (Воронежская область) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2011. Вып. 196. С. 29–36.
- Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении / Под ред. А.А. Молчанова. М.: Наука, 1975. 374 с.
- Дубровин В.В. Экология и динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Воронеж: ВЛТИ, 1987. 19 с.
- Дубровин В.В. Особенности распределения зимней пяденицы *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) в насаждениях Воронежской области // Энтомологическое обозрение. 1990. Т. 69. № 2. С. 281–286.
- Ефремова В.А. Учет движения численности популяции зеленой дубовой листовертки: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09. М.: МЛТИ, 1973. 21 с.
- Знаменский В.С. О формировании и развитии комплексных очагов листогрызущих насекомых в дубравах // Биологические науки. 1972. № 11. С. 19–23.
- Знаменский В.С., Куприянова В.А. Роль паразитических насекомых и болезней в динамике численности зеленой дубовой листовертки // Защита леса от вредителей и болезней. М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 83–93.
- Иерусалимов Е.Н. Последствия массового размножения дубовой хохлатки в дубравах Теллермановского лесхоза // Вестник Московского государственного университета леса — Лесной вестник. 2006. № 2 (44). С. 34–37.
- Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 263 с.
- Ильинский А.И., Кобозев А.И. Инвазии непарного шелкопряда в Теллермановском лесхозе и их влияние на прирост дуба // Научные записки ВЛТИ. 1939. Т. 5. С. 11–28.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контр-растных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.
- Каплина Н.Ф. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2 (42). С. 17–25.
- Королькова Г.Е. Значение птиц в истреблении массовых вредных насекомых // Сообщения Института леса АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 65–106.
- Королькова Г.Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых леса. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 126 с.
- Лямцев Н.И. Особенности динамики численности зеленой дубовой листовертки в порослевых дубравах // Защита леса от вредителей и болезней. М.: ВНИИЛМ, 2006. С. 98–111.
- Лямцев Н.И. Динамика численности непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России. Пушкино, 2013. 97 с.
- Марков В.А. Длительная эмбриональная диапауза зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. LXXI. Вып. 2. С. 314–333.
- Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние дефолиации крон дуба на ростовую активность поглощающих корней // Лесоведение. 2001. № 5. С. 43–49.
- Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А. Сезонная динамика ростовой активности поглощающих корней при повторяющихся дефолиациях пойменных дубрав // Лесоведение. 2002. № 5. С. 39–43.
- Мозолевская Е.Г., Тудор И.П. Влияние дубовой хохлатки на состояние и прирост насаждений // Вопросы защиты леса. М.: МЛТИ, 1967. Вып. 15. С. 6–14.

- Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 276 с.
- Молчанов А.А. Роль листогрызущих насекомых в жизни лесных биогеоценозов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 211–217.
- Моравская А.С. Вредители листвы основных древесных пород Теллермановского леса // Сообщения Института леса. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Вып. 3. С. 30–38.
- Моравская А.С. Повреждаемость насекомыми рано- и позднезаселяющихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщения Института леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Вып. 8. С. 44–61.
- Моравская А.С. Тли – вредители дуба // Сообщения Лаборатории лесоведения АН СССР. 1959. Вып. 1. С. 82–94.
- Моравская А.С. Биология и некоторые закономерности изменения численности зимней пяденицы в Теллермановском лесу // Труды Института леса АН СССР. 1960. Т. XLVIII. С. 59–101.
- Моравская А.С. Насекомые-фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 199–210.
- Рафес П.М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука, 1964. С. 3–57.
- Рубцов В.В., Мамаев В.В., Уткина И.А. Ростовые реакции дуба на дефолиацию как фактор обеспечения его жизнедеятельности // Структура и функции лесов Европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 219–242.
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 184 с.
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., Уткина И.А. Динамика численности некоторых листогрызущих насекомых и дефолиации дубрав // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 97–116.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние метеофакторов на прирост дуба черешчатого // Лесоведение. 1995а. № 1. С. 24–34.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Влияние насекомых-филлофагов на прирост древесины дуба черешчатого // Лесоведение. 1995б. № 2. С. 22–30.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Динамика численности непарного шелкопряда и борьба с ним в Теллермановской дубраве // Биологическая и интегрированная защита леса: Тез. докл. Междунар. симпозиума, 7–11 сентября 1998 г. Пушкино, 1998. С. 92–94.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Модель уровня рефолиации крон дуба после повреждения филлофагами // Лесоведение. 2007. № 6. С. 93–100.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Многолетняя динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи // Лесоведение. 2011. № 5. С. 36–45.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Особенности последней вспышки массового размножения зимней пяденицы в южной лесостепи // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 6. С. 86–93.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Особенности лесозоологических условий в дубравах южной лесостепи при современном состоянии климата // Экологические и биологические основы повышения продуктивности и устойчивости природных и искусственно возобновленных лесных экосистем: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию высшего лесного образования в г. Воронеж и ЦЧР России: в 2 т. Воронеж: ВГЛТУ, 2018. Т. 1. С. 222–229.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Реакция лесных насекомых-филлофагов на современное изменение климата // Лесоведение. 2019. № 5. С. 375–384.
- Рубцова Н.Н. Состояние популяции *Tortrix viridana* L. в дубравах Теллермановского опытного лесничества в 1969–1972 гг. и ее биологическая продуктивность // Продуктивность органической и биологической массы леса. М.: Наука, 1974. С. 162–188.
- Рубцова Н.Н. О массовом размножении боярышниковой листовертки в дубравах позднезаселяющегося дуба // Экология. 1978. № 3. С. 101–103.
- Рубцова Н.Н. Зеленая дубовая листовертка в дубравах позднезаселяющегося дуба // Лесоведение. 1981. № 1. С. 81–86.
- Селочник Н.Н. Состояние дубрав среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.-СПб.: Нестор-История, 2015. 215 с.
- Семевский Ф.Н. Исследование динамики численности непарного шелкопряда *Porthetria dispar* L. на низких уровнях плотности // Энтомологическое обозрение. 1973. Т. 52. С. 212–220.
- Состояние дубрав лесостепи / Под ред. А.Я. Орлова, В.В. Осипова. М.: Наука, 1989. 230 с.
- Стороженко В.Г., Чеботарева В.В., Чеботарев П.А. Деградация и воспроизводство дубрав лесостепи (результаты экспериментальных исследований). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 133 с.
- Тудор И.П. Особенности лета дубовой хохлатки в условиях Воронежской области // Вопросы защиты леса. М.: МЛТИ, 1964. Вып. 11. С. 125–131.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Рефолиация дуба черешчатого после повреждений насекомыми // Лесоведение. 1994. № 3. С. 23–31.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Изменение климата и его последствия для взаимоотношений фитофагов с растениями // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2009. № 5. С. 165–175.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Зимняя пяденица (*Operophtera brumata*) как объект отечественных и зарубежных исследований // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 211. С. 119–134.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera: Gracillariidae) в Теллермановской дубраве // X Чтения памяти О.А. Катаева: Мат-лы международной конференции. СПб.: СПбЛТУ, 2018. С. 104–105.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль — давно известный, но до сих пор мало изученный вид // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 42–57.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Современные аспекты исследований роли насекомых-филлофагов в лесных сообществах // Лесоведение. 2023. № 2. С. 201–214.

Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. В.В. Осипова. М.: Наука, 2004. 340 с.

A Study of Phyllophagous Insects in the Oak Forests of the Tellerman Forest Massif

V. V. Rubtsov¹*, I. A. Utkina¹

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

*E-mail: vrubtsov@mail.ru

Phyllophagous insects are an integral component of forest biogeocenoses and play an important role in their functioning. Some phyllophagous species have periodical mass propagation outbreaks, exerting a great direct and indirect influence on forest stands. In cases when severe damage to foliage is caused repeatedly, they sometimes lead to the death of trees and whole stands. A review has been carried out, encompassing the studies of phyllophagous insects in oak groves of the Tellerman forest massif over several decades (mainly in the Tellerman experimental forestry division of the Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences), regarding the confinement of aforementioned insects to forest types and phenological forms of common oak. This study therefore presents the features of several reproduction outbreaks of three species of phyllophagous insects — winter moth, gypsy moth and green oak leaf roller, recorded on the territory of the forestry division during its existence.

Keywords: pedunculate oak, phyllophagous insects, oak forests of the Tellerman experimental forestry division of the IFS RAS, mass propagation outbreaks.

REFERENCES

Dubravyy lesostepi v biogeotsenologicheskom osveshchenii (Oak forests: a biogeocoenotic aspect), Moscow: Nauka, 1975, 374 p.

Dubrov V.V., *Ekologiya i dinamika chislennosti zimnei pyadenitsy v dubravakh lesostepi. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Ecology and population dynamics of winter moth in forest-steppe oak groves. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VLTI, 1987, 19 p.

Dubrov V.V., Osobennosti raspredeleniya zimnei pyadenitsy *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) v nasazhdeniyakh Voronezhskoi oblasti (Features of the distribution of *Operophtera brumata* L. (Lepidoptera, Geometridae) in the plantations of the Voronezh region), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1990, Vol. 69, No. 2, pp. 281–286.

Efremova V.A., *Uchet dvizheniya chislennosti zelenoi dubovoi listovertki. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Estimation of moves in population number of the green oak tortrix. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MLTI, 1973, 21 p.

Ekosistemy Tellermanovskogo lesa (Ecosystems of Tellermanovskii forest), Moscow: Nauka, 2004, 339 p.

Golub V.B., Berezhnova O.N., Kornev I.I., Massovoe razmnzhenie dubovoi shirokominiruyushchei moli (*Acrocercops brongniardella* F., *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) v Voronezhskoi oblasti (Outbreak of widely-mining moth (*Acrocercops brongniardella* F., *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) in Voronezh region), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2009, No. 187, pp. 96–102.

Golub V.B., Chernenko Y.I., Massovoe razvitie dubovoi shirokominiruyushchei moli (*Acrocercops brongniardella* F.) na severe Voronezhskoi oblasti v 2005 g. (The mass development of the brown oak slender (*Acrocercops brongniardella* F.) in the north of the Voronezh region in 2005), *Ekologiya TsChO RF*, 2005, No. 2 (15), pp. 110–111.

Golub V.B., Prostakov N.I., Chitzova L.N., Dinamika povrezhdennosti krony duba shirokominiruyushchei mol'y (Acrocercops brongniardella F., Lepidoptera, Gracillariidae) v Usmanskom boru (Voronezhskaya oblast') (The dynamics of damage of oak crowns by the leaf blotch miner moth (*Acrocercops brongniardella* F.; *Lepidoptera*, *Gracillariidae*) in The Usman' Forest (Voronezh Region)), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2011, No. 196, pp. 29–36.

Ierusalimov E.N., Posledstviya massovogo razmnzheniya dubovoi khokhlatki v dubravakh Tellermanovskogo leskhoza (Aftereffects of mass propagation of notodontid

moth in oak forests of Tellerman forestry), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2006, No. 2 (44), pp. 34–37.

Ierusalimov E.N., *Zoogennaya defoliatsiya i lesnoe soobshchestvo (Zoogenic defoliation and the forest community)*, Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004, 263 p.

Il'inskii A.I., Kobozev A.I., Invazii neparnogo shelkopryada v Tellermanovskom leskhoze i ikh vliyanie na prirost duba (Gypsy moth infestations in Tellermanovsky forestry and their impact on oak growth), *Nauchnye zapiski VLTI*, 1939, Vol. 5, pp. 11–28.

Kaplina N.F., Selochnik N.N., Tekushchee i dolgo-vremennoe sostoyanie duba chereshchatogo v trekh kontrastnykh tipakh lesa yuzhnoi lesostepi (Current and long-term state of the English oak in three contrasting forest types in southern forest steppe), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 191–201.

Kaplina N.F., Vliyanie razvitiya krony na radial'nyi prirost rannei i pozdnei drevesiny stvola duba chereshchatogo (Influence of crown development on radial increment of early and late stem wood of *Quercus robur*), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie.*, 2019, No. 2 (42), pp. 17–25.

Korol'kova G.E., *Vliyanie ptits na chislennost' vrednykh nasekomykh lesa* (The influence of birds on the number of harmful forest insects), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 126 p.

Korol'kova G.E., Znachenie ptits v istreblenii mas sovykh vrednykh nasekomykh (The Importance of Birds in the Extermination of Mass Harmful Insects), *Soobshcheniya Instituta lesa AN SSSR*, 1954, Issue 2, pp. 65–106.

Lyamtsev N.I., *Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada v lesostepnykh dubravakh Evropeiskoi Rossii* (Dynamics of population of gypsy moth in forest-steppe oak forests of the European part of Russia), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2013, 97 p.

Lyamtsev N.I., Osobennosti dinamiki chislennosti zelenoi dubovoi listovertki v poroslevykh dubravakh (Peculiarities of the dynamics of the green oak leafroller population in coppice oak groves), In: *Zashchita lesa ot vreditel'ei i boleznei* (Forest protection from pests and diseases), Moscow: VNIILM, 2006, pp. 98–111.

Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Sezonnaya dinamika rostovoi aktivnosti pogloshchayushchikh kornei pri povtoryayushchikhsya defoliatsiyakh poimennykh dubrav (Seasonal dynamics of growth activity of absorbing roots during repeated defoliation of floodplain oak forests), *Lesovedenie*, 2002, No. 5, pp. 39–43.

Mamaev V.V., Rubtsov V.V., Utkina I.A., Vliyanie defoliatsii kron duba na rostovuyu aktivnost' pogloshchayushchikh kornei (Effect of oak crown defoliation on the growth activity of absorptive roots), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 43–49.

Markov V.A., Dlitel'naya embrional'naya diapauza zelenoi dubovoi listovertki *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) (Long-term embryonic diapause of the green oak leaf roller *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae)), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1992, Vol. LXXI, Issue 2, pp. 314–333.

Molchanov A.A., *Produktivnost' organicheskoi massy v lesakh razlichnykh zon* (Productivity of organics in forests of different domains), Moscow: Nauka, 1971, 275 p.

Molchanov A.A., Rol' listogryzushchikh nasekomykh v zhizni lesnykh biogeotsenozov (The role of leaf-eating insects in the life of forest biogeocenoses), In: *Dubravyy lesostepi v biogeotsenologicheskoy osveshchenii* (Oak forests: a biogeocoenotic aspect), Moscow: Nauka, 1975, pp. 211–217.

Moravskaya A.S., Biologiya i nekotorye zakonomernosti izmeneniya chislennosti zimnei pyadenitsy v Tellermanovskom lesu (Biology and some patterns of change in the population of winter moths in the Tellermanovsky forest), *Trudy Instituta lesa AN SSSR*, 1960, Vol. XLVIII, pp. 59–101.

Moravskaya A.S., Nasekomye-fitofagi dubravnykh lesov (Phytophagous insects of oak forests), In: *Dubravyy lesostepi v biogeotsenologicheskoy osveshchenii* (Oak forests: a biogeocoenotic aspect), Moscow: Nauka, 1975, pp. 199–210.

Moravskaya A.S., Povrezhdaemost' nasekomymi rano- i pozdnoraspuskayushchikhsya form duba i il'movykh porod (Damage by insects of early and late-blooming forms of oak and elm species), In: *Soobshcheniya Instituta lesa AN SSSR* (Reports from Institute of Forest of USSR Science Academy), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957, Issue 8, pp. 44–61.

Moravskaya A.S., Tli – vrediteli duba (Aphids are oak pests), *Soobshcheniya Laboratorii lesovedeniya AN SSSR*, 1959., Issue 1, pp. 82–94.

Moravskaya A.S., Vrediteli listvy osnovnykh drevesnykh porod Tellermanovskogo lesa (Pests of foliage of the main tree species of the Tellerman Forest), In: *Soobshcheniya Instituta lesa* (Reports from Institute of Forest), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1954, Issue 3, pp. 30–38.

Mozolevskaya E.G., Tudor I.P., Vliyanie dubovoi khokhlatki na sostoyanie i prirost nasazhdenii (The influence of the oak corydalis on the condition and growth of plantations), In: *Voprosy zashchity lesa* (Forest protection issues), Moscow: MLTI, 1967, Issue 15, pp. 6–14.

Rafes P.M., Massovye razmnozheniya vrednykh nasekomykh kak osobyie sluchai krugovorota veshchestv i energii v lesnom biogeotsenozе (Mass reproduction of harmful insects as special cases of the circulation of substances and energy in the forest biogeocenosis), In: *Zashchita lesa ot vrednykh nasekomykh* (Protection of forests from harmful insects), Moscow: Nauka, 1964, pp. 3–57.

Rubtsov V.V., Mamaev V.V., Utkina I.A., Rostovyye reaktsii duba na defoliatsiyu kak faktor obespecheniya ego zhiznedeyatel'nosti (Growth reactions of oak to defoliation

- as a factor in ensuring its vital activity), In: *Struktura i funktsii lesov Evropeiskoi Rossii* (Structure and functions of forests of European Russia), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, pp. 219–242.
- Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., *Analiz vzaimodeistviya listogryzushchikh nasekomykh s dubom* (Analysis of the interaction between leaf-eating insects and oaks), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.
- Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., Utkina I.A., Dinamika chislennosti nekotorykh listogryzushchikh nasekomykh i defoliatsiya dubrav (Dynamics of leaf-eating insects population and oak stands defoliation), In: *Sostoyanie dubrav lesostepi* (State of oak forests in forest-steppe), Moscow: Nauka, 1989, pp. 97–116.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaksii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Dinamika chislennosti neparnogo shelkopryada i bor'ba s nim v Tellermanovskoi dubrave (Dynamics of the gypsy moth population and its control in the Tellerman oak grove), *Biologicheskaya i integrirovannaya zashchita lesa* (Biological and integrated forest protection), Pushkino, Proc. of the abstracts of the International Symposium, September 7–11, 1998, Pushkino, pp. 92–94.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Long-term dynamics of *Operophtera brumata* L. in the oak stands of forest-steppe, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 777–783.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Model' urovnya refoliatsii kron duba posle povrezhdeniya fillofagami (A model of refoliation level in oak crowns after damage by phyllophages), *Lesovedenie*, 2007, No. 6, pp. 93–100.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Osobennosti lesoekologicheskikh uslovii v dubravakh yuzhnoi lesostepi pri sovremennom sostoyanii klimata (Features of forest ecological conditions in oak forests of southern forest-steppe in the current climate state), *Ekologicheskie i biologicheskie osnovy povysheniya produktivnosti i ustoichivosti prirodnnykh i iskusstvenno vozobnovlennykh lesnykh ekosistem* (Ecological and biological bases for increasing productivity and sustainability of natural and artificially restored forest ecosystems), Voronezh, Proc. of Intern. Sci. Pract. Conf. dedicated to the 100th anniversary of higher forestry education in Voronezh and the Central Black Earth Region of Russia, Voronezh: VGLTU, 2018, Vol. 1, pp. 222–229.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Osobennosti poslednei vspyshki massovogo razmnzheniya zimnei pyadenitsy v yuzhnoi lesostepi (Features of the latest outbreak of winter moth in the southern forest-steppe), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2014, Vol. 18, No. 6, pp. 86–93.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A. Reaksiya lesnykh nasekomykh-fillofagov na sovremennoe izmenenie klimata (Response of forest phyllophagous insects to contemporary climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Vliyanie meteofaktorov na prirost duba chereshchatogo (The influence of meteorological factors on the growth of pedunculate oak), *Lesovedenie*, 1995a, No. 1, pp. 24–34.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., Vliyanie nasekomykh-fillofagov na prirost drevesiny duba chereshchatogo (The influence of phyllophagous insects on wood growth of common oak), *Lesovedenie*, 1995b, No. 2, pp. 22–30.
- Rubtsova N.N., O massovom razmnzhenii boyaryshnikovoi listovertki v dubravakh pozdnoraspuskayushchegosya duba (On the mass reproduction of hawthorn leaf roller in oak groves of late-blooming oak), *Ekologiya*, 1978, No. 3, pp. 101–103.
- Rubtsova N.N., Sostoyanie populyatsii Tortrix viridana L. v dubravakh Tellermanovskogo opytnogo lesnichestva v 1969–1972 gg. i ee biologicheskaya produktivnost' (The state of the population of *Tortrix viridana* L. in the oak groves of the Tellerman experimental forestry in 1969–1972 and its biological productivity), In: *Produktivnost' organicheskoi i biologicheskoi massy lesa* (Productivity of organic and biological mass of the forest), Moscow: Nauka, 1974, pp. 162–188.
- Rubtsova N.N., Zelenaya dubovaya listoverтка v dubravakh pozdnoraspuskayushchegosya duba (Green oak moth in late-blooming oak groves), *Lesovedenie*, 1981, No. 1, pp. 81–86.
- 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.
- Semevskii F.N., Issledovanie dinamiki chislennosti neparnogo shelkopryada *Porthetria dispar* L. na nizkikh urovnyakh plotnosti (Study of population dynamics of gypsy moth *Porthetria dispar* L. at low density levels), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1973, No. 52, pp. 212–220.
- Sostoyanie dubrav lesostepi* (The state of the oak forests of the forest-steppe), Moscow: Nauka, 1989, 230 p.
- Storozhenko V.G., Chebotareva V.V., Chebotarev P.A., *Degradatsiya i vosproizvodstvo dubrav lesostepi (rezul'taty eksperimental'nykh issledovaniy)* (Degradation and regeneration of oak forests in the zone of forest-steppe (results of experimental studies)), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2022, 133 p.
- Tudor I.P., Osobennosti leta dubovoi khokhlatki v usloviyakh Voronezhskoi oblasti (Peculiarities of the oak crested moth's summer in the conditions of the Voronezh region), In: *Voprosy zashchity lesa* (Forest protection issues), Moscow: MLTI, 1964, Issue 11, pp. 125–131.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' – davno izvestnyi, no do sikh por maloi-zuchenniy vid (Brown oak slender is a long known, but still little studied species), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2019, Vol. 228, pp. 42–57.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera: Gracillariidae) v Tellermanovskoi dubrave (Oak

- broad-mining moth *Acrocercops brongniardella* F. (Lepidoptera: Gracillariidae) in the Tellermanovskaya oak grove), *The Kataev Memorial Readings – X*, Saint Petersburg, Proc. of Intl. Conf., Saint Petersburg: 2018, pp. 104–105.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Izmenenie klimata i ego posledstviya dlya vzaimootnoshenii fitofagov s rasteniyami* (Climate change and its consequences for interactions between herbivores and plants), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2009, No. 5, pp. 165–175.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Refoliatsiya duba chereshchatogo posle povrezhdenii nasekomymi* (Refoliation of English oak after insect damage), *Lesovedenie*, 1994, No. 3, pp. 23–31.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Sovremennye aspekty issledovaniya roli nasekomykh-fillofagov v lesnykh soobshchestvakh* (Modern aspects of studying the phyllophagous insects role in forest communities), *Lesovedenie*, 2023, No. 2, pp. 201–214.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., *Zimnyaya pyadenitsa (Operophtera brumata) kak ob"ekt otechestvennykh i zarubezhnykh issledovaniy* (Winter moth (*Operophtera brumata*) as an object of Russian national and foreign research), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2015, Issue 211, pp. 119–134.
- Vakin A.T., *Fitopatologicheskoe sostoyanie dubrav Tellermanovskogo lesa* (Health of oak forests in Tellermanovskii woodlands), In: *Patologiya lesnykh porod i zashchita lesa* (Pathology of forest species and forest protection), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1954, pp. 50–109.
- Veber Y.K., *Novyi massovyi vreditel' – dubovaya mol' (Soriscium brongniardellum F.)* (New mass pest – oak moth (*Coriscium brongniardellum* F.)), *Zashchita rastenii*, 1932, No. 2, pp. 57–68.
- Vorontsov A.I., Ierusalimov E.N., Mozolevskaya E.G., *Rol' listogryzushchikh nasekomykh v lesnom biogeotsenoze* (The role of leaf-eating insects in forest biogeocenosis), *Zhurnal obshchei biologii*, 1967, Vol. 28, No. 2, pp. 172–187.
- Znamenskii V.S., Kupriyanova V.A., *Rol' paraziticheskikh nasekomykh i boleznei v dinamike chislennosti zelenoi dubovoi listovertki* (The role of parasitic insects and diseases in the population dynamics of the European oak leafroller), In: *Zashchita lesa ot vreditel'ei i boleznei* (Forest protection from pests and diseases), Moscow: VNIILM, 1980, pp. 83–93.
- Znamenskii V.S., *O formirovaniy i razvitiy kompleksnykh ochagov listogryzushchikh nasekomykh v dubravakh* (On the formation and development of complex foci of leaf-eating insects in oak forests), *Biologicheskie nauki*, 1972, No. 11, pp. 19–23.