ISSN 0024-1148

Номер 1 Январь—Февраль 2025

ЖУРНАЛ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

300 лет Российская Академия Наук

НАУКА
1727

ISNN 0025-1148, Лесоведение

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 1, 2025

Оригинальные статьи

Последствия пожара для почв мезофитных лесов Западного Кавказа
В. В. Вилкова, К. Ш. Казеев, М. С. Нижельский, Е. А. Грабенко, О. Ю. Ермолаева, С. И. Колесников 3

Плотность заболонной древесины сосны обыкновенной в лесах Марийского Заволжья
Ю. П. Демаков, Е. С. Шарапов, А. С. Королев, О. В. Шейкина 15

Структура липовых сообществ на северо-восточной границе широколиственно-хвойных лесов Кировской области
Е. В. Лелекова 28

Нарушения процесса осеннего старения хвои лиственницы сибирской в г. Красноярске и его окрестностях
Н. С. Помыткин, Н. А. Гаевский, А. А. Кнорре 41

Анализ трансформации органического вещества подстилки на разных стадиях вторичной сукцессии среднетаежного леса методом ИК Фурье-спектрометрии
А. Ф. Сабреков, Ю. В. Куприянова, А. А. Коваль, Д. В. Ильясов, М. В. Глаголев, Е. Д. Лапшина 50

Обеспечение неистощительной десукции лесонасаждений на интразональных лугово-каштановых почвах Северного Прикаспия
М. К. Сапанов, М. Л. Сиземская 65

Структура среднетаежного ельника черничного через сорок лет после интенсивной выборочной рубки в нерестоохранной зоне Онежского озера
С. М. Синькевич, В. В. Тимофеева 78

Структура древостоев и торфяных залежей евтрофных черноольховых болот Западнодвинского района Тверской области
В. Г. Стороженко, Т. В. Глухова 94

Содержание тяжелых металлов и серы в лесных экосистемах в зоне воздействия комбината “Печенганикель” в связи с прекращением атмосферных выбросов
Т. А. Сухарева, В. В. Ершов, Е. А. Иванова 106

Изменения физиолого-биохимических показателей в почках лиственницы сибирской при смене фенологических фаз в средней тайге Республики Коми
Г. Н. Табаленкова, Р. В. Малышев, М. С. Атоян 124

Litter Production and Decomposition in Dry Forest of East Nusa Tenggara, Indonesia
A. A. Almulqu, D. Suratman, M. Halkis, M. Patabang, E. Renoat, F. X. Dako, A. Hafid 136

Авторский указатель за 2024 г. 145

ISSN 0025-1148, Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie)

Contents

No. 1, 2025

Original Articles

Aftermath of Fires for Mesophytic Forests' Soils in Western Caucasus
V. V. Vilkova, K. Sh. Kazeev, M. S. Nizhelskiy, E. A. Grabenko, O. Yu. Yermolayeva, S. I. Kolesnikov 3

Scots Pine Trees' Sap Wood Density in Trans-Volga Forests of the Mari El Republic
Yu. P. Demakov, E. S. Sharapov, A. S. Korolev, O. V Sheykina 15

Structure of Linden Coenoses on the North-Eastern Border of the Broadleaved-Coniferous Forests Area in the Kirov Region
E. V. Lelekova 28

Disruptions of the Autumnal Aging of Larch Needles in the Krasnoyarsk City and Its Surroundings
N. S. Pomytkin, N. A. Gayevskiy, A. A. Knorre 41

Analysing the Transformation of Forest Litter's Organic Matter on Different Stages of Secondary Succession of a Middle Taiga Forest using the Fourier-transform Infrared Spectrometry
A. F. Sabrekov, Iu. V. Kupriianova, A. A. Koval, D. V. Ilyasov, M. V. Glagolev, E. D. Lapshina 50

Ensuring Sustainable Water Supply of Forest Plantations on Intrazonal Gleyic Kastanozems of the Northern Caspian Sea Region
M. K. Sapanov, M. L. Sizemskaya 65

Structure of a Middle Taiga Vaccinium Spruce Forest after 40 Years since an Intensive Selective Cut in the Fish Spawning Protection Zone of Lake Onega
S. M. Sinkevich, V. V. Timofeeva 78

Forest stands' and Peat Deposits Structure in Eutrophic Bogs of the Zapadnodvinsky district in Tver region
V. G. Storozhenko, T. V. Glukhova 94

The Content of Heavy Metals and Sulfur in Forest Ecosystems in the Pechenganikel Smelter's Zone of Impact Due to the Reduction of Atmospheric Emissions
T. A. Sukhareva, V. V. Ershov, E. A. Ivanova 106

Changes in Physiological and Biochemical Parameters in the Kidneys of Siberian Larch during the Change of Phenological Phases in the Middle Taiga of the Komi Republic
G. N. Tabalenkova, R. V. Malyshev, M. S. Atojan 124

Litter Production and Decomposition in Dry Forests of East Nusa Tenggara, Indonesia
A. A. Almulqu, D. Suratman, M. Halkis, M. Patabang, E. Renoat, F. X. Dako, A. Hafid 136

Alphabetical Index 2024 145

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 3–14

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 631.46:574.4:630*43*

ПОСЛЕДСТВИЯ ПОЖАРА ДЛЯ ПОЧВ МЕЗОФИТНЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА[1]

© 2025 г. В. В. Вилкова[a, *], К. Ш. Казеев[a], М. С. Нижельский[a], Е. А. Грабенко[b, c], О. Ю. Ермолаева[a], С. И. Колесников[a]

[a] *Южный федеральный университет, просп. Стачки, д. 194/1, Ростов-на-Дону, 344090 Россия*
[b] *Институт географии РАН, Старомонетный пер., д. 29, Москва, 119017 Россия*
[c] *Адыгейский государственный университет, ул. Первомайская, д. 208, Майкоп, 385000 Россия*

**E-mail: lera.vilkova.00@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.02.2024 г.
После доработки 23.04.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Ежегодно по всему миру в результате пожаров сгорают обширные территории лесов. В литературе имеются противоречивые данные о последствиях влияния пожаров на отдельные компоненты экосистем, в частности на почвы. Это обуславливает необходимость проведения исследований последствий пожаров в разных климатических и почвенных условиях. Цель работы – изучить последствия влияния низового пожара на свойства бурозема Хамышинского участкового лесничества Республики Адыгеи спустя 4 года после воздействия. Изучены химические (сумма поглощенных оснований, гидролитическая кислотность, pH, содержание органического углерода и активного углерода) и биологические (активность каталазы, дегидрогеназ, инвертазы, уреазы, фосфатазы) свойства постпирогенных почв одного участка гари и двух участков горельников. Низовой пожар не вызвал значительных изменений в составе древостоя для участков гари № 2 (1159 м над ур. м.) и № 3 (1359 м над ур. м.), в то время как на участке гари № 1 (651 м над ур. м.) отмечены полностью обугленное дерево, обильное разрастание **рододендрона понтийского** и слабо развитая травянистая растительность. Установлено снижение активности каталазы трех участков на 51% относительно контроля. Активность дегидрогеназ и уреазы постпирогенных почв превышает контрольные значения в среднем на 62%. Активность инвертазы и фосфатазы отличается в зависимости от участка исследования. В целом отмечена тенденция к повышению активности данных ферментов. При этом обнаружено высокое пространственное варьирование активности дегидрогеназ и инвертазы почв для участка гари № 1. Установлено повышение гидролитической кислотности в среднем на 43% относительно контрольных значений. Сумма поглощенных оснований, содержание органического и активного углерода спустя 4 года после пожара в меньшей степени отличаются от контрольных значений. Показатель кислотности (pH) участка, лишенного травянистой растительности, достигает 5.8 ед., при контрольных значениях – 4 ед. При этом более высоким значениям реакции почвенной среды соответствуют более высокие значения суммы поглощенных оснований. Факторный анализ показал, что изменения ферментативной активности постпирогенного бурозема связаны с особенностями химических свойств почв. Активность гидролаз (уреаза, фосфатаза) тесно связана с содержанием органического углерода, а активность остальных ферментов – с суммой поглощенных оснований, гидролитической кислотностью и значениями pH. Содержание активного углерода изменяется несущественно и не оказывает влияния на ферментативную активность.

Ключевые слова: пирогенный фактор, ферментативная активность, химические свойства, бурозем, биоиндикация.

DOI: 10.31857/S0024114825010019 **EDN:** EDZGDK

[1]Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания в сфере научной деятельности (№ FENW-2023-0008).

Интенсивность распространения лесных пожаров существенно увеличилась за последние десятилетия. В 2023 г., по данным ФБУ «Авиалесоохрана», только на территории России площадь,

пройденная огнем, составила 11.8 млн га. Леса являются самым большим стоком углерода среди экосистем суши (Sitch et al., 2008). Во время лесных пожаров в атмосферу в большом количестве попадает диоксид углерода, который вносит основной вклад в повышение концентрации парниковых газов, что в свою очередь приводит к изменению климата (Sommers et al., 2014; Oertel et al., 2016; Кухар и др., 2019; Mansoor et al., 2022). Дальнейшее увеличение объемов выбросов парниковых газов может заставить рассматривать леса не как поглотитель углерода, а как его источник (Швиденко, Щепащенко, 2014; Ponomarev et al., 2023; Fan et al., 2023). На территории Западного Кавказа наиболее уязвимы к пожарам ксерофитные леса Черноморского побережья (Kazeev et al., 2019; Vilkova et al., 2022; Вилкова и др., 2023), в то время как в мезофитных лесах пожарные риски ниже (Baltzer et al., 2021; Богданович и др., 2021).

Почва – один из наиболее ценных природных ресурсов, участвующих в круговороте питательных веществ. Деградация биологических, химических и физических свойств лесных почв, причиной которой становятся пожары, снижает их способность полноценно выполнять экологические функции. Так, при исследовании свойств постпирогенных почв отмечают изменения запаса углерода (Akburak et al., 2018), значений реакции почвенной среды (Francos et al., 2019; Hinojosa et al., 2021), суммы обменных оснований (Гынинова и др., 2018), гидролитической кислотности (Краснощеков, 2018; Горбунова, Девятова, 2019) и ферментативной активности (Kazeev et al., 2019; Vilkova et al., 2022; Вилкова и др., 2023). При этом характер изменений во многом зависит от вида пожара, его длительности и интенсивности, а также от особенностей рельефа местности, типа растительности и изначальных свойств почв (Сапожников и др., 2001; Шарагин, 2011; Alcañiz et al., 2018; Lucas-Borja et al., 2020; Vilkova et al., 2024). Стоит отметить, что пожар является комплексным фактором, поэтому на качество почвы существенное воздействие оказывает не только термический фактор, но и дым (Нижельский и др., 2022).

Несмотря на большое количество исследований по данной тематике, существуют противоречивые результаты по оценке послепожарных изменений, к тому же все еще актуальными являются вопросы оценки влияния пожаров на почвы разных лесных зон. Цель настоящей работы – оценить последствия влияния низового пожара на свойства буроземов Западного Кавказа спустя 4 года после пирогенного воздействия.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования находятся на территории Хамышинского участкового лесничества (Республика Адыгея). Данная территория относится к Западной горной провинции Большого Кавказа. Среднегодовое количество осадков составляет 1200 мм, среднегодовая температура +10.3°С. Лесной пояс северного макросклона представлен мезофитными широколиственными (буковые, дубово-грабовые) и темнохвойными (преимущественно буково-пихтовые) лесами (Акатов, 2014, 2018; Акатов и др., 1990; Литвинская, 2020). Почвенный покров сформирован бурыми лесными почвами, Cambisols (WRB, 2014), подстилка маломощная. На данной территории наиболее изученными являются почвы сукцессий после рубок леса (Лукина и др., 2018; Шевченко и др., 2019; Казеев и др., 2021; Шхапацев и др., 2022), в то время как послепожарные сукцессии остаются малоизученными.

В июне 2022 г. в результате полевых исследований на территории Хамышинского участкового лесничества были заложены 3 мониторинговые площадки, пострадавшие от пожара в 2018 г. Низовой пожар не вызвал значительных изменений в составе древостоя на участках горельников № 2, 3; на этих участках уничтожена лесная подстилка, обуглены нижние части стволов деревьев до 15 см. При этом участок гари № 1 пострадал в большей степени, здесь отмечены полностью обугленные деревья. На платообразном участке № 1 в окружении плотных зарослей из подроста ольхи клейкой (*Alnus glutinosa* L.) (до 4–5 м) с участием клена красивого (*Acer laetum* C.A. Mey) и рододендрона понтийского (*Rhododendron ponticum* L.) растительность представлена пихтово-буковым лесом с подлеском из реликтового кустарника. Основу первого древесного яруса А (до 50 м) составляет пихта кавказская (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach), ей содоминирует бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky). Формула древостоя – 6Пх4Бк. Второй древесный ярус В выражен плохо, в его составе изредка отмечены те же древесные породы: пихта кавказская и бук восточный. Кустарниковый ярус С выражен умеренно (до 30–40%). Его основу составляет рододендрон понтийский, единично отмечены рододендрон желтый (*Rhododendron luteum* Sweet), черника кавказская (*Vaccinium arctostaphylos* L.). В составе кустарникового яруса также обычен подрост древесных пород: пихты кавказской, ольхи клейкой, клена красивого, клена остролистного (*Acer platanoides* L.), бука восточного, липы (*Tilia begonifolia* Stev.), единично отмечен подрост сосны крючковатой (*Pinus sylvestris* L. subsp. hamata). Травянистый покров развит слабо (до 30%), в основном на более открытых участках площадки. Его основу составляет овсяница горная (*Festuca drymeja* Mert. & W.D.J. Koch), рассеянно отмечены овсяница гигантская (*Festuca gigintea* (L.) Vill.), козлятник восточный (*Galega orientalis* Lam.), чина золотистая (*Lathyrus aureus* (Steven) Barandza).

В качестве контроля был выбран участок леса, не затронутый влиянием пирогенного фактора. Тип леса, как и тип почвы всех трех участков и контроля, схож: лес – пихтово-буково-грабовый, почва – бурозем (Cambisols). Некоторые различия в растительности отмечены только на участке гари № 1, так как данный участок пострадал от пирогенного воздействия в большей степени, травянистый покров все еще слабо развит. Местоположение и описание исследуемых участков представлены на рис. 1, в табл. 1.

Площадки для отбора образцов закладывали рандомно в трехкратной повторности для каждого исследуемого мониторингового участка. Образцы

Рис. 1. Местоположение исследуемых участков на территории Хамышинского лесничества (Республика Адыгея): *1* – контроль; *2* – гарь № 1; *3* – горельник № 2; *4* – горельник № 3.

Таблица 1. Описание исследуемых участков на территории Хамышинского участкового лесничества, Республика Адыгея

Участок	Географические координаты	Высота над уровнем моря, м	Крутизна склона, экспозиция	Растительность
Контроль	N 44°04.165', E 040°10.954'	932	3° Ю	Мертвопокровный лес, *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Tilia begoniifolia* Stev.
Гарь № 1	N 44°03.466', E 040°10.600'	651	24° ЮЗ	Редина, разрастание *Rhododendron ponticum* L., встречается *Vaccinium arctostaphylos* L., редкий подрост *Alnus glutinosa* L., травянистый покров развит слабо
Горельник № 2	N 44°06.272', E 040°10.470'	1159	3° Ю	*Betula pubescens* Ehrh., *Fagus orientalis* Lipsky. Травянисто-кустарниковая растительность представлена *Rubus* sp., *Sambucus* sp., подрост *Alnus glutinosa* L., злаковое разнотравье
Горельник № 3	N 44°05.692', E 040°12.044'	1359	10° З	Редина, разрастание *Rubus* sp., подрост *Carpinus betulus* L., *Alnus glutinosa* L., высотой до 0.5 м, *Abies nordmanniana* (Steven) Spach, *Fagus orientalis* Lipsky

почв отбирали по почвенному профилю, но основное внимание уделили слою 0–3 см в трехкратной повторности для каждой исследуемой мониторинговой площадки. По литературным данным, пирогенному воздействию подвержен только поверхностный слой почвы (Kazeev et al., 2020; Медведева и др., 2020). Почву высушивали в тени на воздухе, отбирали органические остатки и включения, перетирали и просеивали через сито с диаметром отверстий 1 мм. Исследования ферментативной активности почв проводили в первые 2 недели после отбора проб, почву хранили в воздушно-сухом состоянии при комнатной температуре.

Аналитические исследования были выполнены с использованием распространенных в почвоведении и биологии методов (Казеев и др., 2016). Активность каталазы почв определяли по объему выделившегося кислорода при разложении 3% перекиси водорода. Активность уреазы определяли по количеству аммонийного азота, образующегося при гидролизе 3% мочевины колориметрическим методом с реактивом Несслера, активность инвертазы – модифицированным колориметрическим методом с реактивом Фелинга. Активность фосфатазы определена колориметрическим методом на учете фосфора, образующегося при гидролизе п-нитрофенилфосфата натрия. Активность почвенных ферментов измеряли в водных растворах без использования буферов, как рекомендовано для целей биодиагностики (Галстян и др., 1978; Казеев и др., 2016), навеска почвы для каждого исследуемого фермента составила 1 г. Содержание органического углерода (навеска почвы 0.1 г) определяли по окисляемости хромовой смесью со спектрофотометрическим окончанием методом И.В. Тюрина в модификации Б.А. Никитина (1972). Активный углерод (подвижный гумус) определяли модифицированным методом Блейра с обработкой почвы (навеска 2.5 г) 0.1 н раствором перманганата калия, что дает представление о содержании наиболее легкоокисляемых веществ, доступных для микроорганизмов (Blair et al., 1995; Moebius-Clune et al., 2016). Определение реакции почвенной среды (pH) проводили потенциометрическим методом (навеска почвы 10 г) при соотношении почва : раствор KCl 1 н – 1 : 2.5. Гидролитическая кислотность определена методом Каппена (в модификации ЦИНАО), который основан на измерении pH почвенной суспензии на основе 1 М раствора уксуснокислого натрия при отношении почвы к раствору 1 : 2.5 (Практикум по агрохимии, 2001). Метод определения суммы обменных оснований по Каппену–Гильковицу построен на вытеснении обменных оснований ионом водорода 0.1 н раствора соляной кислоты (Практикум по агрохимии, 2001).

Геоботанические описания проводили по общепринятым методикам в соответствии со стандартными подходами (Миркин, Наумова, 2012). Видовую принадлежность растений определяли по региональным определителям (Косенко, 1970; Зернов, 2006). Названия видов приведены по работе "Сосудистые растения России и сопредельных государств" (Черепанов, 1995).

Проведен факторный анализ для выявления структуры корреляции внутри набора наблюдаемых переменных. Статистическая обработка данных выполнена посредством пакета Statistica 13.3 и MS Excel. При обсуждении результатов учитывали статистически достоверные различия с уровнем значимости 5% ($p < 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенных исследований ферментативной активности постпирогенного бурозема Хамышинского участкового лесничества спустя 4 года после пожара для средних значений по каждому участку установлено достоверное снижение активности каталазы для почв гари № 1 на 25% относительно контрольных значений, для почв горельников № 2, 3 в среднем на 65% (рис. 2, а).

Совокупность данных по всем трем участкам и контролю достаточно однородная, коэффициент вариации составляет от 9 до 20%. В других работах также отмечают пролонгированное ингибирование активности ферментов из класса оксидаз после пожаров и антропогенных нарушений (Казеев и др., 2021; Вилкова и др., 2023). Для дегидрогеназ отмечено повышение активности фермента относительно контрольных значений для почв гари № 1 на 257%, для горельника № 3 – на 21% (рис. 2, б). При этом установленные различия для горельника № 2 недостоверны. Коэффициент вариации признака для гари № 1 составляет 50%, что говорит о большой вариабельности полученных значений, для других участков коэффициент вариации не превышает 33%. Так как дегидрогеназы активны только в живых клетках, повышение значений данного фермента свидетельствует о микробиологическом характере разложения органического вещества (Казеев и др., 2016). Активность инвертазы снижена для почв гари № 1 на 31%, для двух других участков установлено повышение активности в среднем на 143% относительно контрольных значений (рис. 2, в). Коэффициент вариации признака для гари № 1 составляет 107%, что говорит о высокой вариабельности значений показателя, для других участков коэффициент вариации не превышает 25%. Активность уреазы для почв горельника № 2 выше относительно контрольных значений на 80%, для двух других участков выявленные различия недостоверны (рис. 2, г). Активность фосфатазы существенно снижена для почв участка гари № 1 на 50%, для участка горельника № 2 активность фермента повышена на 84%, а для горельника № 3 –

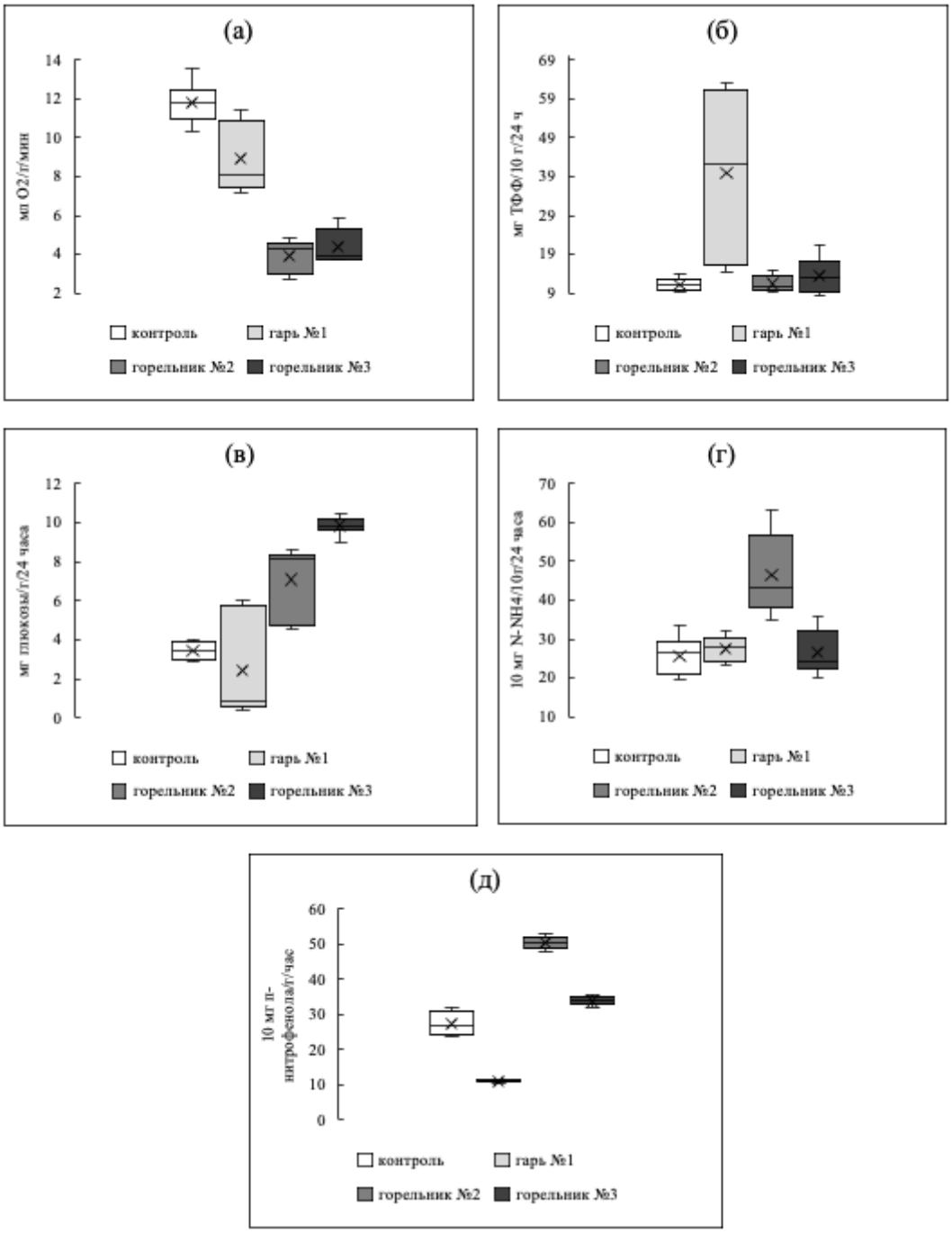


Рис. 2. Ферментативная активность постпирогенного бурозема Хамышинского лесничества спустя 4 года после пожара: а – активность каталазы; б – активность дегидрогеназ; в – активность инвертазы; г – активность уреазы; д – активность фосфатазы.

на 24% (рис. 2, д). Совокупность значений активности уреазы и фосфатазы абсолютно однородная, коэффициент вариации не превышает 22%. Такие отличия в характере изменений ферментативной активности почв между участками связаны как с неоднородностью самого процесса горения, так и с различными особенностями восстановления спустя 4 года после воздействия. Биологические свойства почв находятся в непосредственной зависимости от глубины прогорания органических горизонтов, а также от степени обгорания корневой системы деревьев, что характерно для лесных фитоценозов (Усеня и др., 2018).

Несмотря на то, что установленные различия по средним значениям достоверны, пространственное варьирование показателей в пределах одного участка существенно, что можно объяснить особенностями почв, гидротермических условий и микрорельефа местности. Выявленные различия ферментативной активности обусловлены процессами восстановления свойств почв после воздействия пирогенного фактора. Действительно, последствия пожара нивелируются в первый год после воздействия фактора, затем больший вклад вносит развитие дернового процесса, что в свою очередь снижает риски развития эрозии (Комиссаров, Габбасова, 2017).

При исследовании химических свойств постпирогенных почв установлено достоверное повышение средних значений суммы поглощенных оснований для почв гари № 1 относительно средних значений контроля. Выявленные отличия для остальных участков недостоверны. Средние значения гидролитической кислотности достоверно выше на 96% на участке гари № 1, на 32% для горельников № 2, 3 отличия недостоверны. Реакция почвенной среды солевой суспензии для гари № 1 повысилась до 5.8 единиц, а для горельников № 2, 3 – до 4.1 и 4.2 единиц соответственно. Повышение значений pH связывают с озолением подстилки и насыщением поглощающего комплекса пирогенных почв основаниями (Xue et al., 2014; Журкова, Щербов, 2016; Маслов и др., 2018). Более высоким значениям pH соответствуют высокие значения суммы поглощенных оснований, что согласуется с литературными данными (Соколова и др., 2012). Несмотря на то, что изменения химических показателей сохраняются недолго (Максимова и др., 2014), отмечено пролонгированное подщелачивание почв гари № 1, что нехарактерно для почв двух других постпирогенных участков. Вероятно, воздействие на гари № 1 было более интенсивным, к тому же этот участок все еще не покрыт травянистой растительностью. Установлено снижение содержания органического углерода ($C_{орг}$) на 18% по средним значениям для почв участка гари № 1, для горельников № 2, 3 выявленные отличия от контрольных значений недостоверны. Резкое снижение содержания гумуса и его энергозапасов отмечали в буроземах Приамурья после пожара в лиственничном лесу (Пуртова и др., 2012). Содержание активного углерода ($C_{акт}$) достоверно снижено для почв гарей № 1, 3 на 6 и 7% соответственно по сравнению с контрольными значениями, отличия показателя для почв горельника № 2 недостоверны. После пожаров происходит усиление минерализации органического углерода, что приводит к снижению его содержания. Это связано с уничтожением органогенных горизонтов, минерализацией корневых остатков, к тому же поступившее в почву органическое вещество обуглено, разлагается медленно и недоступно для микроорганизмов (Дымов и др., 2014; Ставрова и др., 2019; Singh et al., 2021). Абсолютные значения химических свойств почв представлены в табл. 2.

Для выявления характера и тесноты связи показателей друг с другом проведен корреляционный анализ. Между активностью каталазы, инвертазы и фосфатазы отмечена средняя отрицательная корреляционная связь ($r = -0.70$). Слабая отрицательная корреляционная связь установлена между активностью дегидрогеназ и фосфатазы ($r = -0.50$). Инвертаза средне и положительно коррелирует с активностью фосфатазы ($r = 0.70$). Слабая положительная корреляционная связь отмечена между активностью уреазы и фосфатазы ($r = 0.47$). Сумма поглощенных оснований постпирогенного бурозема средне и положительно коррелирует с гидролитической кислотностью, pH, активностью дегидрогеназ ($r = 0.38–0.69$), высокая положительная корреляционная связь отмечена с активностью каталазы ($r = 0.75$). Средняя и сильная корреляционные связи установлены между гидролитической кислотностью, суммой поглощенных оснований с активностью инвертазы ($r = -0.56...-0.78$). Средняя отрицательная корреляция установлена между суммой поглощенных оснований и активностью фосфатазы ($r = -0.60$). Средняя положительная корреляционная связь отмечена между

Таблица 2. Свойства постпирогенного бурозема Хамышинского участкового лесничества спустя 4 года после пожара

Участок	Сумма поглощенных оснований, мг-экв/100 г	Гидролитическая кислотность, ммоль/100 г	pH, ед.	$C_{орг}$, %	$C_{акт}$, 100 мгС/кг
Контроль	9.3 ± 0.23	6.5 ± 0.02	4 ± 0.04	3.8 ± 0.10	7.3 ± 0.41
Гарь № 1	19.1 ± 2.45	7.1 ± 0.12	5.8 ± 0.37	3.3 ± 0.15	6.8 ± 0.42
Гарь № 2	9.3 ± 0.37	6.4 ± 0.03	4.1 ± 0.09	4.7 ± 0.27	7.3 ± 0.83
Гарь № 3	6.3 ± 1.31	6.5 ± 0.01	4.2 ± 0.13	3.4 ± 0.23	6.8 ± 0.47

активностью дегидрогеназ и pH (0.38), при этом корреляция pH с активностью инвертазы средняя отрицательная ($r = -0.35$). Содержание органического углерода средне и положительно коррелирует с активностью уреазы и фосфатазы ($r = 0.47–0.54$).

На рис. 3 представлен график факторных координат, основанный на корреляции, для всех изученных показателей свойств постпирогенного бурозема.

Такие показатели, как активность каталазы, инвертазы, дегидрогеназ, а также содержание органического углерода и активного углерода, находятся достаточно близко к линии единичной окружности, следовательно, эти показатели хорошо воспроизводимы в системе найденных координат (рис. 3). При этом факторы 1 и 2 объясняют 67% общей дисперсии. С повышением pH почв повышаются гидролитическая кислотность и сумма поглощенных оснований. Эта же связь с активностью инвертазы, уреазы и фосфатазы противоположна. Установлена тесная взаимосвязь между активностью инвертазы, уреазы и фосфатазы с содержанием органического углерода и активным углеродом. Связь $C_{орг}$ с активностью дегидрогеназ противоположна. При этом $C_{акт}$ не имеет достоверной корреляционной связи ни с одним изученным показателем, поэтому в данной системе координат находится вдали от линии окружности. В изменении ферментативной активности гидролаз большую роль играет содержание органического углерода, а в изменении активности оксидаз – значения pH, гидролитической кислотности и суммы поглощенных оснований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мезофитные леса Западного Кавказа редко подвергаются воздействию пирогенного фактора. Однако даже низкоинтенсивные пожары на данной территории наносят катастрофический ущерб всей экосистеме и почве в частности. Так, спустя 4 года после низкоинтенсивного пожара на территории Хамышинского участкового лесничества Республики Адыгеи отмечено изменение активности ферментов бурозема из класса оксидаз (дегидрогеназы, каталаза) и гидролаз (инвертаза, уреаза, фосфатаза). Установлено пролонгированное снижение активности каталазы, для остальных ферментов отмечена тенденция к повышению активности относительно контроля, но это не говорит о полном восстановлении свойств почв, а свидетельствует только о благоприятных гидротермических условиях для развития микроорганизмов почв восстановительной сукцессии. Тенденцию ферментов к повышению активности можно представить в ряду: дегидрогеназы > инвертаза > уреаза > фосфатаза > каталаза. Во многом изменения биологических свойств почв обусловлены особенностями химических свойств, что подтверждает факторный анализ.

Рис. 3. Проекция переменных на факторную плоскость свойств постпирогенного бурозема Хамышинского лесничества спустя 4 года после пожара: *1* – сумма поглощенных оснований; *2* – гидролитическая кислотность; *3* – pH; *4* – Сорг; *5* – Сакт; *6* – каталаза; *7* – дегидрогеназы; *8* – инвертаза; *9* – уреаза; *10* – фосфатаза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В. Состав, видовое богатство и размер видового пула моно- и олигодоминантных древостоев Западного Кавказа // Растительность России. 2018. № 32. С. 3–18. https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.32.3

Акатов В.В. Структура доминирования в древостоях лесов Западного Кавказа: факторы и механизмы // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 3. С. 257–269.

Акатов В.В., Голгофская К.Ю., Горчарук Л.Г. и др. Кавказский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. М.: Мысль, 1990. С. 69–100.

Богданович А.Ю., Липка О.Н., Крыленко М.В., Андреева А.П., Добролюбова К.О. Климатические угрозы на Северо-Западе Черноморского побережья Кавказа: современные тренды // Фундаментальная и прикладная климатология. 2021. Т. 7. №. 4. С. 46–72. https://doi.org/10.21513/2410-8758-2021-4-44-70

Вилкова В.В., Казеев К.Ш., Привизенцева Д.А., Нижельский М.С., Колесников С.И. Изменение активности ферментов постпирогенных почв заповедника “Утриш” (Россия) на ранних стадиях сукцессии // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8. № 3. С. 10–23. https://doi.org/10.24189/ncr.2023.019

Галстян А.Ш. Унификация методов исследования активности ферментов почв // Почвоведение. 1978. № 2. С. 107–114.

Горбунова Ю.С., Девятова Т.А. Динамика показателей поглотительной способности почв после пирогенного воздействия // Сорбционные и хроматографические процессы. 2019. Т. 19. № 6. С. 718–725. https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2019.19/2235

Гынинова А.Б., Дыржинов Ж.Д., Гончиков Б.М.Н., Хамнуева Т.Р. Особенности трансформации почв под влиянием пожаров в сосновых лесах Прибайкалья // Вестник Бурятского гос. ун-та. Биология. География. 2018. № 1. С. 44–53. https://doi.org/10.18101/2587-7143-2018-1-44-53

Дымов А.А., Дубровский Ю.А., Габов Д.Н. Пирогенные изменения подзолов иллювиально-железистых (средняя тайга, Республика Коми) // Почвоведение. 2014. № 2. С. 144–154. https://doi.org/10.7868/S0032180X14020051

Журкова И.С., Щербов Б.Л. Миграция химических элементов при лесном низовом пожаре (Алтайский край) // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Науки о Земле. 2016. Т. 16. С. 30–41.

Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Издательство научных изданий КМК, 2006. 664 с.

Казеев К.Ш., Солдатов В.П., Шхапацев А.К. и др. Изменение свойств дерново-карбонатных почв после сплошной рубки в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2021. Т. 4. № 4. С. 426–436. https://doi.org/10.31857/S0024114821040069

Казеев К.Ш., Колесников С.И., Акименко Ю.В., Даденко Е.В. Методы биодиагностики наземных экосистем. Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2016. 356 с.

Комиссаров М.А., Габбасова И.М. Эрозия агрочерноземов при орошении дождеванием и моделировании осадков в Южной лесостепи Башкирского Предуралья // Почвоведение. 2017. № 2. С. 264–272. https://doi.org/10.7868/S0032180X17020071

Косенко И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 614 с.

Краснощеков Ю.Н. Почвы горных лесов Прибайкалья и их трансформация под влиянием пожаров // Почвоведение. 2018. № 4. С. 387–401. https://doi.org/10.7868/S0032180X18040019

Кухар И.В., Бердникова Л.Н., Орловский С.Н. и др. Влияние вредных и опасных факторов лесных пожаров на окружающую среду // Хвойные бореальной зоны. 2019. Т. 37. № 5. С. 307–312.

Литвинская С.А. Флорофитоценотическое разнообразие Западного Кавказа // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. № 1. С. 37–48. https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-1-37-48

Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е. и др. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 187 с.

Максимова Е.Ю., Цибарт А.С., Абакумов Е.В. Свойства почв Тольяттинского соснового бора после катастрофических пожаров 2010 г. // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1131–1144. https://doi.org/10.7868/S0032180X14090081

Маслов М.Н., Маслова О.А., Поздняков Л.А., Копеина Е.И. Биологическая активность почв горно-тундровых экосистем при постпирогенном восстановлении // Почвоведение. 2018. № 6. С. 728–737. https://doi.org/10.7868/S0032180X18060096

Медведева М.В., Бахмет О.Н., Ананьев В.А. и др. Изменение биологической активности почв в хвойных насаждениях после пожара в средней тайге Карелии // Лесоведение. 2020. № 6. С. 560–574. https://doi.org/10.31857/S0024114820060066

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.

Нижельский М.С., Казеев К.Ш., Вилкова В.В., Колесников С.И. Ингибирование ферментативной активности чернозема обыкновенного газообразными продуктами горения растительных материалов // Почвоведение. 2022. № 6. С. 728–736. https://doi.org/10.31857/S0032180X22060090

Никитин Б.А. Методика определения содержания гумуса в почве // Агрохимия. 1972. № 3. С. 123–125.

Практикум по агрохимии / Под ред. В.Г. Минеева. М.: МГУ, 2001. 689 с.

Пуртова Л.Н., Костенков Н.М., Брянин С.В. Влияние лесных пожаров на гумусово-энергетическое

состояние буроземов Приамурья // Вестник КрасГАУ. 2012. № 5. С. 121–124.

Сапожников А.П., Карпачевский Л.О., Ильина Л.С. Послепожарное почвообразование в кедрово-широколиственных лесах // Лесной вестник. 2001. № 1. С. 132–165.

Соколова Т.А., Толпешта И.И., Трофимов С.Я. Почвенная кислотность. Кислотно-основная буферность почв. Соединения алюминия в твердой фазе почвы и в почвенном растворе. Тула: Гриф и К, 2012. 124 с.

Ставрова Н.И., Калимова И.Б., Горшков В.В. и др. Долговременные послепожарные изменения характеристик почв в темнохвойных лесах Европейского Севера // Почвоведение. 2019. № 2. С. 246–256. https://doi.org/10.1134/S0032180X19020138

Усеня В.В. Послепожарное состояние и восстановление лесных фитоценозов на территории Республики Беларусь // Известия Национальной академии наук Беларуси. Сер. биол. наук. 2018. Т. 63. № 3. С. 316–327. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-316-327

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Шарагин А.М. Влияние лесных пожаров на экологическую ситуацию // Успехи современного естествознания. 2011. № 7. С. 236.

Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г. Углеродный бюджет лесов России // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 69–92.

Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н. и др. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. Т. 3. С. 163–176. https://doi.org/10.1134/S0024114819030082

Шхапацев А.К., Грабенко Е.А., Казеев К.Ш. Биологическая активность буроземов в молодых "окнах" полога леса Кавказского биосферного заповедника // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2022. № 4–2. С. 139–147. https://doi.org/10.18522/1026-2237-2022-4-2-139-147

Akburak S., Son Y., Makineci E., Çakir M. Impacts of low-intensity prescribed fire on microbial and chemical soil properties in a Quercus frainetto forest // Journal of Forestry Research. 2018. V. 29. № 3. P. 687–696. https://doi.org/10.1007/s11676-017-0486-4

Alcañiz M., Outeiro L., Francos M., Úbeda X. Effects of prescribed fires on soil properties: A review // Science of the Total Environment. 2018. V. 613. P. 944–957. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.144

Baltzer J.L., Day N.J., Walker X.J. et al. Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2021. V. 118. № 45. P. e2024872118. https://doi.org/10.1073/pnas.2024872118

Blair G.J., Lefroy R.D.B., Lisle L. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the development of a carbon management index for agricultural systems // Australian Journal of Agricultural Research. 1995. V. 46. № 7. P. 1459–1466.

Fan L., Wigneron J.P., Ciais P. et al. Siberian carbon sink reduced by forest disturbances // Nature Geoscience. 2023. V. 16. № 1. P. 56–62. https://doi.org/10.11888/Terre.tpdc.272842

Francos M., Stefanuto E.B., Úbeda X., Pereira P. Long-term impact of prescribed fire on soil chemical properties in a wildland-urban interface. Northeastern Iberian Peninsula // Science of the Total Environment. 2019. V. 689. P. 305–311. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.434/

Hinojosa M.B., Albert-Belda E., Gomez-Munoz B., Moreno J.M. High fire frequency reduces soil fertility underneath woody plant canopies of Mediterranean ecosystems // Science of the Total Environment. 2021. V. 752. P. 141877. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141877

Kazeev K.Sh., Odabashian M.Yu., Trushkov A.V., Kolesnikov S.I. Assessment of the Influence of Pyrogenic Factors on the Biological Properties of Chernozems // Eurasian Soil Science. 2020. V. 53. № 11. P. 1610–1619. https://doi.org/10.1134/S106422932011006X

Kazeev K.Sh., Poltoratskaya T.A., Yakimova A.S. et al. Post-fire changes in the biological properties of the brown soils in the Utrish State Nature Reserve (Russia) // Nature Conservation Research. 2019. V. 4. № 1. P. 93–104. https://doi.org/10.24189/ncr.2019.055

Lucas-Borja M.E., Ortega R., Miralles I., Plaza-Álvarez P.A., González-Romero J., Peña-Molina E., de las Heras J. Effects of wildfire and logging on soil functionality in the short-term in *Pinus halepensis* M. forests // European Journal of Forest Research. 2020. V. 139. P. 935–945.

Mansoor S., Farooq I., Kachroo M.M. et al. Elevation in wildfire frequencies with respect to the climate change // J. of Environmental management. 2022. V. 301. P. 113769. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113769

Moebius-Clune B.N., Moebius-Clune D.J., Gugino B.K. et al. Comprehensive Assessment of Soil Health – The Cornell Framework. Edition 3.2. New York: Cornell University. Geneva, 2016.

Oertel C., Matschullat J., Zurba K., Zimmermann F., Erasmi S. Greenhouse gas emissions from soils – A review // Geochemistry. 2016. V. 76. № 3. P. 327–352. https://doi.org/10.1016/j.chemer.2016.04.002

Ponomarev E.I., Zabrodin A.N., Shvetsov E.G., Ponomareva T.V. Wildfire Intensity and Fire Emissions in Siberia // Fire. 2023. V. 6. № 7. P. 246. https://doi.org/10.3390/fire6070246

Singh D., Sharma P., Kumar U., Daverey A., Arunachalam K. Effect of forest fire on soil microbial biomass and enzymatic activity in oak and pine forests of Uttarakhand Himalaya, India // Ecological Processes. 2021. V. 10. № 1. P. 29. https://doi.org/10.1186/s13717-021-00293-6/

Sitch S., Huntingford C., Gedney N. et al. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate–carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs) // Global Change

Biology. 2008. V. 14. P. 2015–2039. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01626.x

Sommers W.T., Loehman R.A., Hardy C.C. Wildland fire emissions, carbon, and climate: Science overview and knowledge needs // Forest Ecology and Management. 2014. V. 317. P. 1–8. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.014

Vilkova V.V., Kazeev K.Sh., Shkhapatsev A.K., Kolesnikov S.I. Reaction of the Enzymatic Activity of Soils of Xerophytic Forests on the Black Sea Coast in the Caucasus to the Pyrogenic Impact // Arid Ecosystems. 2022. V. 12. № 1. P. 93–98. https://doi.org/10.1134/S2079096122010139

Vilkova V.V., Kazeev K.Sh., Nizhelskiy M.S. et al. Influence of fires on the enzymatic activity of cinnamonic soils and burozems in the Western Caucasus // Eurasian Soil Science. 2024. V. 57. № 2. P. 266–274. https://doi.org/10.1134/S1064229323602834

Xue L., Li Q., Chen H. Effects of a wildfire on selected physical, chemical and biochemical soil properties in a *Pinus massoniana* forest in South China // Forests. 2014. V. 5. № 12. P. 2947–2966. https://doi.org/10.3390/f5122947

Aftermath of Fires for Mesophytic Forests' Soils in Western Caucasus

V. V. Vilkova[1, *], K. Sh. Kazeev[1], M. S. Nizhelskiy[1], E. A. Grabenko[2, 3], O. Yu. Yermolayeva[1], S. I. Kolesnikov[1]

[1]Southern Federal University,
Stachki ave. 194/1, Rostov-on-Don, 344090 Russian Federation
[2]Institute of Geography of the RAS,
Staromonetniy ln. 29, Moscow, 119017 Russian Federation
[3]Adyghe State University,
Pervomayskaya st. 208, Maykop, 385000 Russian Federation

**E-mail: lera.vilkova.00@mail.ru*

Every year, vast areas of forests burn down during fires all over the world. The literature contains contradictory data on the effects of fires on individual components of ecosystems, in particular on soils. This necessitates the study of the aftermath of fires in different climatic and soil conditions. The aim of this work is studying the consequences of a ground fire on the properties of phaeozems of the Khamyshinsky district forestry unit of the Adygea Republic 4 years after the impact. The chemical (CEC, hydrolytic acidity, pH, organic carbon and active carbon content) and biological (activity of catalase, dehydrogenases, invertase, urease, phosphatase) properties of post-pyrogenic soils on one fully and two partially burnt areas have been studied. The ground fire did not cause significant changes in the composition of the forest stand for burnt areas No. 2 (1159 m above sea level) and No. 3 (1359 m above sea level), while the burnt area No. 1 (651 m above sea level) was characterised by completely charred trees, abundant growth of pontic rhododendron, and poorly developed herbaceous vegetation. A 51% decrease in catalase activity compared to the control was found in the three areas. The activity of dehydrogenases and urease in post-pyrogenic soils exceeded the control values by an average of 62%. The activity of invertase and phosphatase varied depending on the study area. In general, there was a tendency toward an increase in the activity of these enzymes. At the same time, a high spatial variation in the activity of soil dehydrogenases and invertase was found for burnt-out area No. 1. There also was an increase in hydrolytic acidity by an average of 43% compared to the control values. The CEC, the content of organic and active carbon differs to a lesser extent from the control values 4 years after the fire. The acidity index (pH) of the area devoid of grassy vegetation reaches 5.8, with control having pH of 4. Notably, higher values of the CEC correspond to higher pH values. Factor analysis showed that changes in the enzymatic activity of post-pyrogenic phaeozem are associated with the peculiarities of the soils' chemical properties. The activity of hydrolases (urease, phosphatase) is closely related to the content of organic carbon, and the activity of other enzymes – to the CEC, hydrolytic acidity and pH. The content of active carbon changes insignificantly and does not affect the enzymatic activity.

Keywords: pyrogenic factor, enzymatic activity, chemical properties, phaeozem, bioindication.

Acknowledgements: The study has been carried out with the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of a state contract for scientific activity (№ FENW-2023-0008).

REFERENCES

Akatov V.V., Sostav, vidovoe bogatstvo i razmer vidovogo pula mono- i oligodominantnykh drevostoev Zapadnogo Kavkaza (The composition, species richness and species pool size of mono- and oligodominant forest stands of The Western Caucasus), *Rastitel'nost' Rossii*, 2018, No. 32, pp. 3–18. https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.32.3

Akatov V.V., Struktura dominirovaniya v drevostoyakh lesov Zapadnogo Kavkaza: faktory i mekhanizmy (Structure of dominance in forest stands of the Western Caucasus: Factors and mechanisms), *Uspekhi sovremennoi biologii,* 2014, Vol. 134, No. 3, pp. 257–269.

Akatov V.V., Golgofskaya K.Yu., Gorcharuk L.G. et al., Kavkazskii zapovednik (Caucasian Reserve), In: *Zapovedniki SSSR. Zapovedniki Kavkaza* (Reserves of the USSR. Reserves of the Caucasus), Moscow: Mysl', 1990, pp. 69–100.

Akburak S., Son Y., Makineci E., Çakir M., Impacts of low-intensity prescribed fire on microbial and chemical soil properties in a *Quercus frainetto* forest, *J. of Forestry Research*, 2018, Vol. 29, No. 3, pp. 687–696. https://doi.org/10.1007/s11676-017-0486-4

Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suktsessionnyi status lesov (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status). Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2018, 232 p.

Alcañiz M., Outeiro L., Francos M., Úbeda X., Effects of prescribed fires on soil properties: A review, *Science of the Total Environment*, 2018, Vol. 613, pp. 944–957. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.144

Baltzer J.L., Day N.J., Walker X.J. et al., Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, Vol. 118, No. 45, pp. e2024872118. https://doi.org/10.1073/pnas.2024872118

Blair G.J., Lefroy R.D.B., Lisle L., Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the development of a carbon management index for agricultural systems, *Australian Journal of Agricultural Research*, 1995, Vol. 46, No. 7, pp. 1459–1466.

Bogdanovich A.Yu., Lipka O.N., Krylenko M.V., Andreeva A.P., Dobrolyubova K.O., Klimaticheskie ugrozy na Severo-Zapade Chernomorskogo poberezh'ya Kavkaza: sovremennye trendy (Climate threats in the North-West Caucasus Black Sea coast: Modern trends), *Fundamental'naya i prikladnaya klimatologiya*, 2021, Vol. 7, No. 4, pp. 46–72. https://doi.org/10.21513/2410-8758-2021-4-44-70

Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.

Dymov A.A., Dubrovsky Y.A., Gabov D.N., Pyrogenic changes in iron-illuvial podzols in the middle taiga of the Komi Republic, *Eurasian Soil Science*, 2014, Vol. 47, No. 2, pp. 47–56.

Fan L., Wigneron J.P., Ciais P. et al., Siberian carbon sink reduced by forest disturbances, *Nature Geoscience*, 2023, Vol. 16, No. 1, pp. 56–62. https://doi.org/v10.11888/Terre.tpdc.272842

Francos M., Stefanuto E.B., Úbeda X., Pereira P., Long-term impact of prescribed fire on soil chemical properties in a wildland-urban interface. Northeastern Iberian Peninsula, *Science of the Total Environment*, 2019, Vol. 689, pp. 305–311. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.434

Galstyan A.Sh., Unifikatsiya metodov issledovaniya aktivnosti fermentov pochv (Unification of methods for studying the activity of soil enzymes), *Pochvovedenie*, 1978, No. 2, pp. 107–114.

Gorbunova Yu.S., Devyatova T.A., Dinamika pokazatelei poglotitel'noi sposobnosti pochv posle pirogennogo vozdeistviya (Dynamics of soil absorption capacity after pyrogenic impacts), *Sorbtsionnye i khromatograficheskie protsessy*, 2019, Vol. 19, No. 6, pp. 718–725. https://doi.org/10.17308/sorpchrom.2019.19/2235

Gyninova A.B., Dyrzhinov Zh.D., Gonchikov B.M.N., Khamnueva T.R., Osobennosti transformatsii pochv pod vliyaniem pozharov v sosnovykh lesakh Pribaikal'ya (Features of the transformation of soils under the influence of fires in the pine forests of the Baikal region), *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. Geografiya*, 2018, No. 1, pp. 44–53. https://doi.org/10.18101/2587-7143-2018-1-44-53

Hinojosa M.B., Albert-Belda E., Gomez-Munoz B., Moreno J.M., High fire frequency reduces soil fertility underneath woody plant canopies of Mediterranean ecosystems, *Science of the Total Environment*, 2021, Vol. 752, p. 141877. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141877

Kazeev K. Sh., Soldatov V.P., Shkhapatsev A.K. et al., Izmenenie svoistv dernovo-karbonatnykh pochv posle sploshnoi rubki v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Changes in the properties of calcareous soils after clearcutting in the coniferous deciduous forests of the Northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2021, Vol. 4, No. 4, pp. 426–436. https://doi.org/10.31857/S0024114821040069

Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Akimenko Y.V., Dadenko E.V., *Metody biodiagnostiki nazemnykh ekosistem* (Biodiagnostic methods of terrestrial ecosystems), Rostov-on-Don: Izd-vo Yuzhnogo fed. universiteta, 2016, 356 p.

Kazeev K.Sh., Odabashian M.Yu., Trushkov A.V., Kolesnikov S.I., Assessment of the Influence of Pyrogenic Factors on the Biological Properties of Chernozems, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 11, pp. 1610–1619. https://doi.org/10.1134/S106422932011006X

Kazeev K.Sh., Poltoratskaya T.A., Yakimova A.S. et al., Odobashyan M.Yu., Shkhapatsev A.K., Kolesnikov S.I., Post-fire changes in the biological properties of the brown soils in the Utrish State Nature Reserve (Russia), *Nature Conservation Research*, 2019, Vol. 4, No. 1, pp. 93–104. https://doi.org/10.24189/ncr.2019.055

Komissarov M.A., Gabbasova I.M., Erosion of agrochernozems under sprinkler irrigation and rainfall simulation in the southern forest-steppe of Bashkir

Cis-Ural Region, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 2, pp. 253–261.

Kosenko I.S., *Opredelitel' vysshikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza i Predkavkaz'ya* (Key to higher plants of North-Western Caucasus and Ciscaucasia), Moscow: Kolos, 1970, 614 p.

Krasnoshchekov Y.N., Soils of mountainous forests and their transformation under the impact of fires in Baikal region, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 4, pp. 371–384.

Kukhar I.V., Berdnikova L.N., Orlovskii S.N. et al., Vliyanie vrednykh i opasnykh faktorov lesnykh pozharov na okruzhayushchuyu sredu (The impact of harmful and dangerous factors of forest fires on the environment), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2019, Vol. 37, No. 5, pp. 307–312.

Litvinskaya S.A., Florofitotsenoticheskoe raznoobrazie Zapadnogo Kavkaza (Florophytocenotic Diversity of the Western Caucasus), *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2020, Vol. 15, No. 1 (54), pp. 37–48. https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-1-37-48

Lucas-Borja M.E., Ortega R., Miralles I. et al., Effects of wildfire and logging on soil functionality in the short-term in *Pinus halepensis* M. forests, *European J. of Forest Research*, 2020, Vol. 139, pp. 935–945.

Maksimova E.Y., Tsibart A.S., Abakumov E.V., Soil properties in the Tol'yatti pine forest after the 2010 catastrophic wildfires, *Eurasian soil science*, 2014, Vol. 47, No. 9, pp. 940–951.

Mansoor S., Farooq I., Kachroo M.M., Mahmoud A.E.D., Fawzy M., Popescu S.M., Ahmad P., Elevation in wildfire frequencies with respect to the climate change, *J. of Environmental management*, 2022, Vol. 301, p. 113769. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113769

Maslov M.N., Maslova O.A., Pozdnyakov L.A., Kopeina E.I. Biological Activity of Soils in Mountain Tundra Ecosystems under Postpyrogenic Restoration, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 6, pp. 692–700.

Medvedeva M.V., Bakhmet O.N., Anan'ev V.A. et al., Izmenenie biologicheskoi aktivnosti pochv v khvoinykh nasazhdeniyakh posle pozhara v srednei taige Karelii (Changes in soil' biological activity in a coniferous forest stand after a forest fire in the Republic of Karelia), *Lesovedenie*, 2020, No. 6, pp. 560–574. https://doi.org/10.31857/S0024114820060066

Mirkin B.M., Naumova L.G., *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation), Ufa: Gilem, 2012, 488 p.

Moebius-Clune B.N., Moebius-Clune D.J., Gugino B.K. et al., *Comprehensive Assessment of Soil Health – The Cornell Framework*, New York: Cornell University, Geneva, 2016.

Nikitin B.A., Metodika opredeleniya soderzhaniya gumusa v pochve (Methodology for determining the humus content in soil), *Agrokhimiya*, 1972, No. 3, pp. 123–125.

Nizhelskiy M.S., Kazeev K.Sh., Vilkova V.V., Kolesnikov S.I., Inhibition of enzymatic activity of ordinary chernozem by gaseous products of plant matter combustion, *Eurasian Soil Science*, 2022, Vol. 55, No. 6, pp. 802–809.

Oertel C., Matschullat J., Zurba K., Zimmermann F., Erasmi S., Greenhouse gas emissions from soils – A review, *Geochemistry*, 2016, Vol. 76, No. 3, pp. 327–352. https://doi.org/10.1016/j.chemer.2016.04.002

Ponomarev E.I., Zabrodin A.N., Shvetsov E.G., Ponomareva T.V., Wildfire Intensity and Fire Emissions in Siberia, *Fire*, 2023, Vol. 6, No. 7, p. 246. https://doi.org/10.3390/fire6070246

Praktikum po agrokhimii, (Practical guide on agrochemistry), Moscow: Izd-vo MGU, 2001, 689 p.

Purtova L.N., Kostenkov N.M., Bryanin S.V., Vliyanie lesnykh pozharov na gumusovo-energeticheskoe sostoyanie burozemov Priamur'ya (Forest fire influence on humic and energy state of the brown soils in Priamurye), *Vestnik KrasGAU*, 2012, No. 5, pp. 121–124.

Sapozhnikov A.P., Karpachevskii L.O., Il'ina L.S., Poslepozharnoe pochvoobrazovanie v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh (Post-fire pedogenesis in siberian pine broadleaved forests), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2001, No. 1, pp. 132–165.

Sharagin A.M., Vliyanie lesnykh pozharov na ekologicheskuyu situatsiyu (The impact of forest fires on the ecological situation), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2011, No. 7, p. 236a.

Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N. et al., Suktsessionnaya dinamika rastitel'nosti i zapasy pochvennogo ugleroda v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of Northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2019, No. 3, pp. 163–176.

Shkhapatsev A.K., Grabenko E.A., Kazeev K.Sh. Biologicheskaya aktivnost' burozemov v molodykh "oknakh" pologa lesa Kavkazskogo biosfernogo zapovednika (Biological activity of burozems in young "windows" of the forest canopy of the Caucasus Biosphere Reserve), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Severo-Kavkazskii region. Estestvennye nauki*, 2022, No. 4–2, pp. 139–147. https://doi.org/10.18522/1026-2237-2022-4-2-139-147

Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Uglerodnyi byudzhet lesov Rossii (Carbon budget of Russian forests), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 1, pp. 69–92.

Singh D., Sharma P., Kumar U., Daverey A., Arunachalam K., Effect of forest fire on soil microbial biomass and enzymatic activity in oak and pine forests of Uttarakhand Himalaya, India, *Ecological Processes*, 2021, Vol. 10, No. 1, p. 29. https://doi.org/10.1186/s13717-021-00293-6

Sitch S., Huntingford C., Gedney N. et al., Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate–carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs), Global Change Biology, 2008, Vol. 14, pp. 2015–2039. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01626.x

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 15–27

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*161:630*81(470.343)*

ПЛОТНОСТЬ ЗАБОЛОННОЙ ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЛЕСАХ МАРИЙСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ[1]

© 2025 г. Ю. П. Демаков, Е. С. Шарапов*, А. С. Королев, О. В. Шейкина

Поволжский государственный технологический университет,
пл. Ленина, д. 3, Йошкар-Ола, 424000 Россия

**E-mail: sharapoves@volgatech.net*

Поступила в редакцию 30.01.2024 г.
После доработки 05.08.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Актуальность исследования обусловлена необходимостью повышения точности оценки качества ресурсного потенциала лесов России и эффективности его использования, что можно сделать только на основе глубокого изучения структуры ценопопуляций деревьев по хозяйственно ценным признакам, одним из которых является базисная плотность древесины. Цель исследования – оценка закономерностей индивидуальной и групповой изменчивости величины базисной плотности заболонной древесины у деревьев сосны обыкновенной в различных по возрасту, происхождению, густоте и условиям произрастания древостоях Республики Марий Эл для отбора и последующего воспроизводства наиболее перспективных в хозяйственном отношении особей. Исследования проведены на 13 пробных площадях в чистых по составу одновозрастных древостоях. Для оценки величины базисной плотности заболонной древесины, которую проводили стереометрическим и гидростатическим способами, использовали керны длиной 50 мм, добытые вручную буравом Пресслера у 1072 деревьев на высоте 1.3 м от основания ствола. При обработке эмпирического материала использованы стандартные методы математической статистики. В результате установлено, что величина оцениваемого параметра варьирует у деревьев от 291 до 660 кг·м$^{-3}$, перекрывая пределы, установленные отечественными исследователями. Она практически не зависит от условий произрастания, густоты и происхождения древостоев, рангового положения особей в ценопопуляциях, ширины годичного слоя древесины и доли позднелетнего в ней слоя, а обусловлена в основном возрастом деревьев ($R^2 = 0.9$). Доказано, что экологические требования к условиям среды у деревьев с разной плотностью древесины неодинаковы, что отражается на характере динамики их радиального годичного прироста. Разработана шкала для оценки хозяйственной ценности деревьев в ценопопуляциях разного возраста по плотности их заболонной древесины. Таким образом, естественный отбор деревьев по плотности древесины в ценопопуляциях, максимум величины которой отмечается у них в возрасте 100–110 лет, не происходит, и целевая селекция по данному параметру, исходя из этого, не отразится в последующем на производительности насаждений.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ценопопуляции деревьев, древесина, плотность, вариабельность, хозяйственно ценные генотипы.

DOI: 10.31857/S0024114825010025 **EDN:** EDUUKI

Рациональное использование древесных ресурсов леса и повышение эколого-ресурсного потенциала лесов России обуславливают актуальность совершенствования методов и средств отбора деревьев по целевым хозяйственно ценным параметрам, одним из которых является плотность

[1]Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-16-00220 (https://rscf.ru/project/23-16-00220/) с использованием оборудования ЦКП "Экология, биотехнологии и процессы получения экологически чистых энергоносителей" Поволжского государственного технологического университета, г. Йошкар-Ола.

древесины (Полубояринов, 1976; Auty et al., 2014; Kimberley et al., 2015; Gil-Moreno et al., 2024). Для успешного решения этой задачи необходимо, прежде всего, детально изучить характер влияния на величину значений этого параметра внешних и внутренних факторов, а также режимов выращивания насаждений, используя при этом новейший арсенал аппаратуры и методик неразрушающего контроля плотности древесины у живых деревьев.

Несмотря на давний интерес исследователей к вопросу о причинах изменчивости плотности древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в разных регионах России и обширный объем накопленного материала, однозначного ответа на него до сих пор не получено, что связано с разнообразием лесных биогеоценозов и методических подходов к решению задачи. Так, по данным одних авторов, величина плотности изменяется в зависимости от условий произрастания деревьев, по мере улучшения которых она либо увеличивается (Жилкин, 1936; Бюсген, 1961; Краснов, Гурский, 2007), либо снижается (Петруша, 1959), либо взаимосвязь данных параметров отсутствует (Полубояринов, 1976; Коновалов, 2007; Щекалев, 2021). Не обнаружено также различий между естественными и искусственно созданными древостоями (Оводов, 2010). Далеко неоднозначны и результаты изучения влияния на плотность древесины исходной густоты лесных культур (Рябоконь, Литаш, 1981; Мелехов и др., 2003; Подошвелев, 2008; Ломов, Сухоруков, 2009; Ревин и др., 2010; Данилов, Степаненко, 2013; Kimberley et al., 2015; Демаков и др., 2019; Šilinskas et al., 2020; Демаков, 2022; Sharapov et al., 2024) и рангового положения деревьев в ценопопуляциях (Жилкин, 1936; Полубояринов, 1976; Данилов, Смирнов, 2014; Тюкавина и др., 2017; Д.А. Зайцев, 2018; Fabisiak, Fabisiak, 2021).

Данный признак закреплен, по мнению ряда авторов, в генотипе деревьев (Konofalska et al., 2021; Szaban et al. 2023), проявляясь у них по-разному в зависимости от сложившихся условий роста, что подтверждено результатами исследований в географических культурах, заложенных в различных регионах России. Так, в Брянской области плотность древесины сосны обыкновенной оказалась наиболее высокой у липецкого и пензенского, а самой низкой – у литовского, эстонского, гродненского и витебского (Лацевич, 2001) климатипов; в Сибири и Калужской области семенные потомства популяций из южных регионов превзошли местные климатипы (Кузьмин, Ваганов, 2007; Мельник и др., 2007; Кузьмин, Роговцев, 2016; Кузьмин, 2018), которые в Казахстане значительно уступали деревьям из Карагандинской, Оренбургской и Курганской областей (Марущак, 2007; Марущак, Максимов, 2014).

Цель исследования – оценка пределов и закономерностей индивидуального и группового варьирования значений базисной плотности заболонной древесины у деревьев сосны обыкновенной в различных по возрасту, происхождению, густоте и условиям произрастания древостоях Республики Марий Эл для отбора и последующего воспроизводства наиболее перспективных в хозяйственном отношении особей.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 2023 г. на 13 пробных площадях в чистых по составу одновозрастных древостоях сосны обыкновенной естественного и искусственного происхождения, произрастающих в левобережной (Заволжской) части Республики Марий Эл (рис. 1, табл. 1), которая относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов (Курнаев, 1973). Климат на этой территории умеренно-континентальный, среднегодовая температура воздуха составляет 3.1°С, приход солнечной радиации – 350 кДж·см$^{-2}$ в год, сумма эффективных температур – 2200°С, сумма осадков – 566 мм (Колобов, 1968; Агроклиматические ресурсы..., 1972; Демаков, 2023). Почвы в основном дерново-подзолистые, разные по гранулометрическому составу: от песков до тяжелых суглинков (Смирнов, 1968).

На каждой пробной площади у деревьев на высоте 1.3 м от земли измеряли диаметр ствола в коре и брали с северной его стороны с помощью бурава Пресслера (Haglöf Sweden AB, Лонгселе, Швеция) цилиндрические керны с номинальным диаметром 5.15 мм и длиной 50 мм, которые помещали в индивидуальные пластиковые контейнеры для сохранения влажности древесины. Лабораторные измерения и взвешивание образцов проводили в течение этого же дня. Базисную плотность древесины оценивали как стереометрическим (согласно ГОСТ 16483.1-84), так и гидростатическим способами (Полубояринов, 1976). В первом случае объем сырого керна определяли по его геометрическим размерам (длина и средний диаметр вдоль и поперек волокон), измеренным с помощью штангенциркуля с погрешностью ± 0.01 мм. При

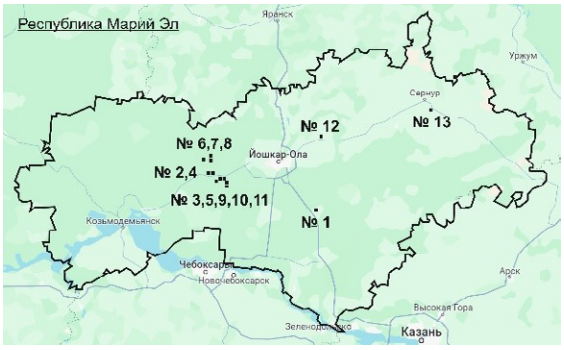


Рис. 1. Расположение объектов исследования (пробных площадей) на территории Республики Марий Эл.

Таблица 1. Краткая характеристика объектов исследования

Номер объекта	Местонахождение	ТЛУ	Возраст, лет	Происхождение	Объем выборки
1	Силикатное лесничество, квартал (кв.) 20	A_1	45	Искусственное	100
2	Старожильское лесничество, кв. 34 (ППП 35)	A_{1-2}	55	Искусственное	30
3	Старожильское лесничество, кв. 49 (ППП 37)	A_{1-2}	62	Искусственное	101
4	Старожильское лесничество, кв. 17 (ППП 29)	A_2	95	Естественное	90
5	Старожильское лесничество, кв. 17 (ППП 30)	A_2	125	Естественное	130
6	ГПЗ “Большая Кокшага”, кв. 90 (ППП 9L)	A_1	95	Естественное	101
7	ГПЗ “Большая Кокшага”, кв. 90 (ППП 90-4)	A_2	95	Естественное	100
8	ГПЗ “Большая Кокшага”, кв. 87	A_3	185	Естественное	20
9	Старожильское лесничество, кв. 35 (ППП 33)	A_5	95	Естественное	25
10	Старожильское лесничество, кв. 35 (ППП 28)	A_5	185	Естественное	25
11	Старожильское лесничество, кв. 38 (ППП 36)	B_2	72	Искусственное	30
12	Защитные насаждения на реке Манаге	C_2	55	Искусственное	60
13	Бушковское лесничество, кв. 39, архив клонов плюсовых деревьев	C_{2-3}	30	Искусственное	262

Примечание. ППП – постоянная пробная площадь, ГПЗ – государственный природный заповедник, ТЛУ – тип лесорастительных условий (A_1 – сосняк лишайниковый на сухих песчаных почвах, A_{1-2} – сосняк лишайниково-мшистый на свежих песчаных почвах, A_2 – сосняк брусничниковый на свежих песчаных почвах, A_3 – сосняк черничниковый на влажных песчаных почвах, A_5 – сосняк сфагновый заболоченный, B_2 – сосняк липово-кисличниковый на свежих супесчаных почвах, C_2 – сосняк крапивно-разнотравный на свежих суглинистых почвах, C_{2-3} – сосняк липово-широкотравный на свежих суглинистых временно переувлажненных почвах).

использовании гидростатического способа оценки плотности древесины керн предварительно увлажняли для снижения вероятности образования пузырьков воздуха на его поверхности и погружали в измерительную емкость с дистиллированной водой при помощи металлической иглы без касания ее стенок и дна. Измерение массы вытесненной воды ($m_{дв}$) известной плотности ($\rho_{дв}$) проводили на весах ViBRA ALE-623 (Shinko Denshi Co., Ltd., Токио, Япония) с погрешностью 10^{-6} кг. После этого керны высушивали при температуре 103°С до постоянной массы (абсолютно сухое состояние), для измерения которой применяли эти же весы. Для расчета базисной плотности древесины использовали следующие выражения:

стереометрический способ:

$$\rho_с = m_0 / V_{max},$$

гидростатический способ:

$$\rho_г = (m_0\, \rho_{дв})/m_{дв}, \quad (1)$$

где $\rho_с$, $\rho_г$ – стереометрическая и гидростатическая плотность древесины керна (образца), кг·м$^{-3}$; m_0 – масса образца в абсолютно сухом состоянии, кг; V_{max} – объем образца керна цилиндрической формы при влажности древесины растущего дерева, м^3; $\rho_{дв}$ – плотность дистиллированной воды, кг·м$^{-3}$ (ГСССД 2-77); $m_{дв}$ – масса вытесненной воды при погружении керна в емкость, кг.

Полученные результаты, отражающие значения оцениваемых параметров у 1072 деревьев, обработаны на ПК с использованием пакетов прикладных программ для статистической обработки и графического представления данных: Microsoft Excel® 2016, SigmaPlot 14 (Systat Software Inc., Сан-Хосе, CA, США) и Statistica 10 (Dell, Раунд-Рок, TX, США). Определение достоверности различий между групповыми средними базисной плотности проводили с помощью дисперсионного анализа и теста Тьюки (Tukey HSD) с доверительной вероятностью 95%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Расчеты показали, что различия между значениями базисной плотности древесины, оцененной стереометрическим и гидростатическим способами по кернам, взятым у деревьев на объектах № 2 и № 4 (табл. 1), не превышают в большинстве случаев ± 3% (рис. 2), т. е. не выходят за пределы требуемой точности опыта. В связи с этим нами было принято решение оценивать величину данного параметра на остальных объектах исследования

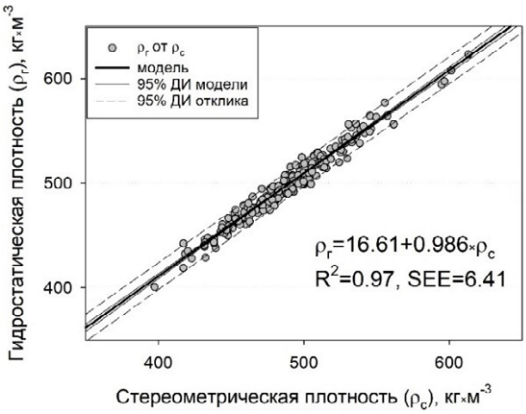


Рис. 2. Взаимосвязь между значениями базисной плотности кернов с объектов № 4 и № 5 (выборка 216 образцов), оцененной стереометрическим и гидростатическим способами: R^2 – коэффициент детерминации; SEE – стандартная ошибка аппроксимации; ДИ – доверительный интервал для модели и отклика соответственно (коэффициенты модели значимы).

только стереометрическим способом (далее обозначение ρ).

На основе анализа собранного нами эмпирического материала было установлено, что величина базисной плотности заболонной древесины варьирует в сосняках Республики Марий Эл от 291 до 660 кг·м$^{-3}$ (табл. 2), перекрывая установленные отечественными исследователями пределы для всего ареала этой древесной породы (Полубояринов, Федоров, 1985; Грошев и др., 1980; Боровиков, Уголев, 1989; Усольцев, Цепордей, 2020). Вместе с тем зарубежными учеными установлены более широкие пределы варьирования базисной плотности древесины сосны обыкновенной: 340–783 кг·м$^{-3}$ со средним значением 514 кг·м$^{-3}$ (Konofalska et al., 2021) и 274-697 кг·м$^{-3}$ со средним значением 423 кг·м$^{-3}$ (Auty et al., 2014).

Наиболее велико среднее значение параметра в сосняке черничниковом на объекте № 8, а минимально же оно на плантации клонов плюсовых деревьев в ТЛУ C_{2-3} (табл. 2). Дерево с максимальной плотностью древесины было встречено нами в сосняке сфагновом (объект № 3), а с минимальной – на объекте № 13.

Некоторые из имеющейся совокупности ценопопуляций, как показал дисперсионный анализ и тест однородности средних (Тьюки), достоверно различаются между собой по средней величине оцениваемого параметра, несмотря на весьма значительное внутреннее варьирование его значений, вклад которого составляет 30.6% (вероятность ошибки < 0.001). Наиболее велика изменчивость параметра в ценопопуляции деревьев на верховом

Таблица 2. Вариабельность базисной плотности древесины в одновозрастных ценопопуляциях сосны (сортировка по средней величине параметра)

Номер объекта	Значения статистических показателей оцениваемого параметра*					
	$M \pm m$	X_{min}	X_{max}	S_x	CV	$r_{\rho\text{-}d}$
13	357.6 ± 1.7	290.6	446.4	27.8	7.8	–0.172
12	428.6 ± 3.7	368.9	491.2	28.7	6.7	0.427
1	432.8 ± 3.1	356.0	491.5	30.5	7.0	0.110
10	451.5 ± 9.5	371.6	594.3	46.7	10.4	–0.512
2	467.2 ± 7.2	369.7	521.8	39.5	8.5	0.485
3	469.7 ± 4.5	372.1	660.2	45.3	9.7	0.379
5	483.0 ± 3.0	397.3	596.7	34.2	7.1	–0.339
6	485.5 ± 2.8	421.7	557.6	30.5	6.3	0.228
11	489.3 ± 5.7	435.6	570.2	31.6	6.5	0.318
9	493.9 ± 9.7	429.5	647.7	47.8	9.7	–0.106
4	494.8 ± 3.7	431.6	613.0	35.1	7.1	–0.086
7	496.1 ± 3.8	402.6	628.2	38.8	7.8	0.115
8	500.1 ± 10.3	424.5	588.1	45.9	9.2	–0.835

Примечание. *$M \pm m$ – среднее значение параметра и его ошибки; X_{min}, X_{max} – минимальное и максимальное значения параметра; S_x – стандартное отклонение значений параметра; CV (%) – коэффициент вариации; $r_{\rho\text{-}d}$ – коэффициент корреляции Пирсона между рядами значений базисной плотности древесины и диаметром деревьев; символы "×", расположенные в одном столбце (по линии), означают отсутствие статистически значимого различия между средними значениями выборок оцениваемого параметра.

болоте (объекты № 9, 10), а минимальна же она на плантации клонов. Ценопопуляция № 13 с самым низким значением плотности древесины достоверно отличается от всех остальных, а ценопопуляции № 4, 7 и 8, деревья которых имеют в среднем самое высокое значение параметра, достоверно отличаются только от пяти: № 1, 3, 9, 12 и 13 (см. символ "×" в табл. 2). Высокое внутреннее варьирование величины параметра указывает на принципиальную возможность отбора в ценопопуляциях наиболее ценных в хозяйственном отношении деревьев, для которого наиболее подходят объекты № 3, 7 и 9, где встречаются особи с высокой плотностью древесины.

Одним из факторов дисперсии базисной плотности древесины является диаметр деревьев, величина которого изменялась на объектах исследования от 7 до 57 см, однако его вклад, как показали расчеты, в основном невелик и варьирует в совокупности ценопопуляций в очень больших пределах, что указывает на специфичность структуры каждой из них. Наиболее тесная связь между значениями диаметра деревьев и плотности их заболонной древесины, которая, являлась при этом отрицательной, отмечается в древостое на объекте № 8 ($r = -0.835$), в остальных же случаях величина коэффициента корреляции варьирует от –0.512 до 0.482. Деревья разного рангового положения в ценопопуляциях различаются между собой по базисной плотности древесины незначительно, хотя в среднем ее значение наиболее велико у особей III и IV классов Крафта (табл. 3).

Отсутствие тесной сопряженности между базисной плотностью древесины и диаметром деревьев в одновозрастных ценопопуляциях указывает на слабую зависимость базисной плотности древесины и от средней ширины годичного кольца, что подтвердили результаты непосредственных измерений их величины за последние 20 лет (рис. 3). Отсутствие тесной сопряженности между оцениваемыми параметрами свидетельствует также о том, что естественный отбор деревьев по плотности древесины в ценопопуляциях не происходит и целевая селекция особей не приведет в итоге к снижению производимого насаждениями объема стволовой древесины.

Плотность древесины, как оказалось, не зависит и от густоты древостоя (табл. 4), увеличение которой приводит с возрастом к снижению среднего диаметра деревьев, а также ширины их годичных колец и слоя поздней древесины (табл. 5). Причина этого связана, на наш взгляд, с тем, что плотность древесины, которая в основном зависит от толщины стенок трахеид (Бюсген, 1961; Тюкавина и др., 2017; Рябоконь, Литаш, 1981), лимитируют на объекте № 1 нашего исследования не густота древостоя, а бедность и сухость почвы (Sharapov et al., 2024). Основной вклад в дисперсию оцениваемых параметров здесь, как и на других объектах, вносят также индивидуальные особенности деревьев, закрепленные, вероятно, в их геноме и проявляющиеся в рядах исходных данных в виде "шумов", искажающих влияние изучаемого фактора. Разная доля участия генотипов в выборках отражается на величине среднеквадратического отклонения значений плотности древесины, которое наиболее велико в варианте опыта с густотой посадки растений 1 тыс. экз/га, а также на характере связи этого параметра с диаметром деревьев. В иных лесорастительных условиях полученные результаты могут быть другими.

Исследования также показали, что ширина раннелетнего слоя годичного кольца деревьев, имеющих высокую плотность древесины, очень сильно флуктуирует по годам и по мере их роста становится гораздо выше, чем у деревьев с низкой плотностью (рис. 4). Динамика же ширины слоя позднелетней древесины, величина которой сильно снизилась после засухи 2010 г., диаметрально противоположна. Этот факт, на наш взгляд, еще одно убедительное подтверждение наличия в ценопопуляциях разных генотипов деревьев, имеющих свои экологические требования.

Важнейшим фактором, влияющим на изменение средней величины базисной плотности древесины (ρ, кг·м$^{-3}$) у всей совокупности особей

Таблица 3. Среднее и максимальное значения базисной плотности древесины у деревьев разных классов Крафта в одновозрастных сосняках лишайниково-мшистых

Объект	Базисная плотность древесины у деревьев разных классов развития, кг·м$^{-3}$*							
	I		II		III		IV	
	$M \pm m$	X_{max}	$M \pm m$	X_{max}	$M \pm m$	X_{max}	$M \pm m$	X_{max}
№ 4	475.2 ± 9.3	545	491.1 ± 6.1	601	508.6 ± 5.9	613	491.0 ± 9.2	595
№ 5	452.4 ± 8.4	526	484.1 ± 3.8	562	496.4 ± 7.0	662	497.6 ± 11	536
№ 7	492.2 ± 13.0	555	502.6 ± 9.1	628	495.9 ± 5.0	573	492.3 ± 8.7	566
В целом	469.2 ± 6.1	555	489.4 ± 3.2	628	499.7 ± 3.5	662	492.8 ± 5.5	595

Примечание. *$M \pm m$ – среднее значение параметра и его ошибки; X_{max} – максимальное значения параметра.

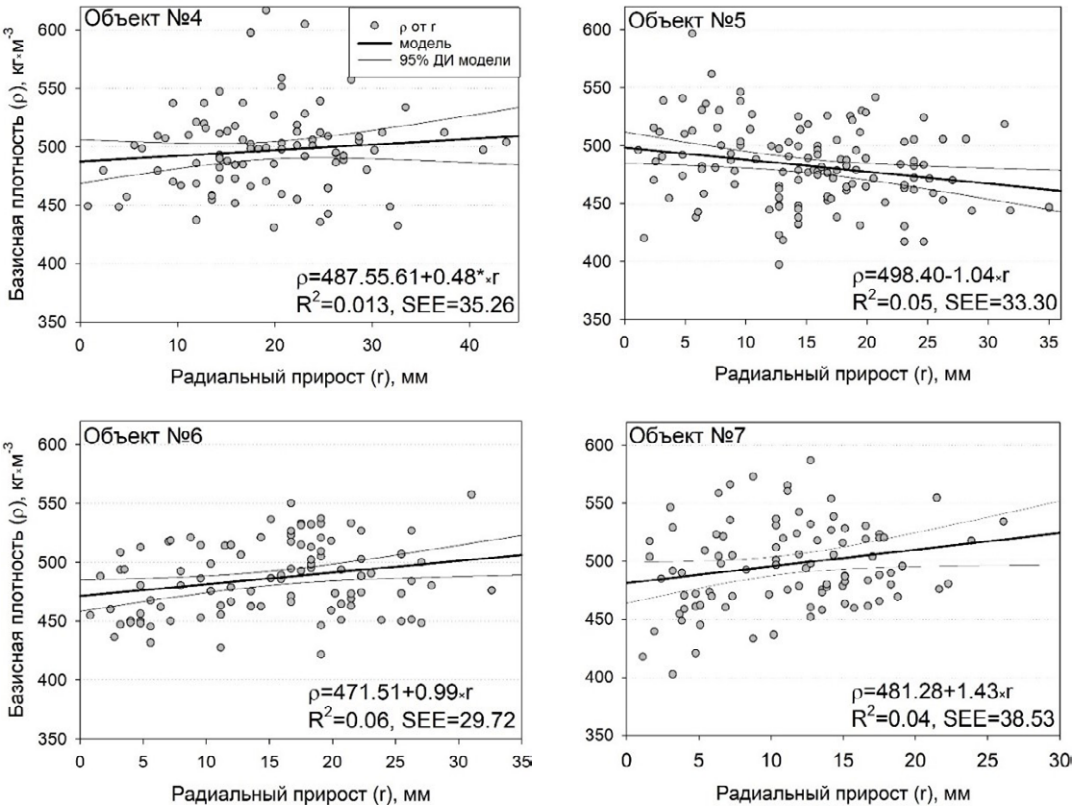


Рис. 3. Характер связи на объектах исследования № 4–6 между величиной радиального прироста деревьев за последние 20 лет и базисной плотности древесины.

Таблица 4. Вариабельность плотности древесины и характера ее связи с диаметром деревьев в 45-летних культурах сосны разной исходной густоты

Исходная густота, экз/га	Значения статистических показателей базисной плотности заболонной древесины*					
	$M \pm m$	X_{min}	X_{max}	S_x	nCV, %	$r_{\rho\text{-}D}$
500	436 ± 5.7	396	476	79.9	63.2	0.102
1000	437 ± 10.0	378	579	200.3	76.6	0.118
3000	428 ± 8.4	358	483	124.7	53.4	0.626
5000	429 ± 6.8	356	484	128.2	41.8	0.132
10000	441 ± 6.1	390	492	101.7	53.5	–0.028

Примечание. *$M \pm m$ – среднее значение параметра и его ошибки; X_{min}, X_{max} – минимальное и максимальное значения параметра; S_x – стандартное отклонение значений параметра; nCV (%) – нормализованный коэффициент вариации $nCV = 100 \times S_x / (M - X_{min})$; $r_{\rho\text{-}d}$ – коэффициент корреляции Пирсона между рядами значений базисной плотности древесины и диаметром деревьев.

Таблица 5. Величина диаметра деревьев на объекте и слоя поздней древесины у них за последние 10 лет

Параметр	Средние значения параметров в разных вариантах опыта				
	500 экз/га	1000 экз/га	3000 экз/га	5000 экз/га	10000 экз/га
Диаметр, см	22.7 ± 0.60	20.3 ± 0.60	14.9 ± 0.90	12.2 ± 0.60	9.9 ± 0.50
Ширина слоя, мм	0.6 ± 0.03	0.48 ± 0.02	0.32 ± 0.02	0.31 ± 0.01	0.25 ± 0.01
Доля слоя, %	34.2 ± 0.60	31.2 ± 0.50	32.1 ± 0.40	29.1 ± 0.20	29.7 ± 0.50

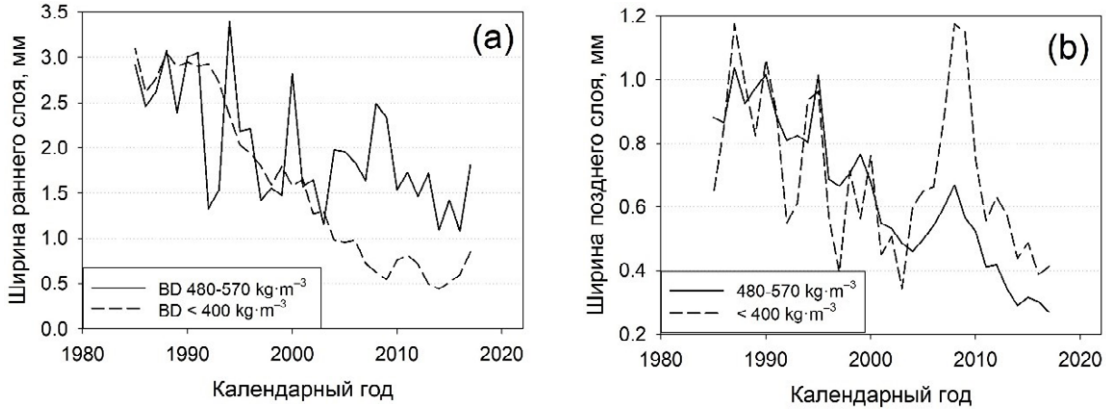


Рис. 4. Динамика ширины раннего (а) и позднего (б) годичных слоев у деревьев с разной плотностью заболонной древесины (Sharapov et al., 2024).

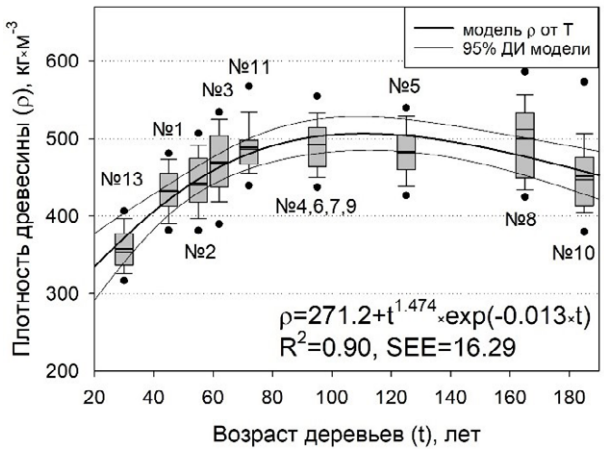


Рис. 5. Зависимость среднего значения базисной плотности древесины (ρ, кг·м$^{-3}$) в ценопопуляции сосны обыкновенной от возраста древостоев (*t*, лет): R^2 – коэффициент детерминации; SEE – стандартная ошибка аппроксимации (коэффициенты модели значимы). Цифрами обозначены диаграммы размаха, соответствующие выборкам значений плотности по объектам исследования (табл. 1). Границы "ящика" диаграмм размаха – 25-й и 75-й процентили, границы "усов" – 10-й и 90-й процентили, точки – 5-й и 95-й процентили соответственно, тонкая линия в середине "ящика" – медиана, жирная линия – среднее.

в ценопопуляции, является, как показали исследования, возраст деревьев (*t*, лет). Математически эта закономерность, в которую полностью вписываются все объекты нашего исследования, в том числе культуры разной густоты, а также клоны плюсовых деревьев, аппроксимирует с очень высокой точностью ($R^2 = 0.90$) уравнение $\rho = 271.2 + t^{1.474}\exp(-0.013t)$ (Зайцев, 1991; Гринин и др., 2003). Траектория изменения оцениваемого параметра у деревьев имеет в выбранной системе координат, как следует из этого уравнения, куполообразную форму с максимумом ориентировочно в их возрасте 100–110 лет (рис. 5). Недоучет или игнорирование этого фактора изменчивости базисной плотности древесины, выявленного также зарубежными исследователями (Fabisiak and Fabisiak, 2021), но для другого, более короткого диапазона изменения возраста деревьев (5–75 лет), являются, на наш взгляд, одной из причин противоречий, которые имеют место в работах разных авторов.

Вариабельность значений базисной плотности древесины у деревьев в ценопопуляциях с возрастом, как следует из представленных данных, не снижается, а, наоборот, имеет даже тенденцию к увеличению, что указывает на отсутствие естественного отбора особей по этому параметру. Не нарушается уровень разнообразия генофонда и при создании лесных культур, поскольку вариабельность значений базисной плотности древесины в древостоях естественного и искусственного происхождения одинакова.

Одним из важных практических результатов наших исследований явилась разработка шкалы для оценки деревьев по плотности их заболонной древесины в ценопопуляциях разного возраста, в том числе и очень молодого (табл. 6). Разработана она на основе регрессионных уравнений, описывающих траектории изменения значений оцениваемого параметра, отклоняющихся от среднего уровня на разную величину среднеквадратического отклонения (S_ρ): одинарного, двойного и тройного. Деревья, имеющие плотность древесины от $M + S_\rho$ до $M + 2S_\rho$, можно условно считать плюсовыми, от $M + 2S_\rho$ до $M + 3S_\rho$ – элитными, а более чем $M + 3S_\rho$ – суперэлитными.

Прямые измерения величины базисной плотности древесины в полевых условиях невозможны, поскольку образцы необходимо выдерживать некоторое время в сушильном шкафу, доводя их

Таблица 6. Критерии для выделения деревьев разных категорий качества в ценопопуляциях сосны обыкновенной по базисной плотности их заболонной древесины

Категория деревьев	Диапазон значений базисной плотности древесины в древостоях разного возраста, кг·м$^{-3}$							
	20 лет	30 лет	40 лет	50 лет	60 лет	80 лет	100 лет	120 лет
Плюсовые	390–425	420–450	450–480	470–500	490–520	520–555	540–575	545–590
Элитные	426–460	451–490	481–515	501–535	521–555	556–590	576–615	590–630

до абсолютно сухого состояния. В связи с этим актуально использование современных методов и средств неразрушающего косвенного определения плотности древесины у растущих деревьев (Gao et al., 2017; Downes et al., 2018; Sharapov et al., 2024) или же связанных с ней надежных морфологических признаков деревьев, а также выявления ДНК-маркеров, что является главными задачами наших будущих исследований.

ВЫВОДЫ

На основе анализа литературных источников и собранного нами эмпирического материала можно сделать следующие основные выводы:

1) базисная плотность заболонной древесины варьирует у деревьев сосны обыкновенной на территории Марийского Заволжья от 291 до 660 кг·м$^{-3}$, перекрывая пределы, установленные отечественными исследователями для всего ареала этой древесной породы;

2) величина плотности заболонной древесины практически не связана с шириной годичных колец деревьев, долей позднелетнего слоя в ней, их рангового положения в ценопопуляциях, условиями произрастания, густоты и происхождения древостоев, а зависит в основном от возраста и индивидуальных особенностей особей, на основе которых можно проводить их целевую селекцию;

3) насаждения естественного и искусственного происхождения не различаются между собой по средней величине и широте изменений у деревьев величины базисной плотности заболонной древесины;

4) базисная плотность заболонной древесины закономерно изменяется с возрастом дерева ($R^2 = 0.9$), достигая максимума в 100–110 лет, что связано с изменением толщины стенок трахеид, обеспечивающих повышение устойчивости ствола к механическим нагрузкам, которые возрастают по мере увеличения его длины;

5) деревья с разной плотностью древесины имеют и разные экологические требования к условиям среды, что четко проявляется в характере динамики их радиального годичного прироста;

6) естественный отбор деревьев по плотности древесины в ценопопуляциях не происходит, о чем свидетельствует тенденция к увеличению среднеквадратического отклонения величины этого параметра по мере старения древостоев;

7) целевая селекция деревьев по величине базисной плотности древесины, которая практически не связана с шириной их годичных колец и конкурентоспособностью, не должна привести к снижению производительности насаждений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Марийской АССР / Под ред. К.И. Марченко Л.: Гидрометеоиздат, 1972. 107 с.

Боровиков А.М., Уголев Б.Н. Справочник по древесине. М.: Лесная промышленность, 1989. 296 с.

Бюсген М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. М.: Гослесбумиздат, 1961. 424 с.

ГОСТ 16483.1-84. Древесина. Метод определения плотности. М., 1999. 7 с.

Гринин А.С., Орехов Н.А., Новиков В.Н. Математическое моделирование в экологии. М.: ЮНИТИ-Дана, 2003. 269 с.

Данилов Д.А., Степаненко С.М. Строение и плотность древесины ели и сосны в плантационных культурах Ленинградской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2013. Вып. 204. С. 35–45.

Данилов Д.А., Смирнов А.П. Влияние структуры древостоя на плотность древесины сосны и ели в черничном типе леса // Лесотехнический журнал. 2014. № 4. С. 13–20.

Демаков Ю.П. Влияние факторов среды на рост деревьев в сосняках Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2023. 480 с.

Демаков Ю.П. Результаты многолетних опытов по созданию и выращиванию культур сосны обыкновенной в Республике Марий Эл. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2022. 242 с.

Демаков Ю.П., Демитрова И.П., Нуреева Т.В., Симатова Т.Ю. Влияние начальной густоты и интенсивности изреживания древостоя в культурах сосны на прирост и плотность древесины // Вестник ПГТУ.

Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2. С. 26–40.
https://doi.org/10.25686/2306-2827.2019.2.26.

Жилкин Б. Д. К вопросу о влиянии условий местопроизрастания на анатомическое строение, физические и механические свойства древесины сосны // Труды Брянского лесного института. 1936. Т. 1. С. 29–56.

Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Высшая школа, 1991. 182 с.

Зайцев Д.А. Влияние структуры хвойных дендроценозов на строение и плотность древесины сосны и ели: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02. Санкт-Петербург, 2018. 20 с.

Колобов Н.В. Климат Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1968. 252 с.

Коновалов Д.Ю. Качество древесины культур сосны в северной и южной подзонах тайги: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Архангельск, 2007. 16 с.

Краснов А.В., Гурский А.А. Изменение плотности древесины сосны в насаждениях государственной защитной лесной полосы Оренбургского лесхоза // Известия Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2007. № 3. С. 42–44.

Кузьмин С.Р. Особенности древесины у сосны обыкновенной разного происхождения в географических культурах Западной и Средней Сибири // Строение, свойства и качество древесины – 2018: Мат-лы VI Международного симпозиума им. Б.Н. Уголева, посвященного 50-летию Регионального Координационного совета по современным проблемам древесиноведения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2018. С. 126–130.

Кузьмин С.Р., Ваганов Е.А. Анатомические характеристики годичных колец у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 3–12.

Кузьмин С.Р., Роговцев Р.В. Радиальный рост и доля поздней древесины у сосны обыкновенной в географических культурах в Западной и Средней Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 6. С. 113–125.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 201 с.

Лацевич А.В. Свойства древесины сосны обыкновенной разного географического происхождения // Труды БГТУ. Сер.: Лесное хозяйство. 2001. Вып. 9. С. 143–146.

Грошев Б.И., Синицын С.Г., Мороз П.И., Сиперович П.И. Лесотаксационный справочник. М.: Лесная промышленность, 1980. 288 с.

Ломов В.Д., Сухоруков А.С. Особенности анатомического строения древесины сосны в культурах с разной густотой посадки // Экология-2007: Мат-лы конференции. М.: МГУЛ, 2009. С. 62–65.

Марущак В.Н. Биоэкологическая характеристика климатипов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Казахстане: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Екатеринбург, 2007. 22 с.

Марущак В.Н., Максимов С.А. Наследуемость механических свойств древесины у сосны обыкновенной в географических культурах // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 11. С. 65–69.

Мелехов В.И., Бабич Н.А., Корчагов С.А. Качество древесины сосны в культурах. Архангельск: Издательство АГТУ, 2003. 110 с.

Мельник П.Г., Савосько С.В., Станко Я.Н., Дюжина И.А., Степанова О.В. Географическая изменчивость продуктивности и физико-механических свойств древесины сосны обыкновенной // Лесной вестник. 2007. № 6. С. 33–38.

Оводов А.В. Качество древесины сосны в насаждениях, созданных посевом и посадкой: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Архангельск, 2010. 16 с.

Петруша А.К. Технические свойства древесины основных пород БССР. Минск: Госиздат БССР, 1959. 151 с.

Подошвелев Д.А. Динамика изменения физико-механических свойств древесины сосны в зависимости от густоты // Труды БГТУ. Сер. I: Лесное хозяйство. Минск: БГТУ, 2008. Вып. 14. С. 143–146.

Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная промышленность, 1976. 160 с.

Полубояринов О.И., Федоров Р.Б. Влияние климатических факторов на плотность древесины сосны обыкновенной в лесной зоне европейской части СССР // Известия вузов. Лесной журнал. 1985. № 2. С. 5–9.

Ревин А.И., Смольянов А.Н., Старостюк Н.Б. Физико-механические свойства древесины культур сосны различной густоты посадки в Тамбовской области // Известия вузов. Лесной журнал. 2010. № 2. С. 38–43.

Рябоконь А.П., Литаш Н.П. Физико-механические свойства древесины сосны в культурах разной густоты // Лесоведение. 1981. № 1. С. 39–45.

Смирнов В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат, 1968. 531 с.

Тюкавина О.Н., Клевцов Д.Н., Дроздов И.И., Мелехов В.И. Плотность древесины сосны обыкновенной в различных условиях произрастания // Известия вузов. Лесной журнал. 2017. № 6. С. 6–64.
https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.6.56

Усольцев В.А., Цепордей И.С. Квалиметрия фитомассы лесных деревьев: плотность и содержание сухого вещества. Екатеринбург: УГЛТУ, 2020. 178 с.

Щекалев Р.В. Закономерности строения и свойств древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесонасаждениях на европейском северо-востоке: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.02. Архангельск, 2021. 40 с.

Auty D., Achim A., Macdonald E., Cameron A.D., Gardiner B.A. Models for predicting wood density variation in Scots pine // Forestry. 2014. V. 87. № 3. P. 449–458. https://doi.org/10.1093/forestry/cpu005

Downes G.M., Lausberg M., Potts B., Pilbeam D., Bird M., Bradshaw B. Application of the IML resistograph to the infield assessment of basic Density in Plantation Eucalypts // Australian Forestry. 2018. V. 81. № 3. P. 177–185. https://doi.org/10.1080/00049158.2018.1500676

Fabisiak E., Fabisiak B. Relationship of tracheid length, annual ring width, and wood density in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees from different social classes of tree position in the stand // BioResources. 2021. V. 16. № 4. P. 7492–7508. https://doi.org/10.15376/biores.16.4.7492-7508

Gao S., Wang, X., Wiemann M.C. et al. A critical analysis of methods for rapid and non-destructive determination of wood density in standing trees // Annals of Forest Science. 2017. V. 74. P. 27. https://doi.org/10.1007/s13595-017-0623-4

Gil-Moreno B., Manso R., O'Ceallaigh C., Harte A.M. The influence of age on the timber properties and grading of Scots pine and larch in Ireland // Forestry. 2024. V. 97. № 1. P. 133–146. https://doi.org/10.1093/forestry/cpad027

Kimberley M.O., Cown D.J., McKinley R.B., Moore J.R., Dowling L.J. Modelling variation in wood density within and among trees in stands of New Zealand-grown radiata pine // New Zealand Journal of Forestry Science. 2015. V. 45. P. 22. https://doi.org/10.1186/s40490-015-0053-8

Konofalska E., Kozakiewicz P., Buraczyk W., Szeligowski H., Lachowicz H. The technical quality of the wood of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of diverse genetic origin // Forests. 2021. V.12. № 5. P. 619. https://doi.org/10.3390/f12050619

Sharapov E., Demakov Y., Korolev A. Effect of Plantation Density on Some Physical and Technological Parameters of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) // Forests. 2024. V. 15. № 2. P. 233. https://doi.org/10.3390/f15020233

Šilinskas B., Varnagiryte-Kabašinskiene I., Aleinikovas M., Beniušienė L., Aleinikovienė J., Škėma M. Scots pine and Norway spruce wood properties at sites with different stand densities // Forests. 2020. V. 11. № 5. P. 587. https://doi.org/10.3390/f11050587

Szaban J., Jelonek T., Okińczyc A., Kowalkowski W. Results of a 57-Year-Long Research on Variability of Wood Density of the Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) from Different Provenances in Poland // Forests. 2023. V. 14. № 3. P. 480. https://doi.org/10.3390/f14030480

Scots Pine Trees' Sap Wood Density in Trans-Volga Forests of the Mari El Republic

Yu. P. Demakov, E. S. Sharapov*, A. S. Korolev, O. V. Sheykina

Volga State University of Technology,
Lenin sq. 3, Yoshkar-Ola, 424000 Mari El Republic, Russian Federation

**E-mail: sharapoves@volgatech.net*

The relevance of the study is due to the need to improve the accuracy of assessing the quality of the Russia's forests resource potential and the efficiency of its use. That can only be done via an in-depth study of the tree coenopopulations' structure regarding their economically valuable traits, one of which is the basic density of wood. The purpose of the study is to assess the patterns of individual and group variability in the basic sapwood density of Scots pine trees in forest stands of different ages, origins, density and growing conditions located in the Mari El Republic, which will allow to select and subsequently reproduce the most economically promising individuals. The studies were conducted on 13 sample plots in pure, even-aged forest stands. To estimate the value of the basic density of sapwood, which was carried out by stereometric and hydrostatic methods, we used 50 mm long cores, manually extracted with a Pressler borer from 1072 trees at a height of 1.3 m from the base of the trunk. Standard methods of mathematical statistics were used in processing the empirical material. Results. It was found that the value of the estimated parameter varies in trees from 291 to 660 kg m^{-3}, overlapping with the limits established by domestic researchers. It is virtually independent of growing conditions, density and origin of tree stands, rank position of individuals in coenopopulations, width of the annual wood growth and the proportion of the late summer layer in it, and is mainly linked to the age of the trees ($R^2 = 0.9$). It has been proven that the

ecological requirements for environmental conditions are different for trees with different wood density, which is reflected in the nature of their radial annual growth dynamics. A scale has been developed for assessing the economic value of trees in coenopopulations of different ages based on the density of their sapwood. Natural selection of trees based on wood density in coenopopulations that reaches its maximum at the age of 100–110 years does not occur, and thus targeted selection based on this parameter will not subsequently affect the productivity of plantations.

Keywords: Scots pine, trees coenopopulations, wood, density, variability, economically valuable genotypes.

Acknowledgements: The study has been carried out with the financial support from the RSF grant No. 23-16-00220 (https://rscf.ru/project/23-16-00220/) using the equipment of the CCU "Ecology, biotechnology and processes of development of environmentally-friendly energy sources" of the Volga State University of Technology, Yoshkar-Ola.

REFERENCES

Agroklimaticheskie resursy Mariiskoi ASSR, (Agroclimatic resources of the Mari ASSR), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1972, 107 p.

Auty D., Achim A., Macdonald E., Cameron A.D., Gardiner B.A., Models for predicting wood density variation in Scots pine, *Forestry*, 2014, Vol. 87, No. 3, pp. 449–458. https://doi.org/10.1093/forestry/cpu005

Borovikov A.M., Ugolev B.N., *Spravochnik po drevesine* (Wood reference book), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1989, 296 p.

Byusgen M., *Stroenie i zhizn' nashikh lesnykh derev'ev* (The structure and life of our forest trees), Moscow: Goslesbumizdat, 1961, 424 p.

Danilov D.A., Smirnov A.P., Vliyanie struktury drevostoya na plotnost' drevesiny sosny i eli v chernichnom tipe lesa (Effect of stand structure on density of pine and spruce wood in myrtillus forest type), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2014, No. 4, pp. 13–20.

Danilov D.A., Stepanenko S.M., Stroenie i plotnost' drevesiny eli i sosny v plantatsionnykh kul'turakh Leningradskoi oblasti (Structure and density of wood of spruce and pine in forest plantation of Leningrad region), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2013, Issue 204, pp. 35–45.

Demakov Y.P., Demitrova I.P., Nureeva T.V., Simatova T.Y., Vliyanie nachal'noi gustoty i intensivnosti izrezhivaniya drevostoya v kul'turakh sosny na prirost i plotnost' drevesiny (The effect of initial density and thinning intensity of a pine stand on growth and wood density), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2019, No. 2, pp. 26–40.

Demakov Yu.P., *Rezul'taty mnogoletnikh opytov po sozdaniyu i vyrashchivaniyu kul'tur sosny obyknovennoi v Respublike Marii El* (Results of long-term experiments on the creation and cultivation of Scots pine crops in the Republic of Mari El), Yoshkar-Ola: PGTU, 2022, 242 p.

Demakov Yu.P., *Vliyanie faktorov sredy na rost derev'ev v sosnyakakh Respubliki Marii El* (The influence of environmental factors on tree growth in pine forests of the Mari El Republic), Yoshkar-Ola: PGTU, 2023, 480 p.

Downes G.M., Lausberg M., Potts B., Pilbeam D., Bird M., Bradshaw B., Application of the IML resistograph to the infield assessment of basic Density in Plantation Eucalypts, *Australian Forestry*, 2018, Vol. 81, No. 3, pp. 177–185.
https://doi.org/10.1080/00049158.2018.1500676

Fabisiak E., Fabisiak B., Relationship of tracheid length, annual ring width, and wood density in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees from different social classes of tree position in the stand, *BioResources*, 2021, Vol. 16, No. 4, pp. 7492–7508.
https://doi.org/10.15376/biores.16.4.7492-7508

Gao S., Wang, X., Wiemann M.C. et al., A critical analysis of methods for rapid and non-destructive determination of wood density in standing trees, *Annals of Forest Science*, 2017, Vol. 74, p. 27.
https://doi.org/10.1007/s13595-017-0623-4

Gil-Moreno B., Manso R., O'Ceallaigh C., Harte A.M., The influence of age on the timber properties and grading of Scots pine and larch in Ireland, *Forestry,* 2024, Vol. 97, No. 1, pp. 133–146.
https://doi.org/10.1093/forestry/cpad027

GOST 16483.1-84.

Grinin A.S., Orekhov N.A., Novikov V.N., *Matematicheskoe modelirovanie v ekologii* (Mathematical modeling in ecology), Moscow: YuNITI-Dana, 2003, 269 p.

Groshev B.I., Sinitsyn S.G., Moroz P.I., Seperovich I.P., *Lesotaksatsionnyi spravochnik* (Forest Taxation Guide), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 288 p.

Kimberley M.O., Cown D.J., McKinley R.B., Moore J.R., Dowling L.J., Modelling variation in wood density within and among trees in stands of New Zealand-grown radiata pine, *New Zealand Journal of Forestry Science*, 2015, Vol. 45, pp. 22. https://doi.org/10.1186/s40490-015-0053-8

Kolobov N.V., *Klimat Srednego Povolzh'ya* (Climate of the Middle Volga Region), Kazan: Izd-vo Kazanskogo universiteta, 1968, 252 p.

Konofalska E., Kozakiewicz P., Buraczyk W., Szeligowski H., Lachowicz H., The technical quality of the wood of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of diverse genetic origin, *Forests*, 2021, Vol. 12, No. 5, p. 619. https://doi.org/10.3390/f12050619

Konovalov D.Yu., *Kachestvo drevesiny kul'tur sosny v severnoi i yuzhnoi podzonakh taiga. Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk* (Quality of wood of pine crops in the northern and southern subzones of the taiga: author's abstract. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Arkhangelsk, 2007, 16 p.

Krasnov A.V., Gurskii A.A., Izmenenie plotnosti drevesiny sosny v nasazhdeniyakh gosudarstvennoi zashchitnoi lesnoi polosy Orenburgskogo leskhoza (Pine timber density variations in the state forest shelterbelts of the Orenburg Forest enterprise), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2007, No. 3, pp. 42–44.

Kurnaev S.F., *Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR* (Zoning of forest sites in the USSR), Moscow: Nauka, 1973, 203 p.

Kuz'min S.R., Osobennosti drevesiny u sosny obyknovennoi raznogo proiskhozhdeniya v geograficheskikh kul'turakh Zapadnoi i Srednei Sibiri (Wood features of Scots pine of different origin in the provenance trials in Western and Central Siberia), *Wood structure, properties and quality – 2018, in honor of B.N. Ugolev*, Proc. of The 6-th RCCWS International Symposium dedicated to the 50th anniversary of the Regional Coordinating Council of Wood Science, Krasnoyarsk, September 10–16, 2018, Novosibirsk: FUE "Publishing House SB RAS", pp. 126–130.

Kuzmin S.R., Rogovtsev R.V., Radial'nyi rost i dolya pozdnei drevesiny u sosny obyknovennoi v geograficheskikh kul'turakh v Zapadnoi i Srednei Sibiri (Radial growth and percent of latewood in Scots pine provenance trials in Western and Central Siberia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 6, pp. 113–125.

Kuz'min S.R., Vaganov E.A., Anatomicheskie kharakteristiki godichnykh kolets u sosny obyknovennoi v geograficheskikh kul'turakh Priangar'ya (The Anatomic Characteristics of Scots Pine Tree Rings in Provenances in the Angara River Basin), *Lesovedenie*, 2007, No. 4, pp. 3–12.

Latsevich A.V., Svoistva drevesiny sosny obyknovennoi raznogo geograficheskogo proiskhozhdeniya (Properties of Scots pine wood of different geographical origins), *Trudy BGTU. Seriya: Lesnoe khozyaistvo*, 2001, Issue 9, pp. 143–146.

Lomov V.D., Sukhorukov A.S., Osobennosti anatomicheskogo stroeniya drevesiny sosny v kul'turakh s raznoi gustotoi posadki (Peculiarities of the anatomical structure of pine wood in crops with different planting densities), *Ekologiya-2007* (Ecology-2007), Conf. Proc., Moscow: MGUL, 2009, pp. 62–65.

Marushchak V.N., *Bioekologicheskaya kharakteristika klimatipov sosny obyknovennoi (Pinus sylvestris L.) v Kazakhstane. Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk*. (Bioecological characteristics of climatypes of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Kazakhstan. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Ekaterinburg, 2007, 22 p.

Marushchak V.N., Maksimov S.A., Nasleduemost' mekhanicheskikh svoistv drevesiny u sosny obyknovennoi v geograficheskikh kul'turakh (Heritability of mechanical properties of Scots pine wood in provenance trials), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2014, No. 11, pp. 65–69.

Melekhov V.I., Babich N.A., Korchagov S.A., *Kachestvo drevesiny sosny v kul'turakh* (The quality of pine wood in crops), Arkhangelsk: Izd-vo Arangel'skogo gos. tekh universiteta, 2003, 110 p.

Mel'nik P.G., Savos'ko S.V., Stanko Ya.N., Dyuzhina I.A., Stepanova O.V., Geograficheskaya izmenchivost' produktivnosti i fiziko-mekhanicheskikh svoistv drevesiny sosny obyknovennoi (Geographic variability of productivity and physical and mechanical properties of Scots pine wood), *Lesnoi vestnik*, 2007, No, 6, pp. 33–38.

Ovodov A.V., *Kachestvo drevesiny sosny v nasazhdeniyakh, sozdannykh posevom i posadkoi: Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk* (Timber quality of pine plantations grown from saplings and from seeds. Extended abstract of candidate's agric. sci. thesis), Arkhangelsk: SAFU, 2010, 16 p.

Petrusha A.K., *Tekhnicheskie svoistva drevesiny osnovnykh porod BSSR* (Technical properties of wood of the main species of the BSSR), Minsk: Gosizdat BSSR, 1959, 151 p.

Podoshvelev D.A., Dinamika izmeneniya fiziko-mekhanicheskikh svoistv drevesiny sosny v zavisimosti ot gustoty (Dynamics of changes in physical and mechanical properties of pine wood depending on density), *Trudy BGTU. Seriya I. Lesnoe khozyaistvo*, Minsk: BGTU, 2008, Issue 14, pp. 143–146.

Poluboyarinov O.I., Fedorov R.B., Vliyanie klimaticheskikh faktorov na plotnost' drevesiny sosny obyknovennoi v lesnoi zone evropeiskoi chasti SSSR (The influence of climatic factors on the density of Scots pine wood in the forest zone of the European part of the USSR), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 1985, No. 2, pp. 5–9.

Poluboyarinov O.I., *Plotnost' drevesiny* (The density of wood), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1976, 160 p.

Revin A.I., Smol'yanov A.N., Starostyuk N.B., Fiziko-mekhanicheskie svoistva drevesiny kul'tur sosny razlichnoi gustoty posadki v Tambovskoi oblasti (Physical-mechanical Wood Properties of Pine Culture of Different Planting Density in Tambov Region), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2010, No. 2, pp. 38–43.

Ryabokon' A.P., Litash N.P., Fiziko-mekhanicheskie svoistva drevesiny sosny v kul'turakh raznoi gustoty (Physical and mechanical properties of pine wood in plantations of different density), *Lesovedenie*, 1981, No. 1, pp. 39–45.

Sharapov E., Demakov Y., Korolev A., Effect of Plantation Density on Some Physical and Technological Parameters of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.), *Forests*, 2024, Vol. 15, No. 2, pp. 233. https://doi.org/10.3390/f15020233

Shchekalev R.V., *Zakonomernosti stroeniya i svoistv drevesiny sosny obyknovennoi (Pinus sylvestris L.) v lesonasazhdeniyakh na evropeiskom severo-vostoke. Avtoref. diss. d-ra s.-kh. nauk* (Patterns of structure and properties of Scots pine wood (*Pinus sylvestris* L.) in forest plantations in the European northeast. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Arkhangelsk, 2021, 40 p.

Šilinskas B., Varnagiryte-Kabašinskiene I., Aleinikovas M., Beniušienė L., Aleinikovienė J., Škėma M., Scots pine and Norway spruce wood properties at sites with different stand densities, *Forests*, 2020, Vol. 11, No. 5, p. 587. https://doi.org/10.3390/f11050587

Smirnov V.N., *Pochvy Mariiskoi ASSR, ikh genezis, evolyutsiya i puti uluchsheniya* (Soils of the Mari ASSR, their genesis, evolution and ways of improvement), Yoshkar-Ola: Marknigoizdat, 1968, 531 p.

Szaban J., Jelonek T., Okińczyc A., Kowalkowski W., Results of a 57-Year-Long Research on Variability of Wood Density of the Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) from Different Provenances in Poland, *Forests*, 2023, Vol. 14, No. 3, p. 480. https://doi.org/10.3390/f14030480

Tyukavina O.N., Klevtsov D.N., Drozdov I.I., Melekhov V.I., Plotnost' drevesiny sosny obyknovennoi v razlichnykh usloviyakh proizrastaniya (Wood Density of Scots Pine in Different Growth Conditions), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2017, No. 6, pp. 6–64. https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.6.56

Usol'tsev V.A., Tsepordei I.S., *Kvalimetriya fitomassy lesnykh derev'ev: plotnost' i soderzhanie sukhogo veshchestva* (Qualimetry of forest tree biomass: density and dry matter content), Ekaterinburg: UGLTU, 2020, 178 p.

Zaitsev D.A., *Vliyanie struktury khvoinykh dendrotsenozov na stroenie i plotnost' drevesiny sosny i eli. Avtoref. dis. kand. s.-kh. nauk* (The influence of the structure of coniferous dendrocenoses on the structure and density of pine and spruce wood. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Saint Petersburg, 2018, 20 p.

Zaitsev G.N., Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh (Mathematical analysis of biological data), Moscow: Nauka, 1991, 183 p.

Zhilkin B.D., K voprosu o vliyanii uslovii mestoproizrastaniya na anatomicheskoe stroenie, fizicheskie i mekhanicheskie svoistva drevesiny sosny (On the influence of growing conditions on the anatomical structure, physical and mechanical properties of pine wood), *Trudy Bryanskogo lesnogo instituta*, 1936, Vol. 1, pp. 29–56.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 28–40

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*182.21*

СТРУКТУРА ЛИПОВЫХ СООБЩЕСТВ НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2025 г. Е. В. Лелекова*

Вятский государственный университет, ул. Московская, д. 36, Киров, 610000 Россия

**E-mail: LelekovaEV1980@mail.ru*

Поступила в редакцию 29.03.2024 г.
После доработки 30.10.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

На территории восьми кварталов государственного заказника “Бушковский лес”, располагающегося на северо-восточной границе гемибореальных широколиственно-хвойных лесов, описана структура четырех групп насаждений: липового леса с елью и березой, елово-березово-липового, вязово-липового и березово-липового леса. Многопородный состав сложен липой сердцевидной, елью, сосной, пихтой, вязом, кленом остролистным, ясенем, березой, осиной и ольхой серой. Установлена высокая поливариантность онтогенеза липы в условиях низкой инсоляции и высокой влажности сообществ. Выявлены следующие жизненные формы: одноствольное, порослеобразующее, куртинообразующее, немного- и многоствольное деревья, факультативный стланик. Определены категории жизненности деревьев, установлены индексы состояния древостоев. Средний показатель в значении 0.9: особи описаны как “здоровые”, со значениями, близкими к нижней границе. Большинство насаждений двухъярусные с перспективными особями широколиственных пород клена и вяза, которые постепенно внедряются в первый ярус. Оценено естественное возобновление в разных типах сообществ. Самый ресурсоемкий в плане развития – подрост вяза и клена. Индекс жизненного состояния подроста вяза не ниже 91%; все особи благонадежны и равномерно распределены. В 71% сообществ подрост этой породы средней густоты. Подрост клена – благонадежный, здоровый, с индексом жизненного состояния более 87%. Равномерно распределен в 62% насаждений, в 67% сообществ возобновление средней густоты. У ели подрост ослаблен в 86% случаев, минимальный индекс жизненного состояния – 33%. Только в 10% насаждений подрост этой породы средней густоты. Самый неблагонадежный в плане развития – подрост липы: 71% особей с сомнительной жизненностью, 29% усыхают. Лишь в 10% сообществ подрост липы в количестве чуть более двух тысяч на гектар; в остальных он определен как редкий, до полутора тысяч. Полученные данные могут служить основой для анализа динамики показателей развития сообществ и мониторинга их трансформации вблизи границ их естественного распространения.

Ключевые слова: *заказник “Бушковский лес”, структура сообществ, естественное возобновление, широколиственно-хвойные леса, липа сердцевидная.*

DOI: 10.31857/S0024114825010035 **EDN:** EDQUQD

Липовые леса – насаждения с преобладанием различных видов липы в древостое. Чистые липняки довольно редки. Большей частью эта порода входит в состав смешанных лесов: сложных, многопородных, многоярусных сообществ, с большим видовым разнообразием. В соответствии с современной концепцией и подходами к классификации наземных экосистем (Биоразнообразие биомов России, 2020) Вятско-Камский биом широколиственно-хвойных лесов, в котором располагается Кировская область в целом, входит в состав биомов гемибореальных широколиственно-хвойных и подтаежных мелколиственных лесов. Границы их очень неровные. Липовые леса заказника “Бушковский лес” произрастают на их северо-восточной границе. Липа совместно с елью, пихтой, березой, осиной, вязом и другими породами слагает в них первый ярус древостоя.

Липовые насаждения сегодня изучаются с разных позиций (Василевич, Бибикова, 2002; Давиденко и др., 2008; Дорогова, Жукова, 2009; Дунаева, 2009; Литвинова, Стоноженко, 2015; Кадетов, 2017; Burhan et al., 2018; Черненькова и др., 2018; Прохоренко и др., 2019; и др.). Цель нашего исследования – изучить структуру лесных фитоценозов с разной долей участия липы на северо-восточной границе широколиственно-хвойных лесов. Первостепенными задачами выступают характеристика ярусной структуры и жизненного состояния древостоев, а также оценка естественного возобновления под их пологом.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Территория заказника включает 85 кварталов, занятых широколиственно-пихтово-еловыми лесами со значительной примесью широколиственных видов деревьев, богатых подлеском, с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе дубравного широкотравья и слабым развитием мохового покрова. Почвы заказника богаты органикой и хорошо структурированы.

В связи с постановлением Правительства Кировской области от 03.07.2007 г. № 99/281 о создании государственного природного заказника регионального значения “Бушковский лес” (с изменениями на 16 февраля 2016 года), определены 14 кварталов с полным запретом хозяйственной и лесохозяйственной деятельности (20, 24, 52, 59, 60, 62, 70, 78, 81, 85, 86, 96, 97, 122). Кроме того, по результатам научных исследований 2018 г. с участием автора запрет на лесохозяйственные мероприятия дополнительно наложен в отношении восьми кварталов (31, 32, 40, 57, 67, 119, 120, 126). Настоящее исследование проведено в течение вегетационного периода 2019 г. в 21 выделе 8 кварталов, где в древостое присутствует липа (рис.).

Оценку состояния насаждений проводили по общепринятым методикам (Ипатов, Мирин, 2008) путем заложения в наиболее типичных участках фитоценозов пробных площадок по 100 м^2 (4–5 в каждой ассоциации). Формулы древостоев определяли по составу слагающих пород. Жизненные формы липы характеризовали с учетом подходов А.А. Чистяковой (1988). Растительные сообщества определяли по общности породного состава древостоя на стадиях приспевания и спелости и доминант в травянистом ярусе. В группы они объединены по доминирующей породе в древостое и содоминирующим с разной долей участия в нем. При участии породы в размере 10% она определена как сопутствующая; при меньшей доле – как примесь. В соответствии с наставлениями по отводу и таксации лесосек в лесах РФ, утвержденными приказом Федеральной службы лесного хозяйства РФ от 15.06.1993 г. № 155, к деревьям относили растения с диаметром ствола со ступени толщины 8 см на высоте 1.3 м от комля.

При определении категорий состояния деревьев руководствовались постановлением Правительства РФ “О правилах санитарной безопасности в лесах” от 20.05.2017 г. № 607 и методическими предложениями по созданию системы постоянных пробных площадей (Рысин и др., 1988). Используя предложенную шкалу совокупности признаков: ажурности, формы и целостности коры, годичного прироста по высоте, состояния и расположения ветвей, ствола и корней, наличия древесных стволовых вредителей и дереворазрушающих грибов, обследованные особи распределили на здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, усыхающие, свежий (включая остолопы) и старый сухостой. Индексы жизненного состояния оценивали для древостоев в целом. Деревьям присваивали определенный балл по категории жизненности: здоровые (1.0), ослабленные (0.7), сильно ослабленные (0.4), усыхающие (0.1), свежий и старый сухостой (0). Расчет индекса жизненного состояния древостоя по числу деревьев (In) производили по формуле (Лесные экосистемы..., 1990):

$$In = \frac{n_1 + 0.7n_2 + 0.4n_3 + 0.1n_4}{n}, \quad (1)$$

где n_1 – число здоровых; n_2 – ослабленных; n_3 – сильно ослабленных; n_4 – усыхающих деревьев на исследуемой площади; n – общее число деревьев (включая сухостой) на площади. При индексе 1.7–0.8 жизненное состояние древостоя оценивали как “здоровое”, при 0.79–0.5 – “ослабленное”, при 0.49–0.2 – “сильно ослабленное”. Индексов со значениями ниже указанных в исследовании не выявлено.

Распределение подроста по высоте проводили в соответствии с категорией крупности: мелкий – до 0.5 м, средний – 0.6–1.5 м, крупный – более 1.5 м (к этой же категории относили молодняк с диаметром ствола менее 8 см).

Успешность лесовозобновления оценивали по породам с применением следующих коэффициентов: для мелкого подроста – 0.5, для среднего – 0.8, для крупного – 1.0. Итоговое число подроста (ΣN) с учетом пересчета мелкого и среднего в крупный рассчитывали по формуле: где $N_м$, $N_{ср}$ и $N_{кр}$ – количество экземпляров мелкого, среднего и крупного подроста соответственно. По результатам определяли категорию подроста: редкий – до 2 тыс./га, средней густоты – 2–8 тыс./га, густой – более 8 тыс./га. По категориям жизнеспособности его подразделяли на благонадежный (здоровый), сомнительный (угнетенный, поврежденный), усыхающий (отмирающий) и сухой. Распределение подроста по площади характеризовали в зависимости от встречаемости (отношения количества

Рис. Квартальная сетка территории государственного природного заказника “Бушковский лес” с указанием обследованных кварталов.

учетных площадок с растениями к общему количеству учетных площадок, заложенных при исследовании, выраженного в процентах): равномерный – встречаемость свыше 65%, неравномерный – 40–65% и групповой – не менее 10 штук мелких или 5 штук средних и крупных экземпляров жизнеспособного подроста (Инструкция, 1984).

Индекс жизненного состояния молодых особей (L) рассчитывали по формуле:

$$L = \frac{100n_1 + 70n_2 + 10n_3}{N}, \qquad (2)$$

где n_1, n_2, n_3 – число благонадежных, сомнительных и усыхающих экземпляров на 1 га соответственно; N – общее число экземпляров (включая сухие) на 1 га. Жизненное состояние подроста оценивали здоровым при значении L 80–100%, ослабленным – 50–79%, сильно ослабленным – 20–49% и нежизнеспособным – при показателях в значении от 0 до 19%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе полевых работ в течение вегетационного периода 2019 г. чистых липняков на обследованной территории заказника не выявлено. Липа образует здесь смешанные леса с участием хвойных – ели обыкновенной, сосны обыкновенной, пихты сибирской; широколиственных – вяза гладкого и вяза шершавого, клена остролистного, ясеня обыкновенного и мелколиственных пород – березы повислой, осины и ольхи серой.

Главная порода в лесорастительных условиях региона – ель. После засушливого периода вегетации

2010 г. значительная часть особей генеративного онтогенетического состояния в заказнике погибла. Во всех обследованных фитоценозах отмечен высокий процент сухостойных особей и валежа. Пихта встречается редко. Сосна на территории заказника в основном в искусственных посадках и в обследованных насаждениях не встречается.

Мелколиственные породы входят в состав как первого, так и второго ярусов древостоя. В условиях повышенной влажности и низкой освещенности сообществ заказника они в значительной степени поражены биодеструкторами и ухудшают общую санитарную обстановку. Присутствие березы в первом ярусе может быть следствием сплошных и выборочных рубок в послевоенные годы: как пионерный вид, она активно занимала пространство на осветленных участках. Высока доля участия клена и вязов в формировании второго яруса. Вяз гладкий встречается реже, чем вяз шероховатый; ясень единичен.

Значительную роль в формировании обследованных древостоев выполняет липа. Для нее характерна высокая поливариантность онтогенеза в целом, поэтому в условиях заказника она встречается в виде нескольких жизненных форм. При этом в каждом из описанных сообществ представлено большинство из возможных (по представлениям А.А. Чистяковой, 1978), что подтверждает положение о высокой экологической толерантности вида.

Так, одноствольные деревья встречаются повсеместно. В основном это особи зрелого и старого генеративного онтогенетических состояний. Наличие участков с явным преобладанием одноствольных деревьев, возможно, говорит о лучших условиях освещения в прошлом. Это позволяло семенам прорастать, а молодым особям сохранять хорошую жизненность. Осветление стволов у особей этой жизненной формы в результате усыхания и вывала соседних деревьев, по-видимому, способствует пробуждению почек в их основании и развитию также вегетативно неподвижной жизненной формы – порослеобразующего дерева. Жизнеспособность почек у липы сохраняется достаточно долго, поэтому одноствольные особи в зрелом генеративном состоянии с молодыми вегетативными побегами встречаются часто и повсеместно.

Малую вегетативную подвижность проявляют немного- и многоствольные деревья. Длина ксилоризомов между двумя стволами обследованных немногоствольных особей варьировала от нескольких сантиметров до 0.3 м. Часто встречались разновозрастные побеги в составе немногоствольного организма: на незначительном расстоянии от особи средне- и старовозрастного генеративного состояний развивается молодая вегетативная или генеративная. Многоствольные деревья-кусты состоят из 3–8 стволов, примерно одинаковых по диаметру.

Куртинообразующее дерево и факультативный стланик – самые распространенные вегетативно подвижные длинноксилоризомные жизненные формы на обследованной территории. В первом случае в составе куртины формируется хотя бы одна генеративная особь; во втором все образования остаются вегетативными. Разрастаясь в условиях затенения заказника, особи этих жизненных форм долгое время проявляют стратегию патиента с сохранением жизненного потенциала вида. При смене условий на благоприятные, например, улучшение режима освещения и отпад ослабленных побегов, виргинильные особи могут продолжить развитие и перейти в генеративное онтогенетическое состояние. Кроме того, из почек на ксилоризомах разной длины формируется перспективное в плане лесовозобновления вегетативное потомство.

Дугообразно изогнутые побеги в составе особей куртинообразующих и многоствольных жизненных форм отмечены в насаждениях с низкой освещенностью и высокой сомкнутостью крон древесного яруса (0.8–0.9). Тонкоствольные побеги наклоняются вершиной и могут находиться в таком состоянии не один год. Пазушные почки на их надземных участках реализуются в небольшие ортотропные побеги. В большинстве случаев они не укореняются, возвышаясь над поверхностью почвы. Питание при этом осуществляется за счет связи с материнской особью. Во влажных условиях заказника в единичных случаях мы наблюдали полегание надземных участков некоторых молодых побегов и их укоренение. Именно так формируются эпигеогенные корневища, которые впоследствии погружаются в почву и засыпаются богатым лиственным опадом. В результате реализации их пазушных почек в будущем могут развиться перспективные жизнеспособные прямостоячие особи. Наиболее угнетенных жизненных форм липы (одно- и многоствольных торчков) на территории обследованных кварталов не обнаружено.

В результате полевых исследований выявлено и описано четыре группы насаждений: липовый лес с елью и березой, березово-липовый, елово-березово-липовый и вязово-липовый леса, представленные 17 различными растительными сообществами. Четыре из них описаны в двух выделах; различия заключаются в возрасте пород, слагающих древостой, и характеристиках подроста (табл.).

Самые распространенные из описанных – березово-липовые леса. Они отмечены в 80% обследованных выделов. Доля елово-березово-липовых лесов составляет 10%. Вязово-липовые и липовые леса с елью и березой наиболее редкие (по 5% от общего числа). Подлесок у всех насаждений разрежен и сложен в основном рябиной, черемухой, бересклетом и жимолостью.

Таблица. Показатели обследованных растительных сообществ заказника

№	Растительное сообщество	Древостой			Подрост															
		In	СК	Яр	клен				вяз				ель				липа			
					Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП
1	Липовый лес с елью и березой щитовниково-снытевый 8Лп1Б1Е (52 квартал/1 выдел)	0.6	0.8	2	97	С	Б	Рм	92	С	Б	Рм	64	Р	См	Нр	57	Р	См	Нр
2	Березово-липовый лес с примесью ели и пихты снытевый 8Лп2Б+Е+П (96 квартал/16 выдел)	1.4	0.8	2	94	С	Б	Рм	94	Р	Б	Нр	68	Р	Б	Нр	47	Р	См	Гр
3	Березово-липовый лес с примесью ели и пихты снытевый 8Лп2Б+Е+П (96 квартал/7 выдел)	1.4	0.7	2	94	С	Б	Нр	92	С	Б	Рм	71	Р	См	Нр	52	Р	См	Гр
4	Березово-липовый лес с примесью ели и пихты разнотравный 7Лп3Б+Е+П (59 квартал/3 выдел)	0.76	0.7	1	94	С	Б	Рм	90	С	Б	Рм	76	Р	Б	Гр	56	Р	См	Гр
5	Березово-липовый лес с примесью осины и ели снытевый 6Лп4Б+Ос+Е (60 квартал/9 выдел)	1.5	0.7	2	94	С	Б	Нр	96	С	Б	Рм	75	Р	Б	Гр	52	Р	См	Гр
6	Березово-липовый лес с примесью осины и ели разнотравный 7Лп3Б+Ос+Е (97 квартал/2 выдел)	1.2	0.9	2	89	С	Б	Рм	91	С	Б	Рм	53	Р	См	Гр	34	Р	См	Гр
7	Березово-липовый лес с примесью осины и ели разнотравный 8Лп2Б+Ос+Е (70квартал/15 выдел)	0.8	0.7	2	96	Р	Б	Нр	95	Р	Б	Нр	67	Р	Б	Гр	48	Р	См	Гр

Таблица. Продолжение

№	Растительное сообщество	Древостой			Подрост															
					клен				вяз				ель				липа			
		In	СК	Яр	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП
8	Березово-липовый лес с примесью ольхи серой и ели щитовниково-снытевый 7Лп3Б+Олс+Е (52квартал/12 выдел)	1.5	0.8	2	93	С	Б	Рм	98	С	Б	Рм	72	Р	См	Гр	36	Р	См	Гр
9	Березово-липовый лес с елью разнотравный 6Лп3Б1Е (59 квартал/5выдел)	0.6	0.8	2	96	С	Б	Рм	92	С	Б	Рм	59	Р	См	Гр	34	Р	См	Гр
10	Березово-липовый лес с елью разнотравный 6Лп3Б1Е (97 квартал/21 выдел)	0.6	0.9	2	94	С	Б	Рм	94	С	Б	Рм	62	Р	См	Гр	32	Р	У	Гр
11	Березово-липовый лес с елью щитовниково-снытевый 6Лп3Б1Е (70 квартал/14 выдел)	0.6	0.9	2	96	С	Б	Рм	93	С	Б	Рм	54	Р	У	Гр	28	Р	У	Гр
12	Березово-липовый лес с елью щитовниково-снытевый 6Лп3Б1Е (60 квартал/7 выдел)	0.6	0.8	2	96	С	Б	Рм	93	С	Б	Рм	56	Р	См	Гр	26	Р	У	Гр
13	Березово-липовый лес с елью снытевый 5Лп4Б1Е (52 квартал/6 выдел)	0.71	0.7	2	98	С	Б	Рм	95	С	Б	Рм	65	Р	См	Гр	42	Р	См	Гр
14	Березово-липовый лес с елью и примесью осины снытевый 6Лп3Б1Е+Ос (70 квартал/ 1 выдел)	0.6	0.9	1	87	Р	Б	Нр	91	С	Б	Рм	56	Р	См	Гр	24	Р	У	Гр
15	Березово-липовый лес с елью и примесью осины медуницево-снытевый 6Лп3Б1Е+Ос (96 квартал/ 19 выдел)	0.64	0.7	1	94	Р	Б	Нр	92	С	Б	Рм	61	Р	См	Гр	31	Р	См	Гр

Таблица. Окончание

№	Растительное сообщество	Древостой			Подрост															
		In	СК	Яр	клен				вяз				ель				липа			
					Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП	Ind	КП	КЖ	РП
16	Березово-липовый лес с елью и примесью пихты снытевый 6Лп3Б1Е+П (59 квартал/ 18 выдел)	0.9	0.9	2	96	С	Б	Рм	96	Г	Б	Рм	56	Р	См	Гр	28	Р	У	Гр
17	Березово-липовый лес с елью и примесью пихты щитовниково-пролесниковый 7Лп2Б1Е+П (45 квартал/ 6 выдел)	1.0	0.8	1	97	Г	Б	Рм	96	С	Б	Рм	54	Р	См	Гр	31	Р	У	Гр
18	Березово-липовый лес с елью и осиной с примесью пихты снытевый 5Лп3Б1Е1Ос+П (59 квартал/ 16 выдел)	0.9	0.7	1	95	Г	Б	Рм	98	Г	Б	Рм	33	Р	У	Гр	34	Р	См	Гр
19	Елово-березово-липовый лес с примесью осины щитовниковый 5Лп3Б2Е+Ос (59 квартал/13 выдел)	1.0	0.7	1	96	Р	Б	Нр	95	Р	Б	Нр	81	С	Б	Нр	64	Р	См	Нр
20	Елово-березово-липовый лес с примесью вяза разнотравный 5Лп3Б2Е+В (59 квартал/ 8 выдел)	1.4	0.7	1	96	Р	Б	Нр	96	Р	Б	Нр	83	С	Б	Нр	62	С	См	Нр
21	Вязово-липовый лес с примесью ели, березы и осины щитовниково-снытевый 8Лп2В+Е+Б+Ос (34 квартал/ 1 выдел)	1.0	0.7	1	98	С	Б	Нр	92	С	Б	Нр	64	Р	См	Г	52	Р	См	Гр
Среднее значение		In = 0,9 ± 0,07			Ind = 94,8 ± 0,6				Ind = 93,9 ± 0,5				Ind = 63,3 ± 2,5				Ind = 41,4 ± 2,8			

Условные обозначения: In – индекс жизненного состояния древостоя; Яр – число ярусов; СК – общая сомкнутость крон древостоя; Ind – индекс жизненного состояния подроста (в %); КП – категория подроста по густоте (Р – редкий, С – средней густоты; Г – густой); КЖ – категория жизнеспособности (Б – благонадежный, См – сомнительный); РП – распределение по площади (Рм – равномерное, Нр – неравномерное, Гр – групповое).

Все сообщества достаточно темные: сомкнутость крон древостоев составляет от 0.7 до 0.9. Повсеместное выпадение сухостойных елей и старовозрастных лип приводит к изреживанию древостоев и появлению окон, но общие условия освещения в насаждениях не улучшаются: подрастающие клены и вязы слагают густой полог из разновозрастных особей и входят в состав второго яруса насаждений.

В липовом с елью и березой лесу в первом ярусе сложного древостоя преобладает липа старогенеративного онтогенетического состояния, возрастом более 180 лет. Это ослабленные и сильно ослабленные особи со значительными повреждениями стволов морозобойными трещинами, дуплами и гнилью. На единичных особях отмечена неккера перистая. Возраст елей в первом ярусе – около 140 лет; большинство особей сильно ослаблены и усыхают. Второй ярус также сложен в основном липой, участие ели и березы значительно меньше. Возраст деревьев этого яруса около 80 лет. Сомкнутость крон первого яруса в результате выпадения сухостойных елей составляет 0.3. Величина показателя с учетом обоих ярусов составляет 0.8. Общее для всех сообществ группы *березово-липовых лесов* – высокая сомкнутость крон древесного яруса и полога из доминирующих в подросте клена и вяза. Древостой сложен разновозрастной липой и в разной степени елью, пихтой, березой, осиной и ольхой серой. Особи мелколиственных пород в генеративном онтогенетическом состоянии значительно поражены грибными заболеваниями. Возраст ели и липы в среднем составляет 70–90 лет. В некоторых сообществах присутствует липа возрастом 118 лет, реже – 160 лет. Общая сомкнутость крон в 41% насаждений составляет 0.7; в 29% – 0.8; в 30% – 0.9 от единицы. 70% насаждений березово–липовых сообществ двухъярусные. Второй ярус разреженный; его, как правило, слагают клены и вязы молодого генеративного онтогенетического состояния, реже – липы. В состав одноярусного древостоя *елово-березово-липовых лесов* как примесь входят осина или вяз. Пихта единична. Сомкнутость крон 0.7. Возраст ели и липы в среднем 100 и 60–80 лет соответственно. В *вязово-липовом лесу* как примесь в одноярусном древостое отмечены ель, береза и осина. Единично присутствует клен. Сомкнутость крон 0.7. Липе около 90 лет, ели – более 110.

Индексы жизненного состояния древостоев в 57% исследованных насаждений находятся в диапазоне значений 1.7–0.8, что соответствует категории здоровых. 43% древостоев ослаблены (In = 0.79–0.5). Значения показателей снижает наличие пораженных биодеструкторами осин и старовозрастных лип. Кроме того, главная порода – ель – на территории заказника в целом сильно угнетена: наряду с ослабленными особями процент свежего и старого сухостоя этой породы достаточно высокий. Среднее значение индексов жизненного состояния древостоев соответствует значению 0.9, что приближается к нижней границе значения показателя.

62% всех исследуемых насаждений двухъярусные. Второй ярус формируется в основном из широколиственных пород клена и вяза, которые постепенно занимают в нем лидирующее положение и внедряются в состав первого яруса. Под влиянием этих процессов происходит перестройка видового состава и структуры сообществ в целом. Особи старого генеративного онтогенетического состояния в древостое встречаются крайне редко. Постепенное продвижение границы распространения широколиственных пород на север и их закрепление там может быть связано с наступлением длительного периода более мягких зим без экстремальных холодов и плотным высоким снеговым покровом. Все это защищает молодой подрост и не истощает разновозрастные вегетирующие особи, которые постепенно переходят в генеративное состояние.

В 29% двухъярусных насаждений второй ярус слагают молодые генеративные и вегетативные особи клена и вяза (сообщества 6, 9–13, см. таблицу). Кроме того, эти породы формируют в них густой многоярусный полог из среднего и крупного благонадежного подроста. Мелкий подрост их рассеян и немногочислен. Возобновление ели ослаблено: мелкий подрост ее единичен, крупный и средний – угнетены. Мелкого подроста липы практически нет; средний и крупный ослаблен и зачастую дугообразно изогнут. В настоящий момент доля участия липы в древостое этих насаждений составляет от 50 до 70%. Однако со временем в них возможна смена породного состава и формирование двухъярусных клено- и вязо-липняков с березой как содоминантой в первом ярусе и примесью ели. Доля примеси из осины и ели значительно снижается из-за выпадения пораженных и сухостойных особей.

В 19% всех обследованных двухъярусных сообществ второй ярус формируется в основном за счет подрастающих вязов (сообщества 3, 5, 8, 16). Полог из молодых вязов густой. Средний и крупный подрост породы благонадежный. Во всех насаждениях в подросте присутствует клен. По численности он уступает вязу, однако средние и крупные молодые особи этой породы также благонадежны. Естественное возобновление липы крайне подавлено: мелкий подрост единичен и рассеян, средний сильно разрежен, угнетен и часто изогнут, сомнителен и неблагонадежен. Средний и крупный еловый подрост в насаждениях с сомкнутостью крон 0.7 благонадежный; по численности преобладает над таковым в насаждениях с сомкнутостью 0.8–0.9. Мелкий подрост ели во всех насаждениях рассеян

и угнетен, о чем свидетельствуют многочисленные перевершинивания, пожелтевшая хвоя и оголенные нижние ветви с лишайниками рода гипогимния. С учетом неудовлетворительного возобновления липы и ели в данных насаждениях в будущем также возможна смена породного состава древостоя на вязо- и клено-липняки с березой и елью.

В 5% двухъярусных насаждений (сообщество 2) во втором ярусе доминирует клен. Сомкнутость крон деревьев верхнего яруса 0.8. Подрост клена в данном насаждении формирует густой полог из разновозрастных благонадежных особей. Быстрое его развитие угнетает естественное возобновление хвойных пород и липы: перспективным в плане развития представляется только их крупный подрост, ранее развивавшийся в более благоприятных условиях освещения. Мелкий подрост сильно разрежен и в основном неперспективен. Возобновление липы подавлено. Вяз присутствует в подросте с гораздо меньшей долей участия, чем клен. Благонадежным у этой породы также является подрост средней и крупной категорий. При относительно невысоком возрасте лип в материнском древостое в будущем здесь также возможна трансформация сообщества на двухъярусный клено-липняк с березой, с примесью хвойных и крайне бедным флористическим составом в травяно-кустарничковом ярусе и подлеске.

В 9% ассоциаций второй ярус сложен в основном липой. В него также выходят клен и вяз вегетативного и молодого генеративного онтогенетических состояний (сообщества 1 и 7). Возраст липы в первом ярусе этих насаждений составляет от 118 до 188 лет, во втором – 73–78 лет; доля участия липы в древостое – 80%. Выпадение сухостойных елей и старовозрастных лип создает условия для выхода лип в первый ярус, а также перспективное развитие кленов и вязов во втором. Последние изредка встречаются и в составе первого яруса. Возобновление главной породы здесь более успешное: средний и крупный подрост ели благонадежный и сомнительный. Немногочисленный средний подрост липы также сомнительный. Высокие темпы роста и развития клена и вяза создают для него неблагоприятные световые условия, что выражается в дугообразном изгибании тонких стволов и последующем их отмирании. В ходе естественной сукцессии на месте материнского древостоя возможно формирование двухъярусных клено- и вязо-липняков с елью и березой.

Остальные 38% исследованных насаждений – одноярусные (сообщества 4, 14, 15, 17–21). Липы в них молодого и среднегенеративного онтогенетических состояний, возрастом от 63 до 103 лет, с долей участия в древостое от 50 до 80%. Возраст ели – 103–118 лет. Сомкнутость крон древесного яруса в них составляет 0.7–0.9. В породном составе подроста с разным процентным участием также доминируют клен и вяз, которые формируют полог из благонадежных особей средней и крупной категорий. Возобновление липы и хвойных пород угнетено. При данных условиях освещения, которые ухудшаются из-за возрастающей густоты полога, в насаждениях также прогнозируется усыхание молодых вегетативных, дугообразно изогнутых особей липы и хвойных и достаточно быстрое формирование второго яруса из клена и вяза. Окна вывала сухостойных елей и фаутных осин могут занять молодые и среднегенеративные особи этих широколиственных пород. Естественные сукцессионные изменения также, судя по всему, ведут к формированию сложных клено- и вязо-липняков с маловидовым подлеском и травянистым ярусом.

Естественное возобновление березы, ольхи и осины во всех сообществах подавлено. В виду редкой встречаемости в описаниях растительных ассоциаций они не указаны. Кроме того, подрост пихты входит в кормовую базу лосей и страдает от ежегодного вынужденного перевершинивания. Перспективные жизнеспособные особи пихты в основном из крупной категории: с неповрежденными стволиками и густым охвоением, сильно рассеяны.

Таким образом, общее во всех исследованных насаждениях – лидирующее положение клена и вяза в лесовозобновлении наряду с сокращением доли молодых особей хвойных пород и липы. Так, подрост клена – благонадежный, здоровый, с индексом жизненного состояния более 87%. Равномерно распределен по площади в 62% насаждений; в 38% – неравномерно, но со значением показателя, близкого к 40%. В 67% сообществ возобновление составляет 2–6 тысяч особей на гектар (средняя густота); в 9% – подрост густой (8–9 тыс./га); в 24% насаждений подрост редкий, с численностью менее 2 тыс./га. Индекс жизненного состояния вяза не ниже 91%. Все молодые особи благонадежные. В 76% сообществ распределение подроста по площади равномерное. Возобновление данной породы также успешное: 71% исследованных сообществ заказника с подростом вяза средней густоты (2–6 тыс./га); в 10% – подрост густой (в среднем 8 тыс./га); в 19% – редкий (до 1.5 тыс./га). Возобновление обеих пород происходит в основном за счет средней и крупной категорий подроста (включая молодняк с диаметром стволов до 8 см). Численность мелкой категории подроста, по сравнению с остальными, ниже. Однако они также благонадежны.

Значительно ниже показатели успешности возобновления у ели и липы. Так, здоровыми признаны лишь 10% подрастающих особей ели, 86% – ослаблены и 4% особей – сильно ослаблены (минимальный индекс жизненного состояния – 33%). Только в 10% насаждений подрост этой породы

средней густоты (2–3 тыс./га); в остальных 90% – подрост охарактеризован как редкий (1–1.7 тыс./га). В 24% насаждений подрост ели распределен по площади неравномерно (встречаемость его составляет в среднем 45–50%); в 76% – распределение групповое, в основном в окнах вывала сухостойных елей и старовозрастных лип. Лишь 28% отмеченных особей благонадежны; 62% – сомнительны (угнетены) и 10% особей усыхают. В основном это подрост мелкой, реже – средней категорий.

В плане жизнеспособности и перспективы развития липовый подрост в данных условиях освещения самый неблагонадежный: 71% особей с сомнительной (угнетены или повреждены) жизненностью; 29% усыхают. Семенное возобновление липы крайне подавлено из-за низкого уровня освещенности насаждений и поражения проростков заболеваниями. Среди подроста липы вегетативного происхождения полностью здоровых особей не обнаружено. Наряду со снижениями показателей роста и развития они, как и большинство лип заказника, страдают от поражения листвы молью-пестрянкой; 67% из них сильно ослаблены (среднее значение показателя 34%), 33% ослаблены. Тонкие стволики особей разного возраста часто изгибаются дугами и наклоняются к почве вершиной. Она отмирает, а боковые ветви продолжают развитие, нарастая вертикально вверх. В большинстве случаев особи при этом не полегают: расстояние от почвы до вершины дуги зачастую составляет от метра и более. В целом большинство особей вегетативного происхождения в данных условиях освещения неблагонадежны. При этом перспективное вегетативное потомство липы формируется лишь из почек на длинных и коротких ксилоризомах материнских особей. Пневая поросль и побеги из почек в основаниях стволов неблагонадежны в плане естественного возобновления и поэтому не рассматривались. В 10% насаждений подрост средней густоты, но со значением, близким к нижнему пороговому (2–2.5 ты/га); в 90% сообществ подрост редкий (до 1–1.5 тыс./га). В связи с этим распределение по площади в 86% сообществ имеет групповой характер, в 14% – неравномерный (встречаемость составляет не более 50%).

Подлесок во всех исследуемых сообществах разрежен и сложен бересклетом бородавчатым, малиной обыкновенной, рябиной обыкновенной, жимолостью обыкновенной, бузиной красной, смородиной красной и черной, черемухой обыкновенной, крушиной ломкой, ивой козьей и др. Сомкнутость его полога не превышает 20%.

Проективное покрытие травянистого яруса в насаждениях не менее 80%. Травостой густой, многоярусный и разновидовой. Для обследованной территории, как и для территории заказника в целом, характерны виды травянистых растений данной подзоны. Это бор развесистый, цинна широколистная, пырейник волокнистый, коротконожка перистая, ежа сборная, щитовник мужской, кочедыжник женский, страусник обыкновенный и др. Среди них можно встретить представителей как неморальных: медуницу неясную, сныть обыкновенную, звездчатку ланцетовидную, фиалку удивительную, ландыш майский, ясменник пахучий, пролесник многолетний и др., так и бореальных лесов: майник двулистный, кислицу обыкновенную, чернику обыкновенную и др. Кроме того, отмечен эндемик южного Урала и Предуралья – цицербита уральская. Из редких видов, занесенных в Красную книгу Кировской области, обнаружены лишайник лобария легочная (в 52 квартале/1 выделе и 59 квартале/18 выделе) и мох неккера перистая (в 52 квартале/1 и 6 выделах, в 70 квартале/1 выделе) на стволах спелых и перестойных вязов и лип.

Лесная подстилка во всех насаждениях мощная, 5–10 см толщиной; сложена лиственным опадом с включением хвойного, ветошью, а также перегнивающими остатками стволов ветровальных деревьев разной степени разложения. Моховый покров развит очень слабо: его формированию препятствует ежегодно дополняемый слой органического опада. Мхи родов мниум, дикран, родобрий, гилокомий, ритидиадельф, плевроций произрастают небольшими пятнами и сосредоточены главным образом у оснований стволов и на валеже.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ структуры лесных фитоценозов с разной долей участия липы на северо-восточной границе распространения широколиственно-хвойных лесов в условиях заказника “Бушковский лес” показал следующее. Древостои сообществ многопородные по составу и сложены в разной степени участия липой сердцевидной, кленом остролистным, вязами гладким и шершавым, елью обыкновенной, пихтой сибирской, сосной обыкновенной, березой повислой, осиной и ольхой серой. В 30% из них участие липы максимально и составляет 80%. В остальных доля этой породы не ниже 50%. Для липы в заказнике характерна высокая поливариантность развития: отмечены вегетативно неподвижные (одноствольное дерево и порослеобразующее дерево), вегетативно малоподвижные (немногоствольное и многоствольное дерево), а также вегетативно подвижные (куртинообразующее дерево и факультативный стланик) жизненные формы. Развитие побегов в основаниях стволов и на ксилоризомах разной длины у материнских особей разного возраста – характерная особенность развития липы в условиях заказника, обусловленная высокой энергией вегетативного возобновления и пластичностью вида.

Именно эта особенность позволяет ей переживать неблагоприятные условия среды с высокой сомкнутостью крон древостоя и полога из разновозрастных особей клена и вяза, низкой инсоляцией и повышенной влажностью. При этом вегетативное потомство, формирующееся из спящих почек на ксилоризомах, более жизнеспособное и перспективное, меньше подвержено воздействию паразитических грибов и имеет большую продолжительность жизни по сравнению с потомством, возникающим в качестве поросли в основании стволов. Поросль на ксилоризомах более перспективна для самоподдержания популяций древесных растений; именно ее сохранение повышает продуктивность древостоев.

Средние показатели жизненности обследованных древостоев составляют 0.9: особи в них оценены как “здоровые”, но со значениями, близкими к нижней границе. Подавляющее большинство насаждений двухъярусные, с перспективными особями широколиственных пород, которые постепенно внедряются в первый ярус древостоев, меняя при этом видовой состав и структуру сообществ. При низкой энергии возобновления таких пород, как хозяйственно ценная липа и главная лесообразующая ель, особи клена и вяза повсеместны, перспективны, благонадежны и многочисленны. Так, подрост клена и вяза на исследованной территории в основном средней густоты с преобладанием жизнеспособных особей средней и крупной категорий, тогда как ели – ослабленный и редкий; подрост липы самый угнетенный, ослабленный и редкий. Перспективное жизненное состояние особей широколиственных пород во втором ярусе, разреживание первого за счет выпадения сухих елей, старовозрастных лип и фаутных особей других пород, длительный период с относительно теплыми зимами без продолжительных экстремально низких температур, успешное возобновление и развитие подроста разного возраста благоприятно сказываются на формировании породного состава древостоев в направлении преобладания в них клена остролистного и вязов.

Таким образом, анализ настоящего исследования определяет тенденцию развития сообществ в направлении формирования ярусных клено- и вязолипняков с маловидовым составом подлеска и травяно-кустарничкового яруса наряду с увеличением численности жизнеспособного подроста клена и вяза и снижением такового у главной и лесообразующей пород. Для сохранения исходных многопородных сообществ и их устойчивого развития на территории заказника могут быть полезными мероприятия по организации и ведению лесохозяйственной деятельности на территории заказника в соответствии с рекомендациями Лесного кодекса Российской Федерации от 04.12.2006 N 200-ФЗ (в редакции от 24.04.2020 г.). Они могут повысить энергию возобновления ели и липы, а также сохранить уникальные для Кировской области разновозрастные насаждения с высоким биоразнообразием и продуктивностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы / Под ред. Г.Н. Огуреевой. М.: ИГКЭ, 2020. 623 с.

Василевич В.И., Бибикова Т.В. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 2. С. 49–62.

Давиденко Т.Н., Пискунов В.В., Беляченко А.А. Структурное сходство липовых и кленовых фитоценозов в рекреационных лесах южной части Приволжской возвышенности // Бюлл. ботанического сада Саратовского гос. ун-та. 2008. № 7. С. 84–86.

Дорогова Ю.А., Жукова Л.А. Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцевидной в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Вестник Казанского гос. аграрного ун-та. 2009. Т. 4. № 2. С. 155–160.

Дунаева Т.Ю. Особенности формирования липовых фитоценозов в различных почвенно-экологических условиях на южной границе подтаежных лесов (на примере Республики Татарстан): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Казань: Казанский гос. ун-т, 2009. 24 с.

Инструкция по сохранению подроста и молодняка хозяйственно ценных пород при разработке лесосек и приемке от лесозаготовителей вырубок с проведенными мероприятиями по восстановлению леса. М.: Гослесхоз СССР, 1984. 16 с.

Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. СПб.: СПб. гос. ун-т, 2008. 70 с.

Кадетов Н.Г. Разнообразие дубовых и липовых лесов Вятско-Камского биома // Современная экология: образование, наука, практика. Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Т. 1. Воронеж, 2017. С. 288–291.

Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / Под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров, 2014. 336 с.

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Под ред. В.А. Алексеева. Л.: Наука, 1990. С. 44–51.

Литвинова А.А., Стоноженко Л.В. Формирование липовых насаждений в сложных типах леса Подмосковья, на примере Щелковского учебно-опытного лесхоза // Проблемы экологии Московской области: сборник науч. мат-лов. М., 2015. С. 90–93.

Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Курбанова С.Г. Структурные и экологические особенности широколиственных лесов подтаежной подзоны на северо-западе Татарстана // Сибирский лесной журнал. 2019. № 6. С. 126–137.

Рысин Л.П., Комиссаров Е.С., Маслов А.А., Петерсон Ю.В., Савельева Л.И. Методические предложения по созданию системы постоянных пробных площадей на особо охраняемых лесных территориях. М.: Наука, 1988. 28 с.

Черненькова Т.В., Морозова О.В., Беляева Н.Г., Пузаченко М.Ю. Современная организация лесных сообществ с участием широколиственных пород в зоне широколиственно-хвойных лесов (на примере Московской области) // Растительность России. 2018. № 33. С. 107–130.

Чистякова А.А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюлл. МОИП. Отдел биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93–105.

Burhan G., Inanç T., Abdullah E.A. Spatiotemporal Change Detection of the Linden Forests in Bursa, Turkey // European Journal of Forest Engineering. 2018. V. 4. № 2. P. 50–55.

Structure of Linden Coenoses on the North-Eastern Border of the Broadleaved-Coniferous Forests Area in the Kirov Region

E. V. Lelekova*

Vyatka State University,
Moskovskaya st. 36, Kirov, 610000 Russian Federation

**E-mail: LelekovaEV1980@mail.ru*

On the territory of 8 planning quarters of the state natural reserve “Bushkovsky forest”, located on the north-eastern border of hemiboreal broadleaved-coniferous forests, a structural description of four groups of plantations was performed: linden with spruce and birch, spruce-birch-linden, elm-linden and birch-linden stands. The multi-species composition was made up of small-leaved linden, spruce, pine, fir, elm, Norway maple, ash, birch, aspen and grey alder. Linden was found to have a high ontogenesis polyvariance under conditions of low insolation and high humidity of the environment. The following life forms were described: single-trunk, coppice-forming, clump-forming, multi-trunk trees and facultative trailing shrub. The categories of tree vitality were defined and indices of forest stand condition were established. The average index value was found to be 0.9: individuals were described as “healthy”, although with values close to the lower limit. Most of the stands were two-storey with promising specimens of broadleaved species, such as maple and elm, gradually entering the first storey. Natural regrowth was assessed in different communities. The most resource-intensive in terms of development was the elm and maple undergrowth. The vitality index of the elm undergrowth never went lower than 91%; all individuals were sustainable and evenly distributed. In 71% of the coenoses, the undergrowth of this category had medium density values. Maple undergrowth was sustainable and healthy, with a vitality index surpassing 87%. It was evenly distributed in 62% of stands, 67% of coenoses had average density of its regrowth. Regarding spruce, the undergrowth was found to be weakened in 86% of cases, the minimal vitality index was 33%. Only in 10% of all stands has this species reached medium undergrowth density. The linden undergrowth was determined to be the most unreliable in terms of development: 71% of individuals had questionable vitality, while 29% were wilting. Only in 10% of the coenoses, linden trees grow in quantities slightly exceeding two thousand per hectare; in other cases, it was defined as scarce, numbering up to one and a half thousand. The data obtained can be used to analyse the dynamics of coenoses development and their transformations monitoring near the borders of their natural distribution area.

Keywords: “Bushkovsky forest” state natural reserve, coenosis structure, natural regrowth, broadleaved-coniferous forests, small-leaved linden.

REFERENCES

Bioraznoobrazie biomov Rossii. Ravninnye biomy (Biodiversity of Russian biomes. Lowland biomes), Moscow: IGKE, 2020, 623 p.

Burhan G., Inanç T., Abdullah E.A., Spatiotemporal Change Detection of the Linden Forests in Bursa, Turkey, *European Journal of Forest Engineering*, 2018, Vol. 4, No. 2, pp. 50–55.

Chernen'kova T.V., Morozova O.V., Belyaeva N.G., Puzachenko M.Yu., Sovremennaya organizatsiya lesnykh soobshchestv s uchastiem shirokolistvennykh porod v zone shirokolistvenno-khvoinykh lesov (na primere Moskovskoi

oblasti) (The modern organization of forest communities with the participation of broad-leaved species in the zone of broad-leaved coniferous forests (on the example of the Moscow region), *Rastitel'nost' Rossii*, 2018, No. 33, pp. 107–130.

Chistyakova A.A., Zhiznennye formy i ikh spektry kak pokazateli sostoyaniya vida v tsenoze (na primere shirokolistvennykh derev'ev) (Life forms and their spectra as indicators of the state of a species in cenosis (on the example of broad-leaved trees), *Byulleten' MOIP. Otdel biol.*, 1988, Vol. 93, Issue 6, pp. 93–105.

Davidenko T.N., Piskunov V.V., Belyachenko A.A., Strukturnoe skhodstvo lipovykh i klenovykh fitotsenozov v rekreatsionnykh lesakh yuzhnoi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti (Structural similarity of lime and maple phytocenoses in recreational forests of the southern part of the Volga upland), *Byulleten' botanicheskogo sada Saratovskogo gos. un-ta*, 2008, No. 7, pp. 84–86.

Dorogova Yu.A., Zhukova L.A., Ekologicheskaya kharakteristika tsenopopulyatsii lipy serdtsevidnoi v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov (Ecological characteristics of the cenopopulations of the heart-shaped linden in the subzone of coniferous-deciduous forests), *Vestnik Kazanskogo gos. agrarnogo un-ta*, 2009, Vol. 4, No. 2, pp. 155–160.

Dunaeva T.Yu., *Osobennosti formirovaniya lipovykh fitotsenozov v razlichnykh pochvenno-ekologicheskikh usloviyakh na yuzhnoi granitse podtaezhnykh lesov (na primere Respubliki Tatarstan). Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Features of the formation of linden phytocenoses in various soil and ecological conditions on the southern border of subtaiga forests (on the example of the Republic of Tatarstan). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Kazan: Kazanskii gos. un-t, 2009, 24 p.

Instruktsiya po sokhraneniyu podrosta i molodnyaka khozyaistvenno tsennykh porod pri razrabotke lesosek i priemke ot lesozagotovitelei vyrubok s provedennymi meropriyatiyami po vosstanovleniyu lesa (Instructions for the conservation of undergrowth and young growth of economically valuable species during the development of cutting areas and acceptance from loggers of cuttings with measures taken to restore the forest), Moscow: Gosleskhoz SSSR, 1984, 16 p.

Ipatov V.S., Mirin D.M., *Opisanie fitotsenoza. Metodicheskie rekomendatsii* (Documenting of phytocoenose: technical guidance), Saint-Petersburg: Izd-vo SPbGU, 2008, 70 p.

Kadetov N.G., Raznoobrazie dubovykh i lipovykh lesov Vyatsko-Kamskogo bioma (Diversity of oak and linden forests of the Vyatka-Kama biome), *Modern ecology: education, science, practice*, Proc. of the international scientific and practical Conf., Voronezh, October 04–06, 2017. Voronezh, 2017, Vol. 1, pp. 288–291.

Krasnaya kniga Kirovskoi oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby (Red book of Kirov region: Animals, plants, fungi), Kirov, 2014, 336 p.

Lesnye ekosistemy i atmosfernoe zagryaznenie (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, pp. 44–51.

Litvinova A.A., Stonozhenko L.V., Formirovanie lipovykh nasazhdenii v slozhnykh tipakh lesa Podmoskov'ya, na primere Shchelkovskogo uchebno-opytnogo leskhoza (The formation of lime plantations in complex types of forest in the Moscow region, on the example of Shchelkovsky educational and experimental forestry), In: *Problemy ekologii Moskovskoi oblasti* (Problems of ecology of the Moscow region), Collection of scientific materials, Moscow, 2015, pp. 90–93.

Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Kurbanova S.G., Strukturnye i ekologicheskie osobennosti shirokolistvennykh lesov podtaezhnoi podzony na severo-zapade Tatarstana (Structural and ecological features of broad-leaved forests of the subtaiga subzone in the north-west of Tatarstan), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 6, pp. 126–137.

Rysin L.P., Komissarov E.S., Maslov A.A., Peterson Yu.V., Savel'eva L.I., *Metodicheskie predlozheniya po sozdaniyu sistemy postoyannykh probnykh ploshchadei na osobo okhranyaemykh lesnykh territoriyakh* (Methodological proposals for the creation of a system of permanent test areas in specially protected areas), Moscow: Nauka, 1988, 28 p.

Vasilevich V.I., Bibikova T.V., Shirokolistvennye lesa Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii. II. Tipy klenovykh, yasenevykh i il'movykh lesov (Broadleaved forests in North-West of European part of Russia. 2. Types of acer, ash and elm forests), *Botanicheskii zhurnal*, 2002, Vol. 87, No. 2, pp. 48–60

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 41–49

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.2

НАРУШЕНИЯ ПРОЦЕССА ОСЕННЕГО СТАРЕНИЯ ХВОИ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В Г. КРАСНОЯРСКЕ И ЕГО ОКРЕСТНОСТЯХ

© 2025 г. Н. С. Помыткин[a, c, *], Н. А. Гаевский[b], А. А. Кнорре[b, d]

[a]*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,*
ул. Академгородок, д. 50/28, Красноярск, 660036 Россия
[b]*Сибирский федеральный университет,*
пр. Свободный, д. 79, Красноярск, 660041 Россия
[c]*Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства,*
пр. Свободный, д. 66, Красноярск, 660041 Россия
[d]*Национальный парк "Красноярские Столбы",*
ул. Карьерная, д. 26а, Красноярск, 660006 Россия

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

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.
После доработки 30.07.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Нарушение хвоепада у лиственницы сибирской было зафиксировано осенью 2016 г. в Красноярске, заповеднике "Столбы" и, по сообщениям СМИ, в других городах Сибири. Для выяснения причин данного явления определяли содержание хлорофилла *a* и квантовый выход фотосистемы II (ФС II) у лиственницы сибирской в г. Красноярске в естественных условиях произрастания (Манский район Красноярского края) осенью 2016 г. и для сравнения – осенью 2017 г. Также были проанализированы данные по температуре воздуха и осадкам за сентябрь и октябрь в Красноярске, Манском районе и заповеднике "Столбы" за всю историю наблюдений. На основании анализа погодных данных можно предположить, что основной причиной нарушения хвоепада являлись аномально теплые средние и средние минимальные температуры воздуха в сентябре 2016 г. и сменившие их аномально холодные средние и средние минимальные температуры в октябре 2016 г.

Ключевые слова: лиственница сибирская, стресс, осеннее старение, экстремальные погодные явления, нарушение листопада.

DOI: 10.31857/S0024114825010042 **EDN:** EDQGXZ

Лиственницы – листопадные виды семейства Сосновые – являются главными компонентами бореальных, горных и субальпийских лесов Евразии и Северной Америки. Наиболее распространенные виды лиственниц занимают обширные территории с широким спектром климатических условий (Richardson et al., 2018). Адаптационный комплекс лиственницы включает процесс физиологического старения фотосинтезирующих клеток, который затрагивает метаболизм пигментов, белков, липидов и других важных соединений (Prochazkova, Wilhelmova, 2007; Thomas et al., 2009). Осеннее старение у листопадных растений контролирует семейство генов (Thomas et al., 2009), ответственных за превращение хлоропластов в геронтопласты (Matile, 2000; Hörtensteiner, Feller, 2002) и появление желтой, оранжевой или красной окраски листьев. Принято считать, что основным сигналом для начала осеннего физиологического старения хвои у лиственницы и многих других листопадных форм деревьев служит уменьшение длины светового дня, при этом температура воздуха также влияет на начало и продолжительность листопада (Rosentall, Camm 1997; Frachebund et al., 2009).

Процесс осеннего старения листьев включает и рециклинг (реутилизация) основных биогенных элементов путем переноса их в запасающие ткани (Hörtensteiner, Feller, 2002). Значение рециклинга

биогенных элементов показано на основе изучения роста и репродуктивного потенциала медвежьего дуба (*Quercus ilicifolia* Wangenh.) (May, Killingbeck, 1992).

Нарушения процесса осеннего физиологического старения хвои в 2016 г. были зарегистрированы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) повсеместно в г. Красноярске и в условиях среднегорья в заповеднике “Столбы” (с 2019 г. – национальный парк “Красноярские Столбы”). Хвоя лиственницы находилась на побегах до конца ноября и сохраняла зелено-желтую окраску. Напротив, в условиях низкогорья в заповеднике листопад у лиственницы закончился 28 октября 2016 г., что соответствует фенологической норме (Гончарова, 2015–2017).

Еще одним местом произрастания лиственницы сибирской, где осеннее старение в 2016 г. завершилось листопадом, была деревня Верхняя Есауловка в Манском районе Красноярского края. По собственным наблюдениям и сообщениям в СМИ, в 2016 г. нарушение листопада у деревьев произошло в г. Абакане (Республика Хакасия) (собственные наблюдения), Кемеровской области (Кемеровские биологи..., 2016), г. Новосибирске (Зеленые листья..., 2016.) и г. Барнауле (Республика Алтай) (Барнаульские ботаники..., 2016.).

Цель работы заключалась в выявлении основных причин нарушения хвоепада лиственницы сибирской осенью 2016 г.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Географическое положение мест произрастания лиственницы сибирской: Красноярск – 56° 02′ с. ш., 92° 43′ в. д., 276 м над ур. м.; заповедник “Столбы” – 55° 54' с. ш., 92° 43' в. д., 200–531 м над ур. м.; деревня Верхняя Есауловка – 55° 40' 29 с..ш., 93° 47' 22 в..д., 378 м над ур. м. Фотографии деревьев, сохранивших хвою 19.11.2016 г. в Красноярске, а также деревьев в фазу листопада (03.10.2016) и после его завершения (15.11.2016.) в деревне Верхняя Есауловка представлены на рис. 1.

Показатели погоды (температура воздуха, количество выпавших осадков) в перечисленных выше местах произрастания лиственницы сибирской получены с метеорологических сайтов метеостанции “Красноярск опытное поле” (56°01'31"N, 92°42'13"E 277 м над ур. м., находится в 8 км к западу от г. Красноярска, в лесостепной зоне), метеостанции Шалинское (55° 43′ с. ш., 93° 44′ в. д., 399 м над ур. м., расположена в Манском районе Красноярского края в 5 км от деревни Верхняя Есауловка), метеостанции “Столбы” (Гончарова 2016, 2017) (расположена в среднегорном высотно-поясном комплексе (ВПК) заповедника), метеостанции “Лалетино” (находится в низкогорном ВПК). Климатическую норму для сентября и октября определяли как среднемесячное значение за 15 лет, в период с 2001 по 2015 г.

Содержание хлорофилла *a* определяли в брахибластах побегов второго года спектрофотометрическим методом у четырех молодых деревьев (30–35 лет) в составе искусственных насаждений (г. Красноярск) и у шести разновозрастных деревьев в естественных древостоях (д. Верхняя Есауловка) по две повторности на каждое дерево. Свежесобранную хвою (40–60 мг) растирали в 6 мл 96% этилового спирта с добавлением измельченного стекла и $CaCO_3$. Суспензию фильтровали через

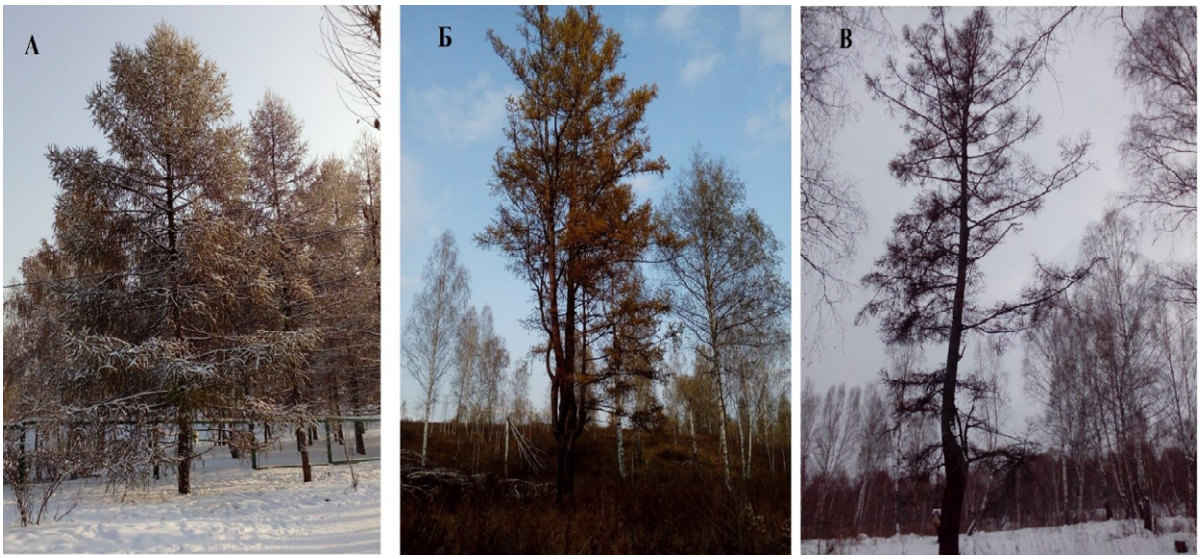


Рис. 1. Состояние деревьев лиственницы сибирской осенью 2016 г.: а – 19 ноября, г. Красноярск (хвоепад на этот момент не завершен); б – 3 октября, д. Верхняя Есауловка (накануне сильных заморозков в начале октября); в – 15 ноября, д. Верхняя Есауловка (наблюдается завершенный хвоепад) (фото Н.С. Помыткина).

стеклянный фильтр Шотта. Оптическую плотность экстракта определяли на спектрофотометре (Spekol 1300, Analytik Jena, Германия). Концентрацию хлорофилла *a* (мкг·мл$^{-1}$) рассчитывали согласно работе H.K. Lichtenthaler (1987): $C_{хл\ a} = 13.36D_{665} - 5.19D_{649}$ и выражали на г$^{-1}$ сырой массы (с. м.).

Функциональное состояние фотосинтетического аппарата хвои определяли по максимальному квантовому выходу ФС II (ETR), который регистрировали с помощью переносного импульсного флуориметра (модель PAM-Junior, производство WALZ, Германия). Время темновой адаптации – 30 мин. Максимальный квантовый выход ФС2 [$Y(II)_m$] рассчитывали на основе нулевого F_0 и максимального F_m уровней (Kitajima, Butler, 1975):

$$Y(II)_m = (F_m - F_0)/F_m. \quad (1)$$

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Microsoft Excel 2016. В таблице и на рисунках представлены средние значения параметров и стандартные ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание хлорофилла *a* в образцах хвои, собранных 19.11.2016 г. в Красноярске у деревьев с разных мест произрастания, варьировало от 1049 до 388 мкг·г$^{-1}$ с. м. при среднем содержании 770 ± 197 мкг·г$^{-1}$ с. м. Фотосинтетическая активность хвои, определяемая по максимальному квантовому выходу ФС II, полностью отсутствовала (рис. 2).

Активное пожелтение хвои в Красноярске в 2017 г. началось после 22 сентября и закончилось 14–20 октября одновременно с интенсивным листопадом. Содержание хлорофилла *a* в этот период (рис. 2) снижалось с 1595 ± 61 мкг·г$^{-1}$ с. м. (22.09.17) до 71 ± 45 мкг·г–1 с. м. (14.10.17) и до 23 ± ± 6 мкг·г–1 с. м. (23.10.17). Скорость изменения количества хлорофилла *a* в период 20.09–14.10.2017 г. составляла 69 мкг·г$^{-1}$ с. м.·сутки$^{-1}$. Максимальный квантовый выход ФС II у хвои лиственницы вначале хвоепада составлял 0.77 ± 0.04 и снижался до 0.17 ± 0.05, когда хвоя визуально становилась желтой. Содержание хлорофилла *a* в хвое деревьев у деревни Верхняя Есауловка составляло 547 ± 65 мкг·г$^{-1}$ с. м. (24.06.17), 1158 ± 40 мкг·г–1 с. м. (19.07.17), 368 ± 92 мкг·г$^{-1}$ с. м. (26.09.17).

Исследовали динамику среднесуточных и минимальных температур воздуха в г. Красноярске, в среднегорье заповедника “Столбы” и в д. Верхняя Есауловка в сентябре – октябре 2016–2020 гг. Динамики этих погодных показателей в 2016 и 2017 гг. отображены на рис. 3. Рассмотрены данные среднесуточных ($T_{с.с}$) и минимальных ($T_{мин}$) температур воздуха как наиболее значимо влияющих на осеннюю фенологию деревьев (Galvagno et al., 2013).

Особенностью 2016 г. в заповеднике “Столбы”, расположенном вблизи Красноярска, было отсутствие последней фенологической фазы (полное отмирание и листопад) у лиственницы в условиях

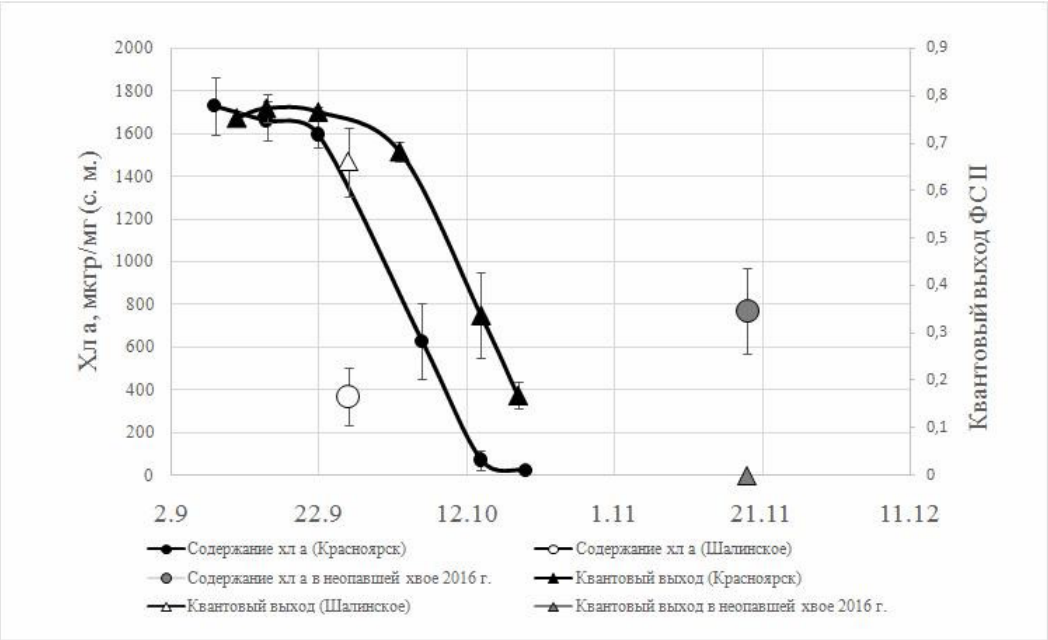
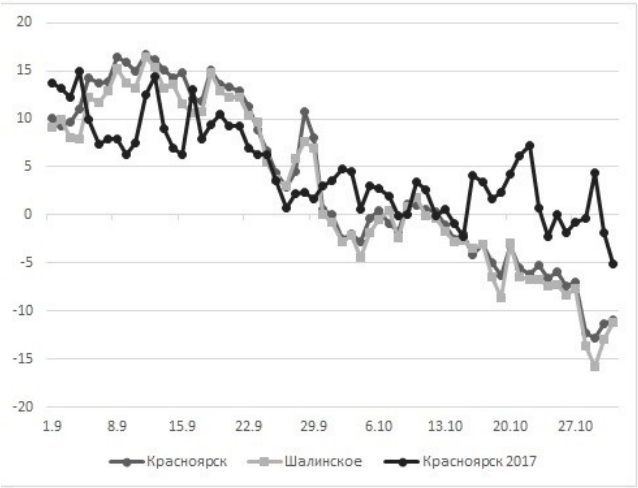


Рис. 2. Содержание хлорофилла *a* и максимальный квантовый выход ФС II в сырой массе хвои лиственницы сибирской в г. Красноярске в 2017 г. и остаточное содержание хлорофилла *a* в неопавшей хвое в 2016 г. Среднее арифметическое ±SE.



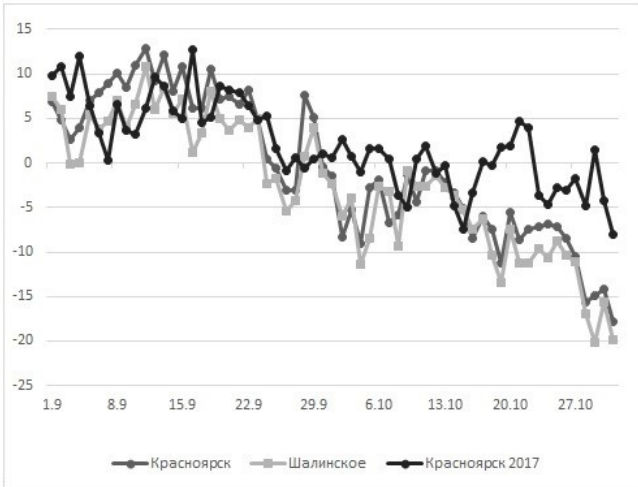


Рис. 3. Динамика среднесуточных и минимальных температур в сентябре – октябре 2016 и 2017 гг. в г. Красноярске и д. Верхняя Есауловка (метеостанция Шалинское): а – динамика среднесуточных температур; б – динамика минимальных температур.

среднегорья. В 2015 г. эту фенофазу отмечали 2 октября, в 2017 г. – 19 сентября. Полное отмирание в предшествующие 2013 и 2014 гг. фиксировали 1 октября и 20 сентября соответственно.

Второго и четвертого октября 2016 г. произошло значительное снижение температуры воздуха с –1.0 до –9.0 °С в г. Красноярске, до –8.0°С – в среднегорье заповедника “Столбы” и до –11.0°С – в д. Верхняя Есауловка (рис. 3, б). Таких значений $T_{мин}$ в начале октября в последующие 2017–2020 гг. не наблюдали. Кроме этого, временной интервал понижения $T_{мин}$ воздуха от +5 до 0 С в заповеднике “Столбы” в 2016 г. составлял 7 дней, а в 2010–2015 гг. – в среднем 24 дня. Переход $T_{мин}$ воздуха через 0°С в 2016 г. опередил переход через этот рубеж максимальных температур на 13 дней и оказался значительно короче, чем в предыдущие пять лет (Гончарова, 2015, 2016, 2017). На участке в д. Верхняя Есауловка переход $T_{мин}$ через 0°С совпадал с переходом в заповеднике “Столбы”. В Красноярске этот переход занял менее суток (Архив погоды в опытном поле, 2022).

Сравнение содержания хлорофилла *a* (рис. 2) в хвое лиственницы в 2016 г., в момент прекращения процесса старения, с содержанием хлорофилла *a* в 2017 г. показало, что средние значения содержания хлорофилла *a*, зарегистрированные у неопавшей хвои лиственницы 19 ноября 2016 г. (770 ± 197 мкг·г$^{-1}$ с.м.), можно соотнести с содержанием хлорофилла *a* в момент прекращения осеннего старения хвои в первых числах октября 2016 г. (628 ± 179 мкг·г$^{-1}$ с. м.). Отсутствие достоверной разницы позволяет предположить, что процесс потери хлорофилла *a* в 2016 г. мог, как и в 2017 г., завершиться во второй декаде октября. Квантовый выход ФС II в начале октября 2017 г. находился на высоком уровне (0.68) при содержании хлорофилла *a* 628 ± 179 мкг·г$^{-1}$ с. м. Также высокий уровень квантового выхода имел фотосинтетический аппарат хвои в д. Верхняя Есауловка 26.09.2017 (0.66) при содержании хлорофилла *a* 368 ± 134 мкг·г$^{-1}$ с. м. (рис. 2).

Процесс физиологического старения хвои в 2016 г. могли задержать высокая температура и осадки в сентябре (Estrella, Menzel, 2006). Количество выпавших за сентябрь осадков в 2016 г. – 37 мм, что составило 76% от нормы (49 мм) (Погода в Красноярске, 2022). Недостаточная увлажненность территории, однако, не привела к ускоренному пожелтению хвои. Таким образом, фактор осадки можно исключить из регуляции листопада у лиственницы в 2016 г., а основным фактором считать температуру. Высокие средние температуры в сентябре 2016 г. могли замедлить процессы пожелтения хвои (разрушение хлорофилла) (Galvagno et al., 2013; Xie et al., 2018) и подготовки к низким отрицательным температурам (закалка) (Туманов, Красавцев, 1959).

Прерывание процесса осеннего старения хвои у лиственницы в 2016 г. в Красноярске и в заповеднике “Столбы”, вероятно, могло быть вызвано сильными заморозками до –7.5 и –8°С, отмеченными 2-го и 4-го октября соответственно (рис. 3, б). Понижение $T_{мин}$ до –3...–4°С в конце сентября 2016 г. можно исключить из возможной причины остановки процесса старения хвои, поскольку даже неподготовленные к заморозкам растения способны выдержать от –2 до –6°С (Туманов, Красавцев, 1959; Öquist, 1983). Наступившее небольшое потепление до 13 октября, где $T_{с.с}$ поднимались выше нуля 5 дней, максимум до 1.1°С, оказалось

Таблица. Средние, средние минимальные температуры воздуха (°С) и их разница в сентябре и октябре 2016–2020 гг. в Красноярске, среднегорье заповедника “Столбы” и д. Верхняя Есауловка

Год	Параметр Локация	Сентябрь		Октябрь		Разница	
		средняя	минимальная	средняя	минимальная	средняя	минимальная
2016	Красноярск	11.5	6.0	–4.0	–7.2	15.5	13.2
	Столбы	10.7	6.5	–4.7	–7.1	15.4	13.6
	Верхняя Есауловка	10.2	3.4	–4.8	–8.6	15.0	12
	Лалетино	10.6	5.4	–4.0	–7.4	14.6	12.8
2017	Красноярск	8.3	5.4	1.6	–1.2	6.7	6.6
	Столбы	6.5	3.8	0.0	–2.2	6.5	6
	Верхняя Есауловка	7.6	4.5	–0.9	–2.1	8.5	6.6

недостаточным для полного завершения хвоепада. После 13 октября $T_{с.с}$ окончательно переходит за ноль, $T_{мин}$ ни разу не поднималась выше 0°С за весь октябрь.

Трудно сказать, когда наступили необратимые последствия. Например, заморозок до –9°С 12 октября 2020 г. (Архив погоды в опытном поле, 2022) не привел к прерыванию процесса старения, несмотря на то, что хвоя была зеленая. Вероятно, сильные заморозки в первой половине октября 2016 г. задержали процесс старения, а необратимые последствия наступили в поздние морозы, когда $T_{мин}$ опускалась до –17°С.

Сентябрь в Красноярске 2016 г. по среднемесячной температуре оказался самым теплым месяцем за последние 100 лет, в то время как следующий за ним октябрь стал самым холодным месяцем за аналогичный период (Погода в Красноярске, 2022), сентябрь 2016 г. в Сибири был самым теплым в истории метеонаблюдений. $T_{с.с}$ воздуха неоднократно достигали экстремальных максимумов в две первые декады месяца, а среднедекадные температуры были выше нормы на 4–8°С. В то же время октябрь в 2016 г. был аномально холодным. Зарегистрированы рекордные суточные минимумы на Алтае и в Кемеровской области. В Красноярском крае и Иркутской области ночные температуры достигли –30°С.

Разница между $T_{с.с}$ сентября и октября являлась рекордной за 120 лет и составила 15.5°С. За эти годы $T_{с.с}$ воздуха в сентябре в г. Красноярске поднималась выше +11 °С 9 раз. $T_{с.с}$ = +11.5°С в сентябре 2016 г., по данным сайта “Погода и климат”, находится на 4 месте, уступая значениям +12.8°С (1966 г.), +12.5°С (1900 г.) и +12.0°С (1953 г.). Среднемесячные температуры октября за тот же период опускались ниже –3.0°С 8 раз. Среднемесячная температура октября в 2016 г. составляла –4.0°С и была выше лишь $T_{с.с}$ = –5.5 С в 1912 г. Только 2016 г. попал в оба списка. Различия среднемесячных температур сентября и октября 2016 г. составили 15.5°С. Это наибольшие различия температур для периода после 1900 г. Близкие по величине различия между средними температурами сентября и октября зарегистрированы в 1912 г. (13.6°С), 1901 г. (13.4°С), 1961 г. (13.1°С). Во всех указанных случаях среднемесячная температура октября была ниже –3.1°С. Для сравнения, различия между средними температурами сентября и октября в заповеднике “Столбы” и в д. Верхняя Есауловка в 2016 г. составляли 15.4°С и 15.0°С соответственно (Погода в Красноярске, 2022).

Самое близкое значение по разнице температур, где данные по фенологии можно проверить в летописи природы заповедника “Столбы” (летопись ведется с 1925 г.) составляет 13.1°С в 1961 г., что, по данным летописи природы (Гончарова, 2016–2020), не привело к нарушению хвоепада в заповеднике “Столбы”. При этом сентябрь выделялся не так значительно, отклонение от нормы среднесуточной температуры сентября составило +2.1°С, а отклонение от нормы среднесуточной температуры октября составило –5.6°С (Погода в Красноярске, 2022). Таким образом, сочетание аномально теплого сентября и аномально холодного октября привели к нарушению осеннего старения лиственницы в 2016 г. В литературе о подобном случае в 1994 г. было сообщено в статье R.G. Norby et al. (2003), когда из-за высоких температур осенью на возвышенностях листья остались зелеными до первых устойчивых минусовых температур. Вследствие этого листья были убиты и опали до завершения реутилизации азотистых соединений.

Дополнительно необходимо обсудить динамику осеннего старения хвои лиственницы в д. Верхняя

Есауловка, так как, несмотря на амплитуду между средними температурами сентября и октября в 15.0°С и еще более сильное снижение температуры в начале октября и в целом более холодный октябрь, деревья успели сбросить хвою. В 2016 г., к моменту резкого снижения температуры в начале октября (рис. 3, б), неопавшая хвоя лиственницы имела выраженную желтую окраску (рис. 1, в). В 2017 г. содержание хлорофилла *a* в хвое деревьев в районе Верхней Есауловки 26 сентября проецируется на содержание хлорофилла *a* в хвое деревьев в г. Красноярске, зарегистрированное 6 октября 2017 г. (рис. 2). Раннее, по сравнению с г. Красноярском, старение хвои у деревьев в районе Верхней Есауловки могло происходить и в 2016 г., когда динамику старения хвои могли ускорить низкие среднесуточные и особенно минимальные температуры сентября (рис. 3, а, б).

В д. Верхняя Есауловка в сентябре различия в $T_{мин,}$ в среднем по сравнению с г. Красноярском и заповедником "Столбы", которые составляли 2.6 и 3.1°С соответственно, даже меньше, чем в Красноярске в 2017 г. (в котором хвоепад прошел нормально), на 2.0°С. Кроме этого, близкие к нулю значения минимальных температур в первую и вторую декаду сентября могли инициировать процесс закалки (рис. 3, б) и усилить морозостойкость хвои к моменту заморозка в начале октября 2016 г. (Туманов, Красавцев, 1959). Все это позволило лиственнице в д. Верхняя Есауловка завершить листопад не позднее середины октября 2016 г. Подобные условия могли проявить себя и в нижнегорье заповедника "Столбы", где, как отмечено выше, листопад у лиственницы прошел нормально.

Меньшие различия имеются между нижнегорьем (метеостанция "Лалетино") и среднегорьем (метеостанция "Столбы") заповедника "Столбы" в сентябре 2016 г., где $T_{мин}$ в нижнегорье была на 1.1°С меньше, чем в среднегорье. Также разница между $T_{с.с}$ и $T_{мин}$ сентября и октября в низкогорье была на 0.8°С ниже, чем в среднегорье, а разница между $T_{с.с.}$ – самой низкой из всех исследуемых вариантов в 2016 г., что указывает на то, что даже этой разницы могло хватить для прохождения хвоепада у лиственницы. Однако нельзя исключать и влияние не учтенных в исследовании факторов (распределение осадков, тип почвы, рельеф, освещенность на участке и т. д.).

В целом полученные результаты подтвердили мнение авторов статьи (Xie et al., 2018) о том, что в процессе осеннего старения хвои лиственницы сибирской участвует несколько механизмов, учитывающих динамики средних и минимальных температур (Galvagno et al., 2013). В 2016 г. особую роль сыграли высокие средние и минимальные температуры в сентябре, задержавшие старение хвои, и резкий спад температуры в начале октября без последующего потепления, который нарушил фотосинтез в хвое лиственницы, остановил смену окраски у хвои и подготовку к листопаду.

Учитывая климатические прогнозы, ожидаемое глобальное потепление увеличит период активной вегетации листопадных деревьев, в течение которого также усилятся резкие колебания температур (Richardson et al., 2013; Xie et al., 2018). В этих условиях явление нарушения осеннего старения хвои у лиственницы сибирской, имевшее место в Сибири в 2016 г., возможно, станет более частым. Однако для загородной местности, такой как Манский район, подобные явления будут менее заметными, так как, несмотря на аномальное понижение температуры в начале октября, лиственница успела завершить листопад. Также стоит отметить, что жаркий сентябрь повторялся в последующие годы, однако не было такого холодного октября, что указывает на то, что октябрь был главной аномалией и большую опасность представляют именно резкие спады температуры в начале октября. Если принять, что доля реабсорбированных полезных веществ в стареющей хвое сопоставима с долей распавшихся молекул хлорофилла в 2016 г. в г. Красноярске, то отдельные деревья лиственницы сибирской не успели реутилизировать более половины содержащихся в хвое веществ и в соответствии с опубликованными результатами (May, Killingbeck, 1992) снизили свой вегетативный и репродуктивный потенциал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из вышеизложенного, главным фактором, вызвавшим нарушение хвоепада в Красноярске и в заповеднике "Столбы" в 2016 г., следует считать не резкий заморозок в начале октября, а общую динамику температур в сентябре и октябре, где аномально теплые температуры в сентябре, задержав процесс осеннего старения, сменились аномально холодными температурами в октябре, что привело к нарушению процесса листопада. Однако это не вызвало нарушение хвоепада в д. Верхняя Есауловка и в районе метеостанции "Лалетино", так как из-за более низких минимальных температур даже при схожей динамике деревья смогли выработать устойчивость к низким температурам и завершить процесс листопада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архив погоды в опытном поле [Электронный ресурс] // rp5.ru Расписание погоды.
URL: https://rp5.ru/ (дата обращения: 27.04.2022).

Барнаульские ботаники рассказали, почему листья на деревьях до сих пор зеленые и не опали [Электронный ресурс] // Altapress.ru. 2016.
URL: https://altapress.ru/zhizn/story/barnaul-

skie-botaniki-rasskazali-pochemu-listya-do-sih-por-zelenie-i-ne-opali-189438 (дата обращения: 27.04.2022).

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника “Столбы”. Книга 73. 2015. С. 58–65.

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника “Столбы”. Книга 74. 2016. С. 71–79.

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника “Столбы”. Книга 75. 2017. с. 98–105.

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника “Столбы”. 2016–2020.

Зеленые листья в декабре удивили новосибирцев [Электронный ресурс] // Новосибирские новости. 2016. URL: https://nsknews.info/materials/zelenye-listya-v-dekabre-udivili-novosibirtsev-164191/ (дата обращения: 27.04.2022).

Кемеровские биологи рассказали, почему листья на деревьях до сих пор зеленые [Электронный ресурс] // A42.ru. 2016. URL: https://gazeta.a42.ru/lenta/show/kemerovskie-biologi-rasskazali-pochemu-listya-na-derevyah-do-sih-por-zelyonyie.html (дата обращения: 27.04.2022).

Основные погодно-климатические особенности на северном полушарии земли в октябре 2016 г. [Электронный ресурс] // Гидрометцентр России. URL: https://meteoinfo.ru/?option=com_content&view=article&id=13463 (дата обращения: 27.04.2022).

Погода в Красноярске [Электронный ресурс] // Погода и климат. URL: http://www.pogodaiklimat.ru/ (дата обращения: 27.04.2022).

Туманов И.И., Красавцев О.А. Закаливание северных древесных растений отрицательными температурами // Физиология растений. 1959. № 6. С. 654–667.

Estrella N., Menzel A. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany // Climate Research. 2006. V. 32. P. 253–267.

Fracheboud Y., Luquez V., Björkén L. et al. The Control of Autumn Senescence in European Aspen // Plant Physiology. V. 149. № 4. 2009. P. 1982–1991. https://doi.org/10.1104/pp.108.133249

Galvagno M., Rossini M., Migliavacca M. et al. Seasonal course of photosynthetic efficiency in *Larix decidua* Mill. in response to temperature and change in pigment composition during senescence // International Journal of Biometeorology. 2013. V. 57. № 6. P. 871–880. https://doi.org/10.1007/s00484-012-0614-y/

Hörtensteiner S., Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence // Journal of Experimental Botany. 2002. V. 53. № 370. P. 927–937.

Kitajima M., Butler W.L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 1975. V. 376. №. 1. P. 105–115.

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382. https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1

Matile P. Biochemistry of Indian summer: Physiology of autumnal leaf coloration // Experimental Gerontology. 2000. V. 35. P. 145–158. https://doi.org/10.1016/s0531-5565(00)00081-4

May J.D., Killingbeck K.T. Effects of Preventing Nutrient Resorption on Plant Fitness and Foliar Nutrient Dynamics // Ecology. 1992.V. 73. № 5. P. 1868-–1878.

Norby R.G., Hartz-Rubin J.S., Verbrugge M.J. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO2 enrichment // Global change biology. 2003. V. 9. № 12. P. 1792–1801. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00714.x

Öquist G. Effects of low temperature on photosynthesis // Plant Cell and Environment. 1983. V. 6. P. 281–300.

Prochazkova D., Wilhelmova N. Leaf senescence and activities of the antioxidant enzymes // Biologia Plantarum. 2007. V. 51. № 3. P. 401–406. https://doi.org/10.1007/s10535-007-0088-7

Richardson A.D., Hufkens K., Milliman N. et al. Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures // Nature. 2018. V. 560. P. 368–371. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0399-1/

Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedback to the climate system // Agricultural and Forest Meteorology. 2013. V. 169. P. 156–173. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012

Rosenthal S., Camm E. Photosynthetic decline and pigment loss during autumn foliar senescence in western larch (*Larix occidentalis*) // Three Physiology. 1997. V. 17. P. 767–775. https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.767/

Thomas H., Huang L., Young M., Ougham H. Evolution of plant senescence // BMC Evolutionary Biology. 2009. V. 9. № 163. P. 1–33. https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-163

Xie Y., Wang X., Wilson A.M., Silander J.A. Predicting autumn phenology: How deciduous tree species respond to weather stressors // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 250–251. P. 127–137. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.259

Disruptions of the Autumnal Aging of Larch Needles in the Krasnoyarsk City and Its Surroundings

N. S. Pomytkin[1, 3, *], N. A. Gayevskiy[2], A. A. Knorre[2, 4]

[1]Forest Institute, Siberian Branch of the RAS,
Akademgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation
[2]Siberian Federal University,
Svobodny ave. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation
[3]Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture,
Svobodny ave. 66, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation
[4]Krasnoyarsk Pillars National Park
Karyernaya st. 26a, Krasnoyarsk, 660006 Russian Federation

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

A disruption of the needle fall in Siberian larch was recorded during the autumn of 2016 in the Krasnoyarsk city, the Krasnoyarsk Pillars National Park, and, according to media reports, in other Siberian cities. To determine the causes of this phenomenon, the chlorophyll *a* content and the quantum yield of photosystem II (PS II) were assessed in Siberian larch trees of the Krasnoyarsk city under natural growing conditions (Mansky District, Krasnoyarsk Territory) during the autumn of 2016 and compared with the data obtained in the autumn of 2017. Data on air temperature and precipitation for September and October in Krasnoyarsk city, the Mansky District, and the Krasnoyarsk Pillars National Park over the entire course of observations were also analysed. Based on the analysis of the weather data, it can be assumed that the main cause of the needle fall disruptions were the abnormally warm average and average minimum air temperatures in September 2016 and the abnormally cold average and average minimum temperatures that followed them in October 2016.

Keywords: Siberian larch, stress, autumnal aging, extreme weather conditions, needle fall disruptions.

REFERENCES

Arkhiv pogody v opytnom pole (Past weather of opytnoe pole), available at: https://rp5.ru/ (April 27, 2022).

Barnaul'skie botaniki rasskazali, pochemu list'ya na derev'yakh do sikh por zelenye i ne opali (Barnaul botanists explained why the leaves on the trees are still green and have not fallen), 2016, available at: https://altapress.ru/zhizn/story/barnaulskie-botaniki-rasskazali-pochemu-listya-do-sih-por-zelenie-i-ne-opali-189438 (April 27, 2022).

Estrella N., Menzel A., Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany, *Climate Research*, 2006, Vol. 32, pp. 253–267.

Fracheboud Y., Luquez V., Björkén L. et al., The Control of Autumn Senescence in European Aspen, *Plant Physiology*, 2009, Vol. 149, No. 4, pp. 1982–1991. https://doi.org/10.1104/pp.108.133249

Galvagno M., Rossini M., Migliavacca M. et al., Seasonal course of photosynthetic efficiency in *Larix decidua* Mill. in response to temperature and change in pigment composition during senescence, *International J. of Biometeorology*, 2013, Vol. 57, No. 6, pp. 871–880. https://doi.org/10.1007/s00484-012-0614-y

Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), Book 73, 2015, pp. 58–65.

Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), Book 74, 2016, pp. 71–79.

Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), Book 75, 2017, pp. 98–105.

Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), 2016–2020.

Hörtensteiner S., Feller U., Nitrogen metabolism and remobilization during senescence, *Journal of Experimental Botany*, 2002, Vol. 53, No. 370, pp. 927–937.

Kemerovskie biologi rasskazali, pochemu list'ya na derev'yakh do sikh por zelenye (Kemerovo biologists explained why the leaves on the trees are still green), 2016, available at: https://gazeta.a42.ru/lenta/show/

kemerovskie-biologi-rasskazali-pochemu-listya-na-derevyah-do-sih-por-zelyonyie.html (April 27, 2022).

Kitajima M., Butler W.L., Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1975, Vol. 376, No. 1, pp. 105–115.

Lichtenthaler H.K., Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzymology*, 1987, Vol. 148, pp. 350–382. https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1

Matile P., Biochemistry of Indian summer: Physiology of autumnal leaf coloration, *Experimental Gerontology*, 2000, Vol. 35, pp. 145–158. https://doi.org/10.1016/s0531-5565(00)00081-4

May J.D., Killingbeck K.T., Effects of Preventing Nutrient Resorption on Plant Fitness and Foliar Nutrient Dynamics, *Ecology*, 1992, Vol. 73, No. 5, pp. 1868–1878.

Norby R.G., Hartz-Rubin J.S., Verbrugge M.J., Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO_2 enrichment, *Global change biology*, 2003, Vol. 9, No. 12, pp. 1792–1801. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00714.x

Öquist G., Effects of low temperature on photosynthesis, *Plant Cell and Environment*, 1983, Vol. 6, pp. 281–300.

Osnovnye pogodno-klimaticheskie osobennosti na severnom polusharii zemli v oktyabre 2016 g. (Main weather and climate features in the northern hemisphere of the earth in October 2016), available at: https://meteoinfo.ru/?option=com_content&view=article&id=13463 (April 27, 2022).

Pogoda v Krasnoyarske (Weather in Krasnoyarsk), available at: http://www.pogodaiklimat.ru/ (April 27, 2022).

Prochazkova D., Wilhelmova N., Leaf senescence and activities of the antioxidant enzymes, *Biologia Plantarum*, 2007, Vol. 51, No. 3, pp. 401–406. https://doi.org/10.1007/s10535-007-0088-7

Richardson A.D., Hufkens K., Milliman N., Donald M., Aubrecht D., Furze M.E., Seyednasrollah B., Krassovski M.B., Latimer J.M., Nettles W.R., Heiderman R.R., Warren J.M., Hanson P.J., Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures, *Nature*, 2018, Vol. 560, pp. 368–371. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0399-1

Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M. et al., Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedback to the climate system, *Agricultural and Forest Meteorology,* 2013, Vol. 169, pp. 156–173. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012

Rosenthal S., Camm E., Photosynthetic decline and pigment loss during autumn foliar senescence in western larch (*Larix occidentalis*), *Three Physiology*, 1997, Vol. 17, pp. 767–775. https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.767

Thomas H., Huang L., Young M., Ougham H., Evolution of plant senescence, *BMC Evolutionary Biology*, 2009, Vol. 9, No. 163, pp. 1–33. https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-163

Tumanov I.I., Krasavtsev O.A., Zakalivanie severnykh drevesnykh rastenii otritsatel'nymi temperaturami (Hardening of northern woody plants with negative temperatures), *Fiziologiya rastenii*, 1959, No. 6, pp. 654–667.

Xie Y., Wang X., Wilson A.M., Silander J.A., Predicting autumn phenology: How deciduous tree species respond to weather stressors, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, Vol. 250–251, pp. 127–137. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.259

Zelenye list'ya v dekabre udivili novosibirtsev (Green leaves in December surprised Novosibirsk residents), 2016, available at: https://nsknews.info/materials/zelenye-listya-v-dekabre-udivili-novosibirtsev-164191/ (April 27, 2022).

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 50–64

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*114.351:630*182.2:574.4*

АНАЛИЗ ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОДСТИЛКИ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ СРЕДНЕТАЕЖНОГО ЛЕСА МЕТОДОМ ИК ФУРЬЕ-СПЕКТРОМЕТРИИ[1]

© 2025 г. А. Ф. Сабреков[a], *, Ю. В. Куприянова[a], А. А. Коваль[a], Д. В. Ильясов[a], М. В. Глаголев[a, b, c], Е. Д. Лапшина[a]

[a] *Югорский государственный университет, ул. Чехова, д. 16, Ханты-Мансийск, 628012 Россия*

[b] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119991 Россия*

[c] *Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия*

**E-mail: sabrekovaf@gmail.com*

Поступила в редакцию 20.05.2024 г.
После доработки 08.10.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Разложение органического вещества – ключевой процесс цикла углерода, контролирующий интенсивность эмиссии углекислого газа, накопление углерода в почве и доступность минеральных элементов для растений. Изменение состава древостоя в ходе вторичной сукцессии ведет к изменению качества опада, влияющему на скорость и глубину его трансформации. Мы проанализировали, как изменяется химическая структура L-горизонтов подстилки с октября по август на разных стадиях восстановительной сукцессии в типичных лесных экосистемах средней тайги Западной Сибири с помощью ИК Фурье-спектрометрии и элементного анализа. Оказалось, что сильнее всего структура органического вещества L-горизонтов трансформировалась на промежуточных стадиях сукцессии (в осиновом лесу с темнохвойным вторым ярусом), в то время как на предшествующих (монодоминантные осиновые леса) и последующих сукцессионных стадиях (смешанный и темнохвойные леса) изменения были менее выраженными. Эти изменения включали снижение доли сравнительно легкоразложимых компонентов (целлюлоза и углеводы) и накопление более устойчивых к разложению ароматических соединений и полиэфиров. Осиновый лес с темнохвойным вторым ярусом и темнохвойный лес оказались наиболее контрастными объектами и при сравнении по изменению элементного состава подстилки: отношение общего углерода к азоту повышалось от октября к августу слабее всего в первом и сильнее всего во втором. Объяснить такое сочетание результатов ИК Фурье-спектрометрии и элементного анализа можно разной эффективностью деполимеризации азотсодержащих соединений в опаде. В целом, полученные результаты показывают, что трансформация опада в ходе разложения не всегда зависит только от его исходного качества даже в расположенных близко экосистемах, где физические условия практически одинаковы. Причиной этих различий в трансформации на разных стадиях сукцессий может быть функционирование микробного сообщества.

Ключевые слова: лесные подстилки, бореальный лес, цикл углерода, цикл азота, Западная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0024114825010053 **EDN:** EDPFWT

Управление лесными экосистемами имеет высокий потенциал как технология поглощения CO_2, ключевого парникового газа для атмосферы Земли (Canadell et al., 2021). В первую очередь это относится к нарушенным лесам, причем более точная оценка потенциала и выявление наиболее эффективных механизмов секвестрации зависят от того,

[1]Работа 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...” (рег. № 123030300031-6).

на какой стадии восстановления после нарушений и в каком регионе находятся леса (Canadell et al., 2021). Ряд естественных (ветровалы, вспышки насекомых-вредителей), антропогенных (вырубки, фрагментация, загрязнение атмосферы) и комбинированных (пожары) факторов приводит к нарушению лесного покрова (Prăvălie, 2018; Лукина, 2020), увеличивая его неоднородность и формируя мозаику из массивов разных возрастов на разных стадиях восстановления (Аккумуляция..., 2018). Таким образом, изучение функционирования углеродного цикла на разных стадиях вторичных сукцессий необходимо при планировании мер по борьбе с глобальным потеплением климата.

Разложение органического вещества занимает важное место в цикле углерода природных и антропогенно измененных экосистем (Кобак, 1988). Отмершие ткани первичных продуцентов (растения, мхи, водоросли) поступают на поверхность почвы или внутрь нее в виде наземного и корневого опада соответственно, после чего трансформируются микроорганизмами при участии почвенных животных. Большая часть поступившего органического вещества используется микроорганизмами для получения энергии (Кобак, 1988; Wardle et al., 2004), что приводит к поступлению в атмосферу углекислого газа. Оставшаяся часть опада переходит в почвенное органическое вещество напрямую или через включение в биомассу микроорганизмов (Семенов и др., 2013; Adamczyk, 2021; Angst et al., 2021). Разложение опада имеет большое значение и для цикла азота, особенно в бедных им экосистемах: доступность азота для растений здесь зависит от разложения растительного опада и, как следствие, доступности высвободившихся азотсодержащих органических соединений для всасывания корнями или микоризой (Zechmeister-Boltenstern et al., 2015; Reuter et al., 2020). Таким образом, понимание механизмов и скоростей разложения опада необходимо для обоснованного моделирования биогеохимического цикла в экосистемах и его отклика на различные воздействия.

Хорошо известно, что скорость разложения опада зависит от физических (температура, влажность, доступ кислорода и других акцепторов электронов) и химических (pH, наличие ингибиторов) условий, а также от качества самого органического вещества (Cotrufo, del Galdo, 2009; Ge et al., 2013; Иванова, 2021; Березин и др., 2023). Также физико-химические условия и качество опада воздействуют на процесс разложения косвенно через влияние на разнообразие и активность организмов-деструкторов – почвенных зооценоза и микробиоценоза (Cotrufo, del Galdo, 2009; Ge et al., 2013; Березин и др., 2023). Смена доминирующих лесных пород в ходе восстановительной сукцессии неминуемо влечет изменение качества поступающего опада и состава микробного сообщества (Wardle et al., 2004; Fernández-Alonso et al., 2018; Иванова, 2021). Строгого определения понятия качества при этом нет; считается, что подстилка высокого качества разлагается быстрее, а подстилка низкого качества – медленнее (Cotrufo, del Galdo, 2009). Показателями качества органического вещества в процессе разложения опада на разных стадиях восстановительных сукцессий лесов чаще всего служат отношение валовых содержаний углерода и азота (далее C/N), а также доля азота (N) в исходном органическом веществе (Ge et al., 2013; Zhang et al., 2013; Fernández-Alonso et al., 2018; Басова и др., 2022). Однако эти показатели не всегда коррелируют со скоростью разложения органического вещества, потому что основаны на общих содержаниях, а не на долях, доступных для разложения (Yang et al., 2022). Кроме того, они не позволяют детально проанализировать, какие органические соединения разлагаются быстрее, а какие медленнее.

Еще одним методом исследования качества опада при его разложении в природных экосистемах является спектрометрия в инфракрасной области с преобразованием Фурье (ИК Фурье-спектрометрия) (Heller et al., 2015; Soong et al., 2015; Reuter et al., 2020). Этот метод, с одной стороны, быстр и прост в применении и не требует использования ядовитых для человека кислот и растворителей, с другой – позволяет получить полуколичественную информацию об основных функциональных группах органического вещества, определяющих его химические свойства (Heller et al., 2015). Кроме того, для анализа с помощью ИК Фурье-спектрометрии используется исходный природный образец, а не трансформированный, например, в процессе экстракции (Heller et al., 2015).

Цель нашей работы – сравнить изменение качества органического вещества L-горизонта (горизонт опада) подстилки в процессе разложения на разных стадиях вторичной сукцессии среднетаежного леса с помощью ИК Фурье-спектрометрии. Для этого мы отобрали пробы L-горизонта в экосистемах, находящихся на разных стадиях развития (от монодоминантного осинового до зрелого темнохвойного леса), непосредственно до и сразу после опадения листвы лиственных пород. L-горизонт в октябре содержит максимальное количество свежего опада на самых ранних стадиях разложения, а в августе – максимальное количество опада, разлагавшегося в течение года. Сравнение этих двух состояний L-горизонта покажет, насколько различается процесс трансформации химической структуры опада на разных стадиях восстановительной сукцессии. Мы предположили, что, поскольку опад лиственных пород разлагается быстрее, чем хвойных (Иванова, 2021; Березин и др., 2023), изменение его химической структуры по мере разложения должно становиться менее выраженным на более поздних стадиях сукцессии.

В качестве дополнительных показателей качества органического вещества в L-горизонтах мы использовали отношение C/N и общее содержание азота.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в типичных лесных экосистемах средней тайги Западной Сибири, на территории международного полевого стационара “Мухрино”, в 25 километрах к юго-западу от Ханты-Мансийска (рис. 1). Согласно классификации Кеппена–Гейгера, климат региона – холодный (континентальный), без сухого сезона и с холодным летом (Dfc). Средняя температура воздуха для ближайшей к объекту метеостанции (аэропорт г. Ханты-Мансийска) за период 1991–2020 гг. в январе равна –19.1°C, в июле +18.2°C. Среднегодовое количество осадков – 547 мм, 70% которых выпадает за вегетационный сезон с мая по октябрь.

Леса в районе исследования распространены на хорошо дренируемых участках вдоль рек и ручьев, формируя мозаику сообществ в зависимости от того, как давно в той или иной точке произошел пожар, выступающий основной причиной прохождения вторичных сукцессий в зоне средней тайги (Kharuk et al., 2021). Через несколько лет после уничтожения растительности формируются мелколиственные леса, которые постепенно трансформируются в смешанные, а затем в климаксные темнохвойные леса. В качестве пробных площадей (далее ПП) мы выбрали участки леса размером 25 × 25 м с гомогенной растительностью в автоморфной позиции с уклоном, не превышающим 2° (чтобы избежать влияния различий во влажности на состав подстилки), на разных стадиях вторичной сукцессии, характерной для средней тайги Западной Сибири. Все ПП расположены на аккумулятивной террасе р. Иртыш, в долинах ее притока первого порядка реки Мухринки и впадающего в него ручья Кабаний. Исследованный нами сукцессионный ряд начинается со средневозрастного осинового леса (ПП 1), переходящего в осиновый лес с темнохвойным возобновлением (ПП 2), затем в осиновый лес с темнохвойным вторым ярусом (ПП 3), в смешанный темнохвойно-осиновый лес (ПП 4), в темнохвойный лес с единичными крупными осинами (ПП 5) и близкий к климаксному кедрово-мелкотравный лес (ПП 6). Их подробное описание дано ниже.

ПП 1: чернично-зеленомошный осиновый лес. Общий состав древостоя: 10Ос (осина обыкновенная (*Populus tremula* L.)). Среднее проективное покрытие древесного яруса – 60%, высота деревьев верхнего подъяруса – 20–22 м. Под пологом осины возрастом 50–60 лет присутствуют редкие экземпляры кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) высотой 10–12 м с

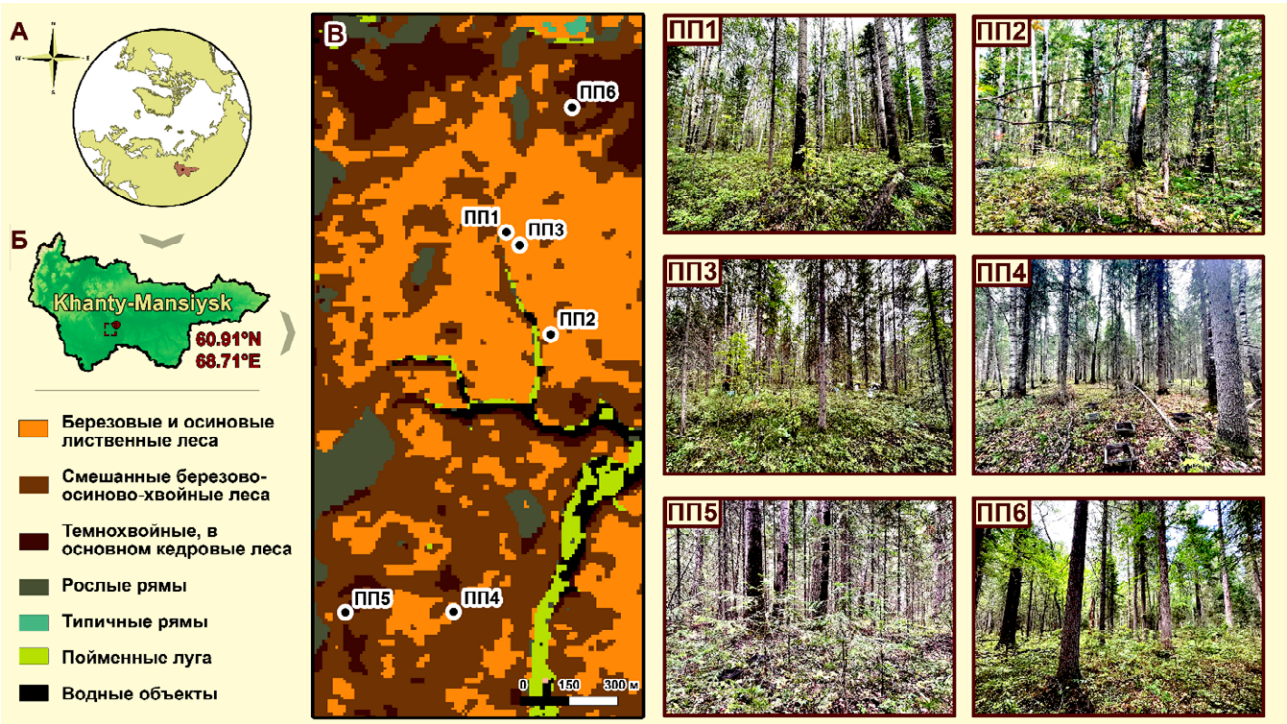


Рис. 1. Местоположение исследованных пробных площадей: а – в Северном полушарии; б – в ХМАО-Югре; в – на территории стационара “Мухрино”. Карта основных типов экосистем построена на основе классификации с обучением медианного снимка Sentinel-2 за периоды с 1 июля по 15 августа 2021 и 2022 гг. Справа представлены фото пробных площадей.

проективным покрытием 0.5%. Подлесок (5–10%) образуют рябина сибирская (*Sorbus aucuparia* subsp. *Sibirica* (Hedl.) Krylov), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.) и волчеягодник обыкновенный (*Daphne mezereum* L.). В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Проективное покрытие мхов – 20–30%, среди которых преобладает гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.).

ПП 2: мелкотравно-зеленомошный осиновый лес с темнохвойным возобновлением. Общий состав древостоя: 9Ос1К+Б+П. В верхнем подъярусе (10Ос+Б+П) доминирует осина возрастом 60–80 лет с единичной примесью березы (*Betula pubescens* Ehrh.) и пихты. Среднее проективное покрытие – 65%, средняя высота деревьев верхнего яруса – 22 м. Второй подъярус (15–20%) образует подрост кедра высотой 2–8 (10) м с незначительной примесью ели (9К1Е). Подлесок (5–10%) образуют рябина сибирская, черемуха обыкновенная (*Prunus padus* L.), шиповник иглистый и волчеягодник обыкновенный. В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman), костяника и звездчатка Бунге (*Stellaria bungeana* Fenzl). Проективное покрытие мохового яруса – 50%, доминирует ритидиадельф трехгранный (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.).

ПП 3: чернично-мелкотравный осиновый лес с темнохвойным вторым ярусом. Общий состав древостоя: 6Ос2Е1К1П+Б. Среднее проективное покрытие древостоя – 85%. Верхний ярус образует осина (10Ос), средняя высота деревьев – 22 м, возраст – 80–100 лет. Во втором подъярусе (проективное покрытие – 20%, высота – 10–15 м) преобладает ель (*Picea obovata* Ledeb.) с участием кедра и пихты (5Е3К2П+Б). Подлесок (2–3%) образуют рябина сибирская, шиповник иглистый и волчеягодник обыкновенный. В травяно-кустарничковом ярусе (70–80%) доминируют черника, голокучник обыкновенный и кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.). Проективное покрытие мохового яруса – 20%, доминирует гилокомиум блестящий.

ПП 4: смешанный мелкотравно-зеленомошный темнохвойно–осиновый лес. Общий состав древостоя: 3Ос2К2П2Е1Б. Его среднее покрытие составляет 90%. Верхний подъярус (60–70%, состава 7Ос2Б1Е) высотой 25–29 м, возраст осины – 100–110 лет. Нижний подъярус (40%, состава 6П2К1Е1Б) высотой 20 м, возраст хвойных пород – 120–130 лет. Подлесок (1–2%) образуют рябина сибирская и шиповник иглистый. В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), кислица обыкновенная и голокучник обыкновенный. Проективное покрытие мохового яруса – 30–40%, доминирует гилокомиум блестящий.

ПП 5: мелкотравно-зеленомошный темнохвойный лес с единичными крупными осинами. Формула древостоя: 3К3Е2П1Ос1Б. Среднее покрытие древесного яруса – 90%. Проективное покрытие верхнего подъяруса (3Ос2К2Е2Б1П) – 50%, нижнего (6П2Е1К1Б) – 60%. Высота деревьев – 25–28 м и 12–15 м соответственно. Возраст осины в верхнем подъярусе – 100–120 лет, кедра и ели – 130–150 лет. Подлесок (1%) образуют рябина сибирская и шиповник иглистый. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют голокучник обыкновенный, княжик сибирский (*Atragene sibirica* L.) и кислица обыкновенная. Проективное покрытие травяного яруса – 0–10% (мертвопокровный лес). Проективное покрытие мохового яруса – 5–10%, доминируют гилокомиум блестящий, ритидиадельф трехгранный.

ПП 6: кедрово-мелкотравный темнохвойный лес. Общий состав древостоя: 8К2Б+П при площади проективного покрытия 70–80%. Средняя высота деревьев – 23–25 м, возраст кедра –130–150 лет. Подлесок (проективное покрытие 10–20%) образуют рябина сибирская (15%) и шиповник иглистый (2–3%). В травяно-кустарничковом ярусе (50–60%) доминируют голокучник обыкновенный, черника и костяника. Проективное покрытие мохового яруса – 60–70%, доминирует гилокомиум блестящий.

На всех пробных площадях выделяются два подгоризонта подстилки: опадный горизонт L средней мощностью до 4 см (в августе), состоящий из слаборазложенного слежавшегося опада, сохранившего свои морфологические признаки, хорошо отделяющийся от нижележащего, и ферментативный горизонт F мощностью до 6 см, состоящий из сильно разложившегося спрессованного опада, слабо идентифицируемого по морфологическим признакам, пронизанного мицелием, живыми и мертвыми корнями, и плохо отделяющийся от нижележащего минерального горизонта. Согласно Л.Г. Богатыреву (1990), исследованные подстилки классифицируются как ферментативные слабосопряженные субпримитивные маломощные хвойно-лиственные (ПП 1–5) или лиственно-хвойные (ПП6). Почвы на исследованных ПП представлены светлоземами иллювиально-железистыми глинисто-иллювиированными ненасыщенными поверхностно-осветленными легкосреднесуглинистыми на аллювиальных отложениях. pH почвы кислый, растет с 4.2–4.6 в горизонте Eh до 4.8–5.8 в горизонте C. Подзолистый горизонт E во всех ПП прерывистый, языковатый, мощностью не более 10 см. Детально климат, рельеф, растительность и почвы территории описаны в работе I.V. Kupriianova et al. (2022).

Отбор проб. L-горизонт подстилки был полностью собран до листопада (27–8 августа 2023 г.) и непосредственно после него (5–7 октября 2023 г.) в шести случайных точках размером 10 × 10 см на каждой пробной площади. Мощность L-горизонта измеряли линейкой в 24 случайных точках в каждой ПП. Мы исходили из предположения о том, что состав опада воспроизводится из года в год, и материал L-горизонта, собранный в октябре, можно рассматривать как начальный субстрат для разложения, а собранный ранее в августе – как конечную фазу перед поступлением свежего опада. Такое допущение применимо для лиственных пород, а также кедра и пихты, активнее всего опадающих в осенний период (Иванов и др., 2018; Иванова, 2021), но не вполне оправдано для ели, половина годового опада от которой поступает в зимне-весенний период и лишь около четверти – в осенний (Кузнецов, 2010; Иванова, 2021). Однако ни на одной из ПП ель не была преобладающей породой, и ее влиянием на поступление опада можно пренебречь.

Сбор опада проводили между двумя отборами L-горизонта подстилки с помощью 5 круглых опадоуловителей площадью 0.25 м^2 каждый, случайным образом установленных на каждой пробной площади для того, чтобы избежать возможного влияния парцеллярной структуры на результат. Собранный опад доставили в лабораторию, высушили на воздухе, разобрали по фракциям (листья осины, рябины, хвоя кедра, пихты, ели, ветви (для всех пород), другое) и взвесили с точностью до 0.01 г.

Пробоподготовка и снятие ИК спектров. Образцы L-горизонта, отобранные в точках одной и той же пробной площади, вручную смешивали в лаборатории в течение суток после отбора. Из смешанной пробы брали навеску подстилки массой 100–200 г и сушили в лиофильной сушке HyperCOOL HC3055 (Hanil, Южная Корея) в течение 48 часов. Затем высушенные образцы измельчали в два этапа: сначала с помощью ножевой мельницы стаканного типа (ЛЗМ-1М, Россия), после чего – на шаровой вибрационной мельнице MM 400 (Retsch, Германия). Непосредственно перед снятием спектров 2 мг измельченной пробы смешивали пестиком в агатовой ступке с 200 мг бромида калия (Specac, США). Полученную смесь укладывали в пресс-форму диаметром 13 мм и сдавливали с помощью ручного гидравлического пресса (Karaltay Scientific Instruments, Китай) при максимальном давлении 4 т. Для каждой пробной площади делали по три аналитических повторности (таблетки) из смешанного образца.

Инфракрасные спектры снимали в режиме пропускания с помощью ИК Фурье-спектрометра IR-8000 (Сибирские аналитические системы, Россия), управляемого программой OMNIC 9.11.727 (Thermo Fisher Scientific, США), сразу же после получения очередной таблетки. Спектр записывали в диапазоне от 400 до 4000 см$^{-1}$ с разрешением 4 см$^{-1}$ при включенной функции подавления влияния паров воды и углекислого газа. Результат для каждого образца получали путем осреднения 40 сканов, произведенных в течение минуты. В качестве фонового спектра использовали спектр таблетки чистого бромида калия без добавки пробы, спрессованной аналогичным образом. Фоновый спектр снимали после анализа трех проб из одной пробной площади.

Обработка спектров. В программном обеспечении прибора спектры пересчитывали из единиц пропускания в единицы оптической плотности. Далее с помощью пакета *ir* версии 0.2.1 (Teickner, 2023) в среде R v.4.3.2 последовательно выполняли следующие шаги.

1. Производили вычитание базовой линии из спектров с помощью функции *ir_bc*, используя метод *rubberband*.

2. Производили сглаживание методом Савицкого–Голая с помощью функции *ir_smooth* полиномом 2-й степени по 13 соседним точкам спектра.

3. Интерполировали данные с шагом 1 см$^{-1}$ с помощью функции *ir_interpolate*.

4. Удаляли края спектра с помощью функции *ir_clip*, чтобы очистить оставшуюся часть спектра (от 850 до 3650 см$^{-1}$) от краевых артефактов.

5. Нормировали с помощью функции *ir_normalize* так, чтобы площадь под каждым спектром была равна единице.

Эти шаги рекомендуется предпринимать, чтобы снизить влияние методологических особенностей снятия спектра (массы навески, положения материала пробы в таблетке) и нюансов работы прибора (отношения сигнал-шум в разных частях диапазона) на итоговый результат (Hodgkins et al., 2018).

Мы рассчитывали вклады оптических плотностей в первые две главные компоненты (полученные методом главных компонент) и соотносили положение спектров подстилки из пробных площадей в координатных осях главных компонент друг относительно друга (Soong et al., 2015; Hodgkins et al., 2018). Метод главных компонент реализовывали с помощью функции *pca* в среде MATLAB 2022a (MathWorks, USA), перед проведением расчетов из значений оптических плотностей для каждой ПП было вычтено среднее значение. Для того, чтобы можно было напрямую сопоставлять величины вклада оптических плотностей на разных волновых числах сразу в обе главные компоненты, они были масштабированы в Z-счеты в соответствии с их собственными значениями, как это описано в работе P. Legendre, L. Legendre (2012). Идентификацию функциональных групп, характерных для опада и подстилок, производили по

волновым числам, на которых были найдены пики вкладов главных компонент, ориентируясь на труды K.K. Pandey, A.J. Pitman (2003), J. Grabska et al. (2021), D.S. Volkov et al. (2021).

Элементный анализ. Общее содержание органического углерода и азота определяли на элементном анализаторе ECS 8020 (NC Technologies, Италия) методом высокотемпературного сжигания в избытке кислорода (метод Дюма) в тех же пробах, которые использовали для снятия спектров. Калибровочная прямая получена путем анализа стандарта люцерны (Elemental Microanalysis, Великобритания) с содержанием C = 42.35% и N = 2.91% в диапазоне масс от 0.4 до 4 мг. Каждую пробу анализировали в трех повторностях при массе навески 3 мг. Стандартное отклонение для одной и той же пробы стандарта составляло ± 0.06%, ± 0.02% и ± 0.2 для C, N и C/N соответственно.

Возраст древостоя. Возраст деревьев устанавливался по количеству годичных колец у корневой шейки. Его определяли по кернам, извлеченным из ствола возрастным буравом Haglof (Швеция). При этом к числу годичных колец, определенному по керну, прибавляли число лет, необходимое дереву для достижения высоты взятия образца (высоты 20–25 см). Для преобладающей породы возраст определяли у 3–5 средних деревьев, а для сопутствующих – у 1–3 средних деревьев.

Статистическая обработка. Анализ полученных результатов производили в программе MATLAB 2022a (MathWorks, USA): однофакторный дисперсионный анализ – с помощью функции *anova1*, множественное сравнение – с помощью функции *multcompare* на основе поправки Тьюки. В качестве порогового значения уровня доверительной вероятности использовали значение 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарное количество опада, собранного за период 27–28 августа – 5–7 октября, отличалось для разных пробных площадей ($p = 0.028$ для дисперсионного анализа, N = 30). В целом оно убывало от ПП 1 (273 ± 28 г м$^{-2}$) к ПП 6 (167 ± 24 г м$^{-2}$), значения именно на этих двух ПП были единственными, значимо отличавшимися при множественном сравнении (рис. 2, а). Доля листвы мелколиственных пород (осина, рябина) в общем опаде значимо отличалась между пробными площадками ($p < 0.0001$ для дисперсионного анализа, N = 30): она снижалась от ПП 1 к ПП 6, для которой была значимо ниже при множественном сравнении, чем для остальных ПП (рис. 2, б). Доля опада темнохвойных пород (хвоя кедра, ели и пихты) также значимо отличалась между ПП ($p < 0.0001$ для дисперсионного анализа, N = 30): она росла от ПП 1 к ПП 6, для которой была, наоборот, значимо выше при множественном сравнении с остальными ПП (рис. 2, б). Средняя мощность L-горизонта значимо отличалась между ПП в августе ($p = 0.0182$ для дисперсионного анализа, N = 24), варьируя от 2 до 4 см. Единственное значимое различие было зафиксировано между ПП 2 (наименьшее значение) и ПП 4 (наибольшее значение). В октябре средняя мощность L-горизонта подстилки возросла до 2.5–6 см и также значимо различалась между ПП ($p = 0.0014$ для дисперсионного анализа, N = 24): для ПП 1 и ПП 3 мощность была значимо выше, чем для ПП 5 и ПП 6.

Содержание углерода в L-горизонте не изменялось значимо между ПП от октября к августу ($p = 0.42$ для дисперсионного анализа, N = 18), колеблясь в диапазоне от 44 до 50% (табл.). Отношение C/N в L-горизонте снижалось от октября

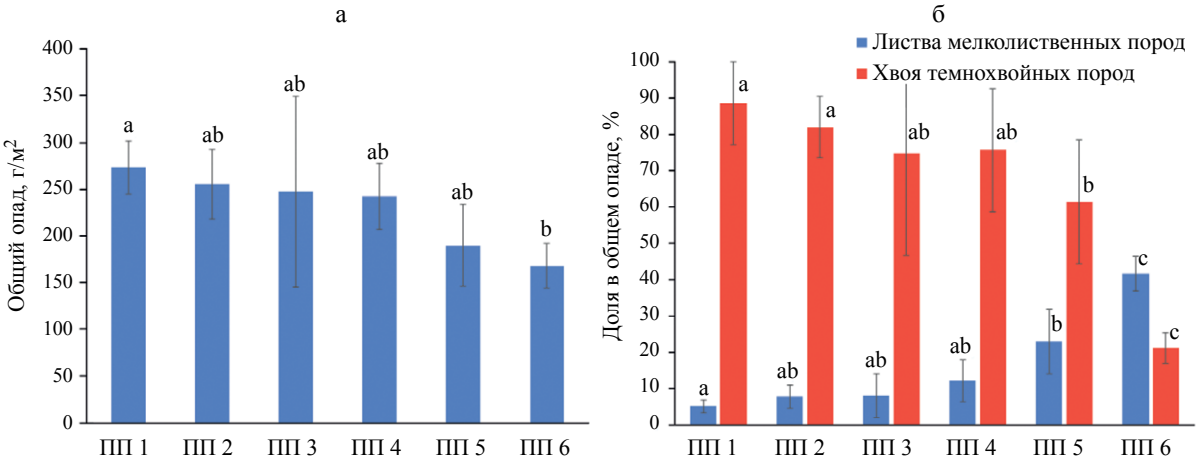


Рис. 2. а – Общий опад на исследованных пробных площадях за период 27–28 августа – 5–7 октября 2023 г.; б – доля листвы мелколиственных пород и хвои темнохвойных пород в опаде на исследованных пробных площадях. Буквы обозначают различия при множественном сравнении: если над двумя любыми столбиками есть одна и та же буква, значения в этих столбиках значимо не различаются.

к августу для всех ПП (табл.), причем величина изменения C/N между этими месяцами значимо отличалась между ПП ($p < 0.0001$ для дисперсионного анализа, N = 18). Наибольшее падение C/N наблюдалось для ПП 5, наименьшее – для ПП 3; на остальных ПП значения изменения C/N были промежуточными между ПП 5 и ПП 3 и не отличались значимо друг от друга при множественном сравнении (рис. 3, а). Общее содержание азота в органическом веществе L-горизонта, наоборот, росло от октября к августу. Величина изменения этого содержания также значимо отличалась между ПП ($p < 0.001$ для дисперсионного анализа, N = 18), различия между ПП были такими же, как и для C/N: больше всего общий N вырос для ПП 5, меньше всего – для ПП 3, а для остальных ПП изменения общего N имели промежуточные значения между ПП 5 и ПП 3 и не отличались значимо друг от друга при множественном сравнении (рис. 3, б).

Таблица. Динамика общего содержания C, N и C/N в органическом веществе подстилки от октября (наибольшая доля свежего опада) к августу (наибольшая доля разложенного опада)

Пробная площадь	Общий C, %		Общий N, %		C/N	
	октябрь	август	октябрь	август	октябрь	август
1	45.1 (0.3)	44.8 (0.3)	1.06 (0.02)	1.80 (0.03)	42.4 (0.4)	25.0 (0.2)
2	46.0 (0.3)	45.8 (0.4)	0.86 (0.02)	1.39 (0.02)	53.3 (0.3)	33.1 (0.4)
3	46.5 (0.5)	45.9 (0.3)	1.14 (0.02)	1.46 (0.03)	40.7 (0.2)	31.9 (0.3)
4	49.1 (0.2)	49.3 (0.4)	1.02 (0.02)	1.74 (0.02)	48.3 (0.3)	28.2 (0.4)
5	49.2 (0.3)	49.1 (0.3)	1.02 (0.03)	1.93 (0.02)	48.1 (0.3)	25.5 (0.4)
6	47.4 (0.4)	47.2 (0.5)	0.85 (0.02)	1.46 (0.03)	55.5 (0.3)	32.3 (0.3)

Примечание. Даны средние (стандартное отклонение) по трем аналитическим повторностям.

Усредненные ИК спектры для образцов из каждой пробной площади, отобранных в августе и октябре, представлены на рис. 4. Анализ этих спектров методом главных компонент показал, что в октябре химическая структура органического вещества L-горизонта подстилки постепенно изменялась по мере увеличения доли темнохвойных пород от ПП 1 к ПП 5 (рис. 5, а, кружки), но имела принципиально другой состав на ПП 6. Целлюлоза и другие углеводы с пиками на волновых числах 1000–1100 см$^{-1}$ вносят сопоставимый положительный вклад в обе главные компоненты (рис. 5, б). В первую главную компоненту, объясняющую 55.2% общей дисперсии, также вносят положительный вклад несколько пиков, соответствующих белкам и другим органическим соединениям с азотом: амид I (пик на 1650 см$^{-1}$), амид II (1497 и 1565 см$^{-1}$) и амид III (1235, 1326 и 1415 см$^{-1}$). Во вторую главную компоненту (21.5% дисперсии) вносят отрицательный вклад пики алифатических алкильных групп (C–H связи на 2850 и 2918 см$^{-1}$), карбонильных групп (C=O на 1738 см$^{-1}$) и ароматических фрагментов (C=C, C=O и COOH в ароматических структурах на 1617 см$^{-1}$). Таким образом, чем правее точка по оси абсцисс, тем больше

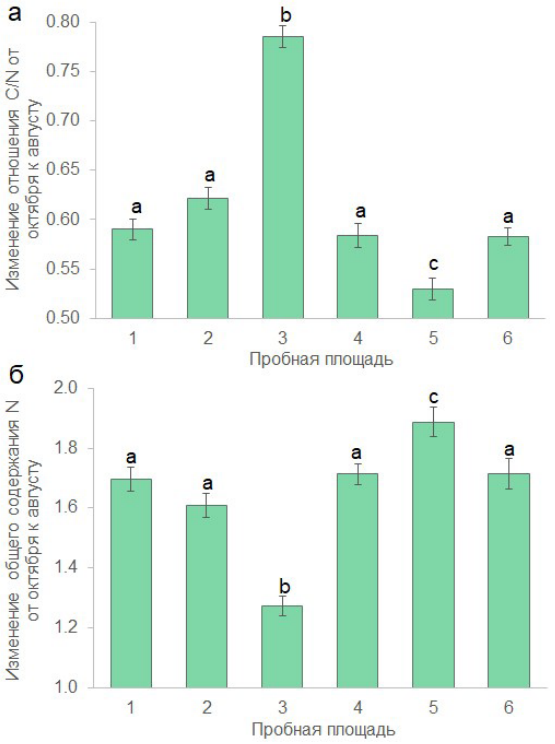


Рис. 3. а – Снижение отношения C/N в августе относительно октября для исследованных образцов L-горизонта; б – повышение содержания азота в августе относительно октября для исследованных образцов L-горизонта. Усы показывают стандартное отклонение, буквы обозначают различия при множественном сравнении: если над двумя любыми столбиками есть одна и та же буква, значения в этих столбиках значимо не различаются.

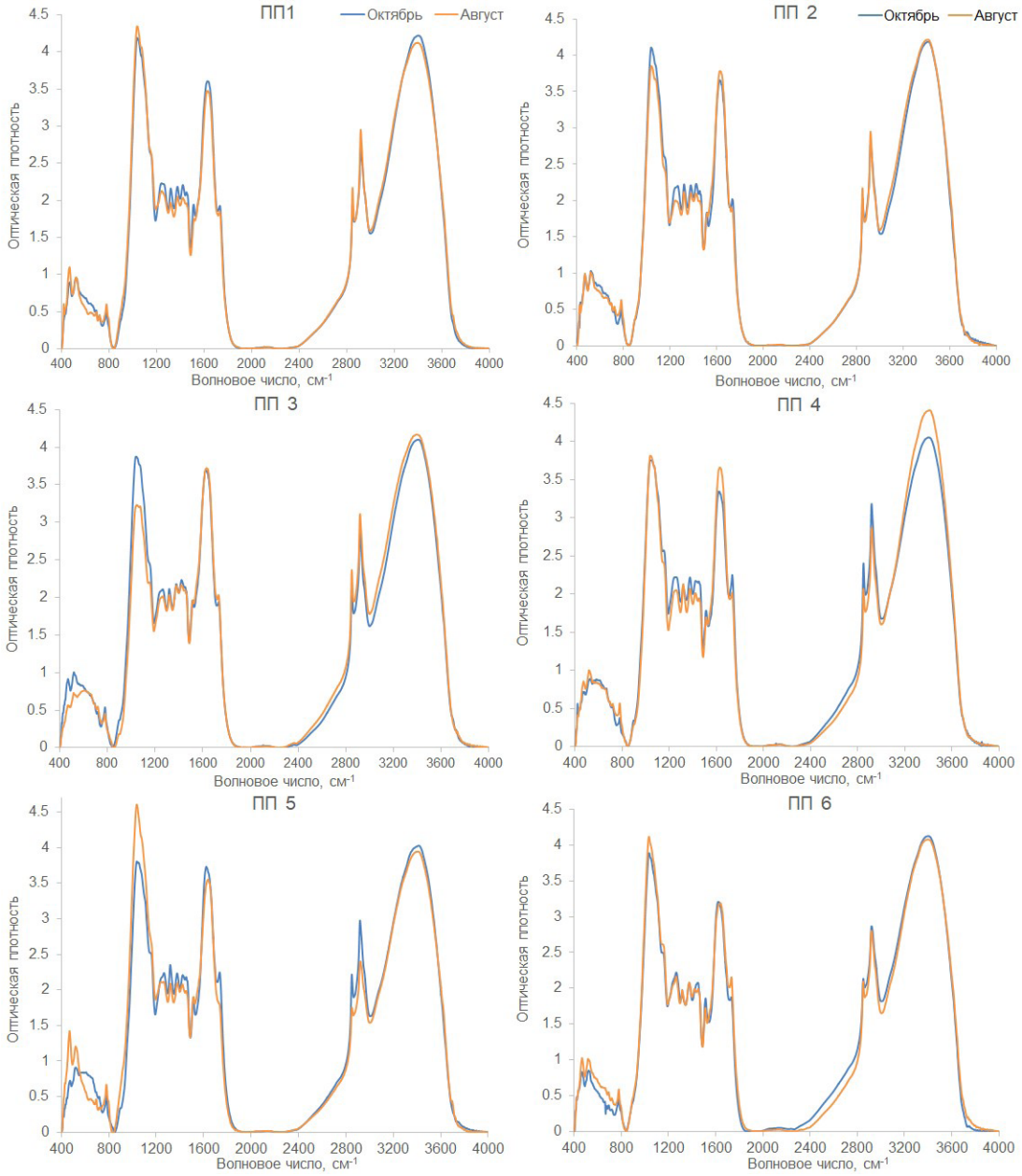


Рис. 4. Усредненные ИК спектры образцов из L-горизонта исследованных ПП. Синим дан усредненный спектр для образца, отобранного в октябре (после поступления свежего опада), оранжевым – в августе (наиболее разложенный опад).

доля азотсодержащих соединений в подстилке, а чем выше по оси ординат, тем меньше доля устойчивых к разложению ароматических соединений, полиэфиров (кутин, суберин и т.д.) и лигнина. Наибольшая доля целлюлозы и углеводов содержится в L-горизонтах тех ПП, образцы из которых оказались ближе к правому верхнему углу.

В августе картина принципиально изменилась (рис. 5, а, квадраты): органическое вещество в L-горизонтах наиболее контрастных объектов – осинника (ПП 1) и кедрача (ПП 6) – имело близкие характеристики, в то время как находящиеся на близких сукцессионных стадиях осиновые (ПП 1, ПП 2 и ПП 3) и темнохвойные леса с незначительным участием лиственных пород (ПП 5 и ПП 6) стали существенно отличаться по химической структуре органического вещества L-горизонтов. При этом в главные компоненты вклад вносили все те же пики, только они иначе распределились между главными компонентами (рис. 5, в). В первую главную компоненту (75% дисперсии) вносят положительный вклад целлюлоза

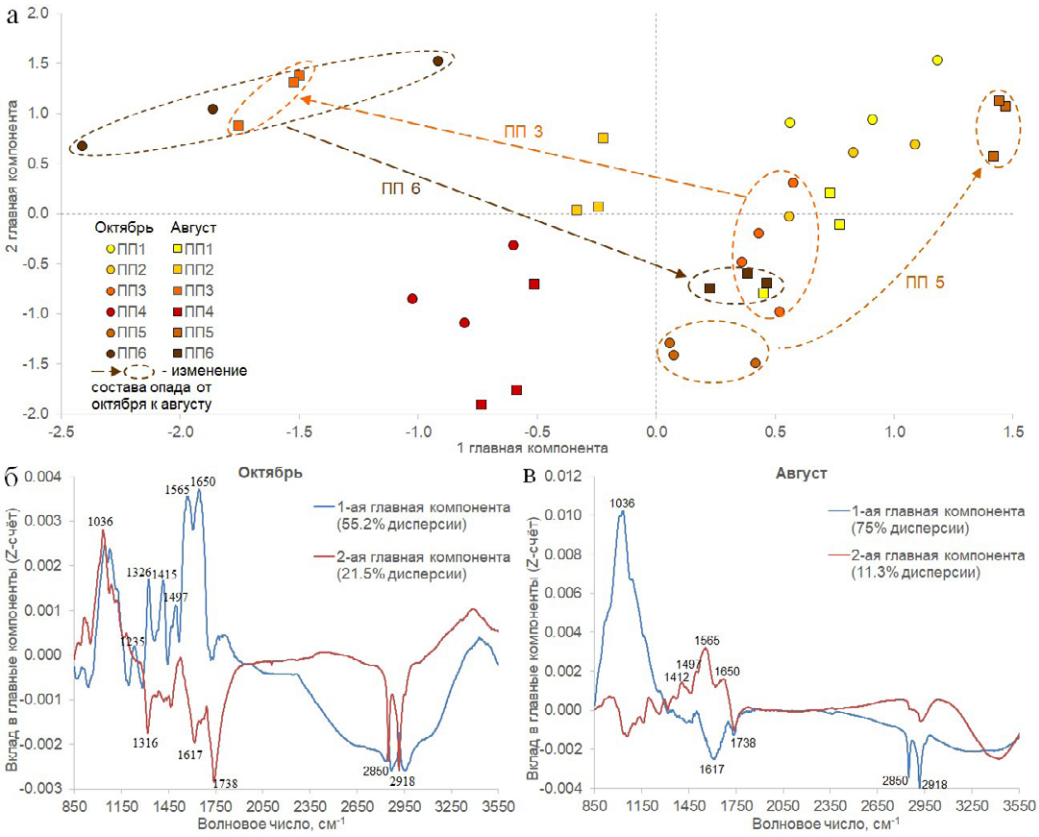


Рис. 5. а – Положение спектральных характеристик в осях главных компонент для подстилок, собранных в октябре (кружки) и августе (квадраты) на исследованных пробных площадях; б–в – вклад поглощения на разных волновых числах в первые две главные компоненты, полученные при анализе спектров L-горизонтов, собранных в октябре (б) и августе (в) на исследованных пробных площадях. Пунктирные стрелки на графике (а) показывают изменение положения спектров образцов из одной и той же пробной площади от октября к августу в плоскости главных компонент. Числа на графиках (б, в) показывают волновые числа, на которые приходятся экстремумы самых больших пиков, для удобства идентификации соответствующих функциональных групп.

и другие углеводы (1000–1100 см$^{-1}$), а отрицательный вклад – ароматические фрагменты (1617 см$^{-1}$), карбонильные группы (1738 см$^{-1}$) и алифатические алкильные группы (2850 и 2918 см$^{-1}$). Во вторую главную компоненту (11.3% дисперсии) вносят положительный вклад белки и другие соединения с азотом (амид I–III), а отрицательный вклад – карбонильные группы (1738 см$^{-1}$). Таким образом, чем правее точка по оси абсцисс, тем больше доля целлюлозы и углеводов и меньше доля устойчивых к разложению ароматических соединений, а чем выше по оси ординат, тем больше доля азотсодержащих соединений.

Различия в составе органического вещества L-горизонта подстилки, отобранного до листопада и после него, на разных стадиях вторичной сукцессии формируются по двум причинам: из-за изменяющегося качества поступающего опада и из-за разной трансформации опада. Увеличивающаяся доля хвойных пород в древостое от ПП 1 к ПП 6 приводит к соответствующему изменению структуры опада, как это наблюдалось в других исследованиях (Иванова, 2021). При этом только на ПП 6 (близкий к климаксному темнохвойный лес) опад в большей степени формировался темнохвойными породами, чем мелколиственными. Хотя опадение хвои происходит круглогодично, это не изменит саму обнаруженную нами закономерность, доля опада темнохвойных пород будет по-прежнему повышаться в том же направлении от ПП 1 к ПП 6. ИК спектры L-горизонта подстилки в октябре (когда он содержит больше всего неразложенного опада) полностью соответствуют наблюдаемой структуре опада. Положение ПП от 1 к 5 почти последовательно снижается вдоль второй главной компоненты, что соответствует снижению доли легкоразложимых компонентов (целлюлоза и углеводы) и накоплению устойчивой ароматики и полиэфиров. Это согласуется с хорошо известным фактом о том, что опад темнохвойных пород содержит больше устойчивых к разложению соединений, чем опад лиственных пород (Артемкина, 2023; Березин и др., 2023). Положение подстилки на ПП 6 в осях главных координат принципиально

отличается от остальных ПП: располагаясь левее всех по оси абсцисс, она содержит существенно меньше белков и других азотсодержащих соединений.

По мере разложения опада в подстилке падает доля сравнительно легко разлагаемых целлюлозы и углеводов и возрастает доля устойчивых компонентов с большей долей ароматических соединений (Cotrufo et al., 2009; Soong et al., 2015; Иванова, 2021). Первая главная компонента в августе, объясняющая подавляющую часть дисперсии спектров, точно описывает это изменение, поскольку пик целлюлозы и углеводов вносит положительный вклад в эту главную компоненту, а пики лигнина (1617 см$^{-1}$) и полиэфиров (коррелирующие пики карбонильной (1735 см$^{-1}$) и алифатических алкильных (2850 и 2918 см$^{-1}$) групп) – отрицательный. В августе доля целлюлозы и углеводов была минимальной в образце L-горизонта ПП 3, затем возрастала в образцах ПП 2 и ПП 4, далее к ПП 1 и ПП 6 и была максимальной в образце ПП 5. Сравнение с результатами для L-горизонта в октябре показывает, что относительные позиции нескольких пробных площадей изменились (показано стрелками на рис. 5, а). Образцы из L-горизонта ПП 2 и ПП 3 потеряли больше всех целлюлозы и углеводов, переместив эти ПП значительно левее всех остальных в августе по первой главной компоненте, хотя доля этих компонентов в них в октябре была выше, чем в образцах из других ПП, кроме ПП 1. Наоборот, образцы из L-горизонтов ПП 5 и ПП 6 в октябре содержали меньше легкоразложимых компонентов, чем в остальных ПП, а в августе стали содержать больше всех. Образцы из L-горизонта осинового леса (ПП 1), в октябре превосходившие по доле целлюлозы образцы из темнохвойного зрелого леса (ПП 6), стали близки к ним по этому показателю в августе. Таким образом, интенсивность разложения целлюлозы и углеводов убывала в ряду ПП 3 > 2 > 4 ≈ 1 > 6 > 5. Иными словами, наибольшее относительное снижение доли сравнительно легко разложимых целлюлозы и углеводов (и накопление устойчивых к разложению компонентов) происходило на промежуточных стадиях сукцессии, а не на начальных, как это предполагалось ранее. Возрастание скоростей разложения (а значит, большее снижение доли легкоразлагаемых веществ за одно и то же время) в смешанных образцах опада, по сравнению с моновидовыми, не раз было показано в экспериментах с мешочками (Cotrufo, del Galdo, 2009; Yang et al., 2022). Однако хвойный и лиственный опад попадает на ПП 1-5 в сопоставимой пропорции, следовательно, эффект смешения разных типов опада не может объяснить разницу в трансформации органического вещества между этими ПП. Другое возможное объяснение может быть связано со стехиометрией элементов, влияющей на трансформацию органического вещества (Zechmeister-Boltenstern et al., 2015).

По изменению общего содержания азота и C/N в L-горизонте от октября к августу ПП 3 и ПП 5 оказались на разных полюсах, как и по изменению химической структуры согласно результатам ИК Фурье-спектрометрии. Однако выводы, полученные на основе элементного состава, противоположны результатам спектрометрии. Наибольшее снижение C/N (наблюдавшееся для ПП 5) обычно соответствует наиболее интенсивному разложению опада, а наименьшее снижение (наблюдавшееся на ПП 3) – наименее интенсивному (Ge et al., 2013). Такую зависимость объясняют избыточным метаболизмом (“overflow metabolism”), когда микроорганизмы, чтобы получить доступ к лимитирующему их рост азоту, тратят ресурсы на деполимеризацию органического вещества в опаде, снижая эффективность усвоения углерода (Zechmeister-Boltenstern et al., 2015). Альтернативная теория предполагает, что в бедных азотом экосистемах преимущественная деполимеризация белков (“preferential protein depolymerization”) контролирует доступность азота для микробов (Reuter et al., 2020). В соответствии с ней меньшее накопление азота и меньший рост C/N в процессе разложения на ПП 3 показывает, что микроорганизмы эффективно усваивают азот из подстилки. Если у микроорганизмов достаточно азота, они могут накапливать большую биомассу и сильнее разлагать опад, снижая долю легкоразложимого органического вещества больше, чем в других ПП. Наоборот, в подстилке на ПП 5 C/N упал сильнее, чем на других ПП, т. е. микроорганизмы сравнительно менее эффективно разлагают белки, поэтому массовая доля азота в разлагающейся подстилке увеличивается сильнее, чем на других ПП. Можно предположить, что в условиях дефицита азота микроорганизмы в подстилке на ПП 5 менее активны, чем на других ПП, и обеспечивают менее глубокую трансформацию опада. Таким образом, изменение элементного состава в ходе разложения подстилки может согласовываться с выводами, полученными на основе ИК Фурье-спектрометрии.

Накопление соединений азота в L-горизонте на ПП 5 от октября к августу подтверждается и результатами ИК Фурье-спектрометрии. Однако нельзя однозначно интерпретировать пики в диапазоне 1200–1700 см$^{-1}$ на первой главной компоненте в октябре и второй в августе как пики групп амид I–III, поскольку в этой области существуют полосы поглощения других функциональных групп, в том числе ароматических (Pandey, Pitman, 2003; Grabska et al., 2021; Volkov et al., 2021). С последним, по-видимому, связано то, что спектры образцов L-горизонта из ПП 3 и ПП 5 в августе находятся близко по оси ординат (вторая главная компонента), хотя содержание общего азота в них

сильно отличается. Кроме того, от октября к августу форма главных компонент, содержащих пики групп амид I–III, изменяется, например, в августе пик на 1650 см$^{-1}$ стал значительно ниже пика на 1565 см$^{-1}$ по сравнению с октябрем, что тоже указывает на то, что эти главные компоненты отражают не только долю белков в органическом веществе L-горизонта.

Проведенный анализ на основе ИК Фурье-спектрометрии обладает рядом недостатков. Он не позволяет определить количественные различия в накоплении веществ той или иной химической структуры в L-горизонте разных ПП. Увеличение доли полисахаридов для образцов из ПП 5 могло быть следствием того, что опад ели поступает в L-горизонт в основном в зимне-весенний период и, как следствие, в августе он может быть менее разложенным по сравнению с октябрем. Кроме того, при попадании в пробы подстилки минеральные почвенные частицы могут исказить результат, поскольку полосы поглощения алюмосиликатов перекрываются со многими полосами поглощения органических веществ (Volkov et al., 2021). Тем не менее, обнаруженные различия между пробными площадями превышают точность метода, если судить по разбросу между сделанными повторностями (символы одного цвета и формы на рис. 5, а).

В литературе не так много работ, в которых сравнивается скорость или глубина трансформации опада на промежуточных и поздних стадиях сукцессии среднетаежного леса в автоморфных ландшафтах. Сходные результаты получил А.В. Иванов (2015): в зрелом (200 лет) кедрово-широколиственном лесу подстилочно-опадный коэффициент, обратный по смыслу скорости разложения опада, возрастает по сравнению с предыдущими стадиями (50, 80 и 130 лет), на которых он значимо не отличается. Инкубационные эксперименты с опадом ели, осины и их смесью также подтверждают, что скорость разложения в подстилке зависит не только от состава опада, но и состава древостоя, формирующего эту подстилку (Laganière et al., 2010). В этой работе потеря массы (а значит, и глубина трансформации) опада хвои ели увеличивалась при разложении в подстилке из осинового леса по сравнению с подстилкой из ельника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разложение опада играет ключевую роль в цикле углерода и элементов минерального питания лесных экосистем, особенно в бореальном климатическом поясе, где недостаток этих минеральных элементов ограничивает продуктивность фитоценозов и влияет на скорость восстановления после вырубок и пожаров. Хотя скорость разложения на разных стадиях восстановительных сукцессий измерена многократно, исследований изменения химической структуры опада в ходе разложения сравнительно немного. Мы попытались восполнить этот недостаток с помощью ИК Фурье-спектрометрии, сочетающей простоту реализации с возможностью сравнивать долю тех или иных функциональных групп в составе органического вещества.

Когда свежий опад только попадает в L-горизонт, его химическая структура определяется в первую очередь составом этого опада. Опад лиственных пород содержит больше легкоразлагаемых и меньше устойчивых к разложению соединений, поэтому в октябре L-горизонт подстилки на более поздних стадиях сукцессии содержит меньше первых и больше вторых. Исключением из этого правила была подстилка в близком к климаксному темнохвойном лесу, L-горизонт которой содержал значительно меньше белков, чем подстилки на более ранних стадиях сукцессии. Если бы разложение опада на разных стадиях сукцессии зависело исключительно от свойств опада, то полученные для L-горизонтов подстилки в октябре закономерности сохранились (и, вероятно, усилились бы) к августу. Однако анализ ИК спектров L-горизонтов в августе показал, что сам процесс разложения на разных стадиях вторичной сукцессии протекает по-разному и зависит не только от состава поступающего опада. Наиболее сильное относительно других стадий снижение доли легкоразлагаемых и увеличение доли устойчивых компонентов произошло в L-горизонте осинового леса с темнохвойным вторым ярусом, т. е. на промежуточной стадии сукцессии среди исследованных. Ближе к начальной и конечной стадиям эти изменения убывали.

Возможное объяснение такой закономерности можно получить на основе элементного состава разлагающейся подстилки, который напрямую контролирует функционирование сообществ деструкторов. Увеличение содержания общего азота и снижение C/N в L-горизонте оказались минимальными именно на той стадии сукцессии, где произошло наиболее сильное изменение химической структуры. Это может означать, что микроорганизмы в этой экосистеме эффективнее, чем на других стадиях, извлекают азот из подстилки. Поскольку они при этом интенсивнее всего разлагают не содержащее азота легкоразложимое органическое вещество (целлюлоза и углеводы), органическое вещество теряет одновременно и C, и N, что приводит к меньшему изменению отношения содержания этих элементов в L-горизонте. На других стадиях сукцессии микроорганизмы не так эффективно деполимеризуют азотсодержащее органическое вещество в L-горизонте, что приводит к большему относительному накоплению азота и, как следствие, большему снижению C/N.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Н.В. Лукиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.

Артемкина Н.А. Взаимосвязи фенольных соединений, танинов, лигнина, азота и углерода в растениях ельников кустарничково-зеленомошных на Кольском полуострове // Лесоведение. 2023. № 1. С. 35–43. https://doi.org/10.31857/S0024114823010047

Басова Е.В., Лукина Н.В., Кузнецова А.И. и др. Качество древесного опада как информативный индикатор функциональной классификации лесов // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 3. С. 1–21. https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-113

Березин Г.В., Капица Е.А., Шорохова Е.В. Современные представления о разложении древесного опада в лесных экосистемах // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. 2023. С. 118–120.

Богатырев Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.

Иванов А.В. Запасы лесных подстилок в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня // Сибирский лесной журнал. 2015. № 5. С. 87–95. https://doi.org/10.15372/SJFS20150507

Иванов А.В., Браун М., Замолодчиков Д.Г., Лынов Д.В., Панфилова Е.В. Лесные подстилки как звено цикла углерода хвойно-широколиственных насаждений Южного Приморья // Почвоведение. 2018. № 10. С. 1226–1233. https://doi.org/10.1134/S0032180X18100052

Иванова Е.А. Формирование и разложение древесного опада в лесных экосистемах в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 3. С. 1–52. https://doi.org/10.31509/2658-607x-202143-87

Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 248 с.

Кузнецов М.А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.

Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // Вестник РАН. 2020. Т. 90. № 6. С. 528–532. https://doi.org/10.31857/S0869587320060080

Семенов В.М., Тулина А.С., Семенова Н.А., Иванникова Л.А. Гумификационные и негумификационные пути стабилизации органического вещества в почве (обзор) // Почвоведение. 2013. № 4. С. 393–407. https://doi.org/10.7868/S0032180X13040114

Adamczyk B. How do boreal forest soils store carbon? // BioEssays. 2021. V. 43. № 7. P. 2100010. https://doi.org/10.1002/bies.202100010

Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G.J., Simpson M.J. Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter // Soil Biology and Biochemistry. 2021. V. 156. P. 108189. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189

Canadell J.G., Monteiro P.M.S., Costa M.H. et al. Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks // Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, 2021. P. 673–816.

Cotrufo M.F., Galdo I.D. Piermatteo D. Litter decomposition: Concepts, methods and future perspectives // Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 76–90.

Cotrufo M.F., del Galdo I. Litter decomposition: Concepts, methods and future perspectives. // Soil Carbon Dynamics. 2009. P. 76–90.

Fernández-Alonso M.J., Yuste J.C., Kitzler B., Ortiz C. Changes in litter chemistry associated with global change-driven forest succession resulted in time–decoupled responses of soil carbon and nitrogen cycles // Soil Biology and Biochemistry. 2018. V. 120. P. 200–211. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.013

Ge X., Zeng L., Xiao W., Huang Z., Geng X., Tan B. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review // Acta Ecologica Sinica. 2013. V. 33. № 2. P. 102–108. https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006

Grabska J., Beć K.B., Huck C.W. Current and future applications of IR and NIR spectroscopy in ecology, environmental studies, wildlife and plant investigations // Comprehensive Analytical Chemistry. 2021. V. 98. P. 45–76. https://doi.org/10.1016/bs.coac.2020.08.002

Heller C., Ellerbrock R.H., Roßkopf N., Klingenfuß C., Zeitz J. Soil organic matter characterization of temperate peatland soil with FTIR-spectroscopy: Effects of mire type and drainage intensity // European Journal of Soil Science. 2015. V. 66. № 5. P. 847–858. https://doi.org/10.1111/ejss.12279

Hodgkins S.B., Richardson C.J., Dommain R. et al. Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance // Nature Communications. 2018. V. 9. № 1. P. 3640. https://doi.org/10.1038/s41467-018-06050-2

Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Ivanova G.A. et al. Wildfires in the Siberian taiga // Ambio. 2021. V. 50. № 11. P. 1953–1974. https://doi.org/10.1007/s13280-020-01490-x

Kupriianova I.V., Kaverin A.A., Filippov I.V. et al. The main physical and geographical characteristics of the Mukhrino field station area and its surroundings // Environmental Dynamics and Global Climate Change. 2022. V. 13. № 4. P. 215–252. https://doi.org/10.18822/edgcc240049

Laganière J., Pare D., Bradley R.L. How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions // Canadian Journal of Forest Research. 2010. V. 40. № 3. P. 465–475.

Legendre P., Legendre L. Numerical ecology // Developments in Environmental Modelling. V. 24. Amsterdam: Elsevier Science BV, 2012. 989 p.

Pandey K.K., Pitman A.J. FTIR studies of the changes in wood chemistry following decay by brown–rot and white–rot fungi // International Biodeterioration and Biodegradation. 2003. V. 52. № 3. P. 151–160. https://doi.org/10.1016/S0964-8305(03)00052-0

Prăvălie R. Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming // Earth-Science Reviews. 2018. V. 185. P. 544–571. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.010

Reuter H., Gensel J., Elvert M., Zak D. Evidence for preferential protein depolymerization in wetland soils in response to external nitrogen availability provided by a novel FTIR routine // Biogeosciences. 2020. V. 17. № 2. P. 499–514. https://doi.org/10.5194/bg-17-499-2020

Soong J.L., Parton W.J., Calderon F., Campbell E.E., Cotrufo M.F. A new conceptual model on the fate and controls of fresh and pyrolized plant litter decomposition // Biogeochemistry. 2015. V. 124. № 1–3. P. 27–44. https://doi.org/10.1007/s10533-015-0079-2

Volkov D.S., Rogova O.B., Proskurnin M.A. Organic matter and mineral composition of silicate soils: FTIR comparison study by photoacoustic, diffuse reflectance, and attenuated total reflection modalities // Agronomy. 2021. V. 11. № 9. P. 1879. https://doi.org/10.3390/agronomy11091879

Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota // Science. 2004. V. 304. № 5677. P. 1629–1633. https://doi.org/10.1126/science.1094875

Yang K., Zhu J., Zhang W. et al. Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects // Journal of Ecology. 2022. V. 110. № 7. P. 1673–1686. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13902

Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M. et al. The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations // Ecological Monographs. 2015. V. 85. № 2. P. 133–155. https://doi.org/10.1890/14-0777.1

Zhang K., Cheng X., Dang H. et al. Linking litter production, quality and decomposition to vegetation succession following agricultural abandonment // Soil Biology and Biochemistry. 2013. V. 57. P. 803–813. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.08.005

Analysing the Transformation of Forest Litter's Organic Matter on Different Stages of Secondary Succession of a Middle Taiga Forest using the Fourier-transform Infrared Spectrometry

A. F. Sabrekov[1, *], Iu. V. Kupriianova[1], A. A. Koval[1], D. V. Ilyasov[1], M. V. Glagolev[1, 2, 3], E. D. Lapshina[1]

[1]Yugra State University,
Chekhova st. 16, Khanty-Mansiysk, 628012 Russian Federation
[2]Moscow State University, Soil Science Faculty,
Leninskie Gory 1 bldg. 12, Moscow, 119991 Russian Federation
[3]Institute of Forest Science of the RAS,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation
**E-mail: sabrekovaf@gmail.com*

Organic matter decomposition is a key process in the carbon cycle that controls the rate of carbon dioxide emission, carbon accumulation in the soil, and the availability of mineral elements for plants. Changes in the forest stand's composition during secondary succession result in changes in the quality of litter, which affects the rate and depth of its transformation. We analysed how the chemical structure of the L-horizons of litter changes from October to August at different stages of secondary succession in typical forest ecosystems of Western Siberia's middle taiga using IR spectrometry and elemental analysis. It turned out that the structure of organic matter in the L-horizons was transformed to the largest degree at intermediate stages of succession (in an aspen forest with a dark coniferous second storey), while at previous (monodominant aspen forests) and subsequent successional stages (mixed and dark coniferous forests), changes were less pronounced. These changes include a decrease in the proportion of relatively easily decomposable components (cellulose and carbohydrates) and accumulation of aromatic compounds and polyesters that are more recalcitrant to decomposition. Aspen forest with the dark coniferous second storey and dark coniferous forest turned out to be the objects with the highest difference in terms of changes

in the litter's elemental composition: the ratio of total carbon to nitrogen over the period from October to August increased the least in the former and the most in the latter. This combination of IR spectrometry and elemental analysis results can be explained by differences in the efficiencies of depolymerisation of nitrogen-containing compounds in litter. In general, the obtained results show that litter transformation during decomposition does not always depend only on its initial quality, even in closely located ecosystems where physical conditions are virtually identical. The functioning of the microbial community may be the cause of these differences in transformation at different stages of succession.

Keywords: forest litter, boreal forest, carbon cycle, nitrogen cycle, Western Siberia.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the key innovative project of national importance "Development of a ground-based and remote monitoring system for the carbon pool and greenhouse gases' fluxes in the Russian Federation..." (No. 123030300031-6).

REFERENCES

Adamczyk B., How do boreal forest soils store carbon?, *BioEssays*, 2021, Vol. 43, No. 7, p. 2100010. https://doi.org/10.1002/bies.202100010

Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suktsessionnyi status lesov (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2018, 232 p.

Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G.J., Simpson M.J., Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 156, p. 108189. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189

Artemkina N.A., Vzaimosvyazi fenol'nykh soedinenii, taninov, lignina, azota i ugleroda v rasteniyakh el'nikov kustarnichkovo-zelenomoshnykh na Kol'skom poluostrove (Physical-mechanical wood properties of pine culture of different planting density in Tambov region), *Lesovedenie*, 2023, No. 1, pp. 35–43. https://doi.org/10.31857/S0024114823010047.

Basova E.V., Lukina N.V., Kuznetsova A.I. et al., Kachestvo drevesnogo opada kak informativnyi indikator funktsional'noi klassifikatsii lesov (Quality of wood litter as an informative indicator of functional classification of forests), *Voprosy lesnoi nauki*, 2022, Vol. 5, No. 3, pp. 1–21. https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-113

Berezin G.V., Kapitsa E.A., Shorokhova E.V., Sovremennye predstavleniya o razlozhenii drevesnogo opada v lesnykh ekosistemakh (Modern concepts of decomposition of wood litter in forest ecosystems), In: *Lesa Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: policy, industry, science, education). 2023, pp. 118–120.

Bogatyrev L.G., O klassifikatsii lesnykh podstilok (On forest liters classification), *Pochvovedenie*, 1990, No. 3, pp. 118–127.

Canadell J.G., Monteiro P.M.S., Costa M.H. et al., Syampungani S., Zaehle S., Zickfeld K., Global carbon and other biogeochemical cycles and feedbacks, *Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*, Cambridge University Press, 2021, pp. 673–816.

Cotrufo M.F., del Galdo I., Litter decomposition: concepts, methods and future perspectives, *Soil Carbon Dynamics*, 2009, pp. 76–90.

Cotrufo M.F., Galdo I.D. Piermatteo D., Litter decomposition: concepts, methods and future perspectives, *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology*, Cambridge: Cambridge University Press, 2010, pp. 76–90.

Fernández-Alonso M.J., Yuste J.C., Kitzler B., Ortiz C., Changes in litter chemistry associated with global change-driven forest succession resulted in time–decoupled responses of soil carbon and nitrogen cycles, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 120, pp. 200–211. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.013

Ge X., Zeng L., Xiao W. et al., Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review, *Acta Ecologica Sinica*, 2013, Vol. 33, No. 2, pp. 102–108. https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006

Grabska J., Beć K.B., Huck C.W., Current and future applications of IR and NIR spectroscopy in ecology, environmental studies, wildlife and plant investigations, *Comprehensive Analytical Chemistry*, 2021, Vol. 98, pp. 45–76. https://doi.org/10.1016/bs.coac.2020.08.002

Heller C., Ellerbrock R.H., Roßkopf N., Klingenfuß C., Zeitz J., Soil organic matter characterization of temperate peatland soil with FTIR-spectroscopy: Effects of mire type and drainage intensity, *European J. of Soil Science*, 2015, Vol. 66, No. 5, pp. 847–858. https://doi.org/10.1111/ejss.12279

Hodgkins S.B., Richardson C.J., Dommain R. et al., Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance, *Nature Communications*, 2018, Vol. 9, No. 1, p. 3640. https://doi.org/10.1038/s41467-018-06050-2

Ivanov A.V., Lynov D.V., Panfilova E.V., Braun M., Zamolodchikov D.G., Forest litters as a link in the carbon

cycle in coniferous–broadleaved forests of the Southern Far East of Russia, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 10, pp. 1164–1171.

Ivanov A.V., Zapasy lesnykh podstilok v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya (Forest Litter Stocks in Korean Pine-Broad-Leaved Forests of the Southern Sikhote Alin), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 5, pp. 87–95. https://doi.org/10.15372/SJFS20150507

Ivanova E.A., Formirovanie i razlozhenie drevesnogo opada v lesnykh ekosistemakh v fonovykh usloviyakh i pri aerotekhnogennom zagryaznenii (Tree litter production and decomposition in forest ecosystems under background conditions and industrial air pollution), *Voprosy lesnoi nauki*, 2021, Vol. 4, No. 3, pp. 1–52. https://doi.org/10.31509/2658-607x-202143-87

Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Ivanova G.A., Dvinskaya M.L., Coogan S.C.P., Flannigan M.D., Wildfires in the Siberian taiga, *Ambio*, 2021, Vol. 50, No. 11, pp. 1953–1974. https://doi.org/10.1007/s13280-020-01490-x

Kobak K.I., *Bioticheskie komponenty uglerodnogo tsikla* (Biotic components of the carbon cycle), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, 248 p.

Kupriianova I.V., Kaverin A.A., Filippov I.V. et al., The main physical and geographical characteristics of the Mukhrino field station area and its surroundings, *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 2022, Vol. 13, No. 4, pp. 215–252. https://doi.org/10.18822/edgcc240049

Kuznetsov M.A., Vliyanie uslovii razlozheniya i sostava opada na kharakteristiki i zapas podstilki v srednetaezhnom chernichno-sfagnovom el'nike (Effect of decomposition conditions and falloff composition on litter reserves and characteristics in a bilberry-sphagnum spruce forest of middle taiga), *Lesovedenie*, 2010, No. 6, pp. 54-60.

Laganière J., Pare D., Bradley R.L., How does a tree species influence litter decomposition? Separating the relative contribution of litter quality, litter mixing, and forest floor conditions, *Canadian J. of Forest Research*, 2010, Vol. 40, No. 3, pp. 465–475.

Legendre P., Legendre L., Numerical ecology, *Developments in Environmental Modelling*, Vol. 24, Amsterdam: Elsevier Science BV, 2012, 989 p.

Lukina N.V., Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy (Global challenges and forest ecosystems), *Vestnik RAN*, 2020, Vol. 90, No. 6, pp. 528–532. https://doi.org/10.31857/S0869587320060080

Pandey K.K., Pitman A.J., FTIR studies of the changes in wood chemistry following decay by brown–rot and white–rot fungi, *International Biodeterioration and Biodegradation*, 2003, Vol. 52, No. 3, pp. 151–160. https://doi.org/10.1016/S0964-8305(03)00052-0

Prăvălie R., Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming, *Earth-Science Reviews*, 2018, Vol. 185, pp. 544–571. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.06.010

Reuter H., Gensel J., Elvert M., Zak D., Evidence for preferential protein depolymerization in wetland soils in response to external nitrogen availability provided by a novel FTIR routine, *Biogeosciences*, 2020, Vol. 17, No. 2, pp. 499–514. https://doi.org/10.5194/bg-17-499-2020

Semenov V.M., Tulina A.S., Semenova N.A., Ivannikova L.A., Humification and nonhumification pathways of the organic matter stabilization in soil: A review, *Eurasian Soil Science*, 2013, Vol. 46, No. 4, pp. 355–368.

Soong J.L., Parton W.J., Calderon F., Campbell E.E., Cotrufo M.F., A new conceptual model on the fate and controls of fresh and pyrolized plant litter decomposition, *Biogeochemistry*, 2015, Vol. 124, No. 1–3, pp. 27–44. https://doi.org/10.1007/s10533-015-0079-2

Volkov D.S., Rogova O.B., Proskurnin M.A., Organic matter and mineral composition of silicate soils: FTIR comparison study by photoacoustic, diffuse reflectance, and attenuated total reflection modalities, *Agronomy*, 2021, Vol. 11, No. 9, pp. 1879. https://doi.org/10.3390/agronomy11091879

Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N. et al., Ecological linkages between aboveground and belowground biota, *Science*, 2004, Vol. 304, No. 5677, pp. 1629–1633. https://doi.org/10.1126/science.1094875

Yang K., Zhu J., Zhang W. et al., Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects, *J. of Ecology*, 2022, Vol. 110, No. 7, pp. 1673–1686. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13902

Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M. et al., The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations, *Ecological Monographs*, 2015, Vol. 85, No. 2, pp. 133–155. https://doi.org/10.1890/14-0777.1

Zhang K., Cheng X., Dang H. et al., Linking litter production, quality and decomposition to vegetation succession following agricultural abandonment, *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, Vol. 57, pp. 803–813. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.08.005

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 65–77

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 631.432

ОБЕСПЕЧЕНИЕ НЕИСТОЩИТЕЛЬНОЙ ДЕСУКЦИИ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ НА ИНТРАЗОНАЛЬНЫХ ЛУГОВО-КАШТАНОВЫХ ПОЧВАХ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

© 2025 г. М. К. Сапанов*, М. Л. Сиземская

Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, Московская область, Одинцовский район, с. Успенское, 143030 Россия

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

Поступила в редакцию 24.05.2024 г.
После доработки 21.09.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

В агролесомелиоративных системах, созданных в глинистой полупустыне междуречья Волги и Урала, изучены динамика уровня, минерализация и уклоны грунтовых вод под разными типами почв, занятых целинной и лесной растительностью, для обоснования возможности создания устойчивых древостоев. Обобщены результаты по особенностям влагооборота на засоленных светло-каштановых почвах и солончаковых солонцах, а также на опресненных лугово-каштановых почвах. Показан вертикальный разнонаправленный влагообмен с подстилающим песчаным горизонтом по локальным мезопонижениям рельефа (большие падины с лугово-каштановыми почвами): нисходящий – при инфильтрации талых вод и восходящий – при десукции массивных лесонасаждений. Выявлена возможность создания в падинах гидрологически нейтральных устойчивых небольших куртин и узких лесополос, десукция которых обеспечивается инфильтрационной талой водой, исторически безвозвратно теряемой на внутригрунтовый отток по подстилающему песчаному горизонту.

Ключевые слова: засушливый регион, мезопонижения рельефа, пресная линза, лесонасаждения, влагообмен, подстилающий песчаный горизонт.

DOI: 10.31857/S0024114825010068 **EDN:** EDOSKE

Изучению особенностей динамических явлений в потоках воды в засушливых регионах, их моделированию и прогнозированию под воздействием изменения климата и сельскохозяйственной нагрузки, в том числе агролесомелиорации, уделяется большое внимание (Соколова и др., 2001; Sophocleous, 2002; Kollet, Maxwell, 2006; Fleckenstein et al., 2010; Zhou, Li, 2011; Bradford et al., 2014; Колесников, 2019; Gleeson et al., 2020; Шеин и др., 2021; Quichimbo et al., 2021).

В этой связи необходимо отметить, что на исконно безлесных аридных территориях, например на Прикаспийской низменности, выращивание долговечных лесных насаждений чрезвычайно затруднено вследствие перманентного дефицита воды, поскольку деревьям и кустарникам необходимо гораздо больше влаги, чем исконно произрастающим здесь травянистым растениям, которые могут заканчивать сезонное развитие при почвенной засухе уже в середине вегетационного сезона, тогда как древесная растительность должна функционировать до осени. Поэтому сомкнутые древостои могут расти здесь только при доступных грунтовых водах, так как весенней влагозарядки почвы совершенно недостаточно для их полноценной жизнедеятельности (Роде, Польский 1963; Оловянникова, 1966, 1976; Сапанов и др., 2010).

Механизмы движения воды и солей в почвогрунтах Прикаспия достаточно подробно изучали в агролесомелиоративных системах Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН, который территориально расположен в полупустыне междуречья Волги и Урала (49.3980°N, 46.7960°E). За 70-летний период исследований опубликованы основополагающие работы, в которых, например, представлены: влагонакопление почв солонцового комплекса за счет перераспределения атмосферных осадков по территории в процессе снегопереноса и поверхностного стока талых вод; водно-физические почвенные константы и их интервалы;

типы водного режима почв и диапазоны активной влаги на целине и в агролесомелиоративных системах; эвапотранспирация экосистем, в том числе из грунтовых вод (Мозесон, 1955; Распопов, 1956; Роде, Польский, 1961, 1963; Киссис, Польский, 1963; Большаков, 1964; Базыкина, 1974; Сиземская, 2013).

Было показано, что наилучшими лесорастительными условиями обладают локальные микро- и мезопонижения рельефа (западины, большие падины) с лугово-каштановыми почвами и пресными линзами на глубине 5.5–7.0 м. Однако даже здесь при создании многорядных сомкнутых лесных культур всегда отмечается постепенное засоление этих линз и гибель древостоев (Оловянникова, Линдеман, 2000; Сапанов, 2005).

В этой связи интересны вопросы выявления механизма вторичного засоления пресных линз в лугово-каштановых почвах и возможности их сохранности созданием особых типов лесонасаждений. Например, длительное время предполагали, что на больших падинах увеличение минерализации под массивными насаждениями происходит боковым подтоком засоленных грунтовых вод из-под прилегающих светло-каштановых почв. Для исключения такого процесса и его замещения предлагали создавать древостои не только на некотором расстоянии от края падины, но и с оставлением 1/3...1/5 части падин под целинной растительностью или даже “вечным паром” (Ковда, 1950; Распопов, 1956; Роде, Польский, 1963; Карандина, Эрперт, 1972; Сенкевич, Оловянникова, 1996).

Однако пресная линза под многорядными насаждениями все равно начинала засоляться после ~ 25-летнего периода их выращивания. Лишь в начале 1980-х гг. Г.П. Максимюк предположила, что под высокотранспирирующими древостоями вторичное засоление происходит за счет вертикального подъема засоленных вод из нижележащего горизонта. Этот процесс в дальнейшем подтвердили другие ученые (Оловянникова, Линдеман, 2000; Сапанов, 2003, 2005). Поэтому оказалось необходимым прояснить наличие межпластового водоупора между тяжелым суглинком и подстилающим песчаным горизонтом, а при его отсутствии выявить особенности вовлечения во влагооборот нижележащего слоя.

Цель данной работы – показать общий сценарий круговорота воды в лесоаграрном ландшафте с учетом комплексности почвенного покрова и разнообразия растительных экосистем, с определением механизмов движения водных потоков под всеми типами почв, в том числе в замкнутых понижениях рельефа, для выявления возможности создания в них экологически безопасных древостоев с неистощительным гидрологическим режимом использования пресных линз.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на объектах Джаныбекского стационара. Изучаемая территория, бывшее дно Каспийского моря, в гидрологическом отношении является закрытой системой и представляет собой тектоническую впадину, верхняя часть которой сложена песчано-глинистыми осадками четвертичных трансгрессий Каспия (табл. 1). Территория имеет незначительный уклон (0.1‰) в сторону моря. Рельеф равнинно-волнистый, с плоскими депрессиями – падинами и лиманами (Ковда, 1950; Роде, Польский, 1961).

Основной почвенный покров представлен трехчленным солонцовым комплексом, формирование которого обязано микрорельефу с перепадом высот в несколько десятков сантиметров: на возвышенных участках развиты солончаковые солонцы

Таблица 1. Гранулометрический состав и засоление грунтов под светло-каштановыми почвами, примыкающими к большой падине*

Глубина, м	Мощность, м	Сумма солей, г/ 100 г сухой почвы	Примечание
0–15	15	0.998	Тяжелый суглинок, с 10 м легкий, вязкий
15–19	4	0.074	Песок кварцевый, тонкозернистый, глинистый
19–21	2	0.087	Глина легкая, песчанистая, уплотненная
21–37	16	0.082	Песок мелкозернистый, кварцевый
37–40 40–45	3 5	0.204 0.046	Глина плотная, слабослюдистая Песок мелкозернистый, кварцевый
45–80	35	0.284	Глина с присыпками песка, плотная
80–92	12	0.184	Песок глинистый
92–100	8	0.335	Глина плотная

Примечание. *Данные были предоставлены Г.П. Максимюк (цит. по Сапанов, 2003, с. 24).

с пустынными травяными сообществами, на склонах – светло-каштановые солонцеватые почвы с полупустынными сообществами, в замкнутых микропонижениях (так называемые “западины”) – черноземовидные темноцветные (лугово-каштановые) почвы с разнотравно-злаковыми степными сообществами. При этом типы почв сменяют друг друга через каждые несколько метров. На территории также присутствуют блюдцеобразные мезопонижения (большие падины) глубиной до 2 м и площадью от 1 до 100 га, которые занимают около 10–12% всей ее площади. В падинах также развиты и лугово-каштановые почвы со степной растительностью. На некоторых участках в общем почвенном покрове мезо- и микропонижения в сумме могут занимать до 30% площади (Каменецкая, 1952; Роде, Польский, 1961, 1963; Конюшкова, Козлов, 2010).

Грунтовые воды имеют общий уровень и находятся в состоянии динамического равновесия на глубине 5.5–7.0 м. Под целинными солонцами они засолены до 10 г/л, под светло-каштановыми почвами – до 5–6 г/л, их состав хлоридно-сульфатно-натриевый. Под лугово-каштановыми почвам и присутствует опресненная линза гидрокарбонатно-кальциевого состава и минерализацией менее 1.0 г/л, которая как бы вдавлена в засоленные воды. Постоянное разное засоление грунтовых вод под разными типами почв, отсутствие гидрографической сети и общего уклона на равнинной территории указывают на ее бессточность (Роде, Польский, 1963).

Режим и минерализацию грунтовых вод в пресной линзе изучали на целинной падине, в дендрарии Джаныбекского стационара, в небольших взрослых многорядных лесных массивах, в узких 2-3-рядных лесополосах, а также в отдельных куртинах. Рассматриваемые лесонасаждения представлены дубом черешчатым (*Quercus robur* L.), вязом приземистым (*Ulmus pumila* L.), ясенем пенсильванским (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.), разными видами тополей (*Populus*) и другими древесно-кустарниковыми видами.

В нескольких постоянных наблюдательных скважинах под разными элементами ландшафта уровень грунтовых вод (УГВ) замеряли в течение многих лет ежедекадно хлопушками с точностью ± 1 см. Также были заложены временные наблюдательные скважины в лесных культурах разного породного состава. Все скважины нивелировали относительно друг друга. Общее ежегодное значение УГВ определяли в скважинах, расположенных на солончаковом солонце, и рассчитывали как среднеарифметическое значение ежемесячных показателей. Изменение минерализации грунтовых вод определяли по химическому анализу осенних проб (Воробьева, 1998). Использовали архивные данные Саратовской гидрогеологической экспедиции Нижневолжского геологического управления Министерства геологии РСФСР.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованиями Джаныбекского стационара выявлены основные особенности круговорота воды в целинных ландшафтах Прикаспийской низменности, приходной частью водного баланса которых являются лишь атмосферные осадки. За 70-летний период среднее количество осадков составляет 291 мм. На холодный период года приходится 135 мм (с амплитудой 150–498 мм), при месячной норме 18–25 мм. Основная часть этой влаги перераспределяется по площади и депонируется в почвогрунте. На теплый период приходится 156 мм (с амплитудой 44–354 мм), при месячной норме 22–33 мм. Эта влага сразу же участвует в эвапотранспирации наземных экосистем. Испаряемость в теплое время года (апрель – сентябрь) многократно превышает количество осадков, достигая в июле максимума – 1018 мм (Сапанов, 2021).

Осенне-зимние осадки в результате неравномерного распределения снега и периодического поверхностного стока талых вод по элементам микро- и мезорельефа формируют разные весенние влагозапасы на разных типах почв и частично пополняют грунтовые воды. В целинных солончаковых солонцах весенние влагозапасы почти вполовину меньше выпадающих осадков за холодный период года (~ 80 мм), в светло-каштановых почвах соответствуют им (~ 144 мм), а в лугово-каштановых превышают более чем в два раза (~ 332 мм). Ежегодно эта влага на всех типах почв расходуется на эвапотранспирацию растительных сообществ. Кроме этого, средний расход из грунтовых вод на всех типах почв принято считать около 30 мм/год, главным образом, за счет физического испарения (выпот) с поверхности капиллярной каймы, лишь на лугово-каштановых почвах он несколько больше вследствие десукции некоторых видов глубоко укореняющихся трав (Роде, Польский, 1963; Оловянникова, 1966).

Приход воды в грунтовые воды осуществляется по западинам и падинам (по мнению Г.Н. Высоцкого (1960), “потускулярный тип” водного режима наблюдается, когда при сквозном промачивании инфильтрационные воды смыкаются с пресной линзой с образованием временного водяного купола, который, затем осаживаясь, пополняет эти линзы и участвует в общем гидростатическом подъеме уровня грунтовых вод (Распопов, 1956; Роде, Польский, 1963)).

Общие динамические явления в грунтовых водах происходят вследствие инфильтрации талых вод и сезонной эвапотранспирации растительных экосистем. В иные годы ранневесеннего полного

промачивания почвогрунта с пополнением пресных линз может не наблюдаться. Результирующей величиной водного баланса территории является среднегодовой УГВ, который регулируется соотношением приходной и расходной его частей. В целом годовой подъем УГВ на территории происходит в увлажненные годы, опускание – в засушливые годы. Наиболее показателен быстрый подъем УГВ более чем на 2 м в 1980–1994 гг., который, кстати, совпал с подъемом уровня воды в Каспийском море и небольшом озере Челкар. С середины XX века самое низкое залегание УГВ отмечено в 1976 г. (7.2 м), самое высокое – в 1995 г. (4.4 м). Состояние динамического равновесия УГВ целинных ландшафтов обусловлено в основном климатическими изменениями природной среды (Соколова и др., 2001; Сапанов, 2007, 2021).

Другое дело – трансформация почвенно-гидрологической обстановки под влиянием агролесомелиорации, когда водные и солевые потоки изменяются не только по скорости, но и по направлению. Например, за счет мелиорации и дополнительного снегонакопления в лесополосах солончаковые солонцы и светло-каштановые почвы становятся водопроницаемыми, что вызывает периодическое полное промачивание зоны аэрации и отмывание верхних горизонтов от легкорастворимых солей, вследствие чего нижняя часть профиля и грунтовые воды еще более засоляются и поэтому по-прежнему остаются недоступными для растений. При этом расходы на эвапотранспирацию из зоны аэрации увеличиваются на этих типах почв до 181 мм и 227 мм соответственно. Расходы из грунтовых вод на мелиорированных солонцах и светло-каштановых почвах остаются прежними (физическое испарение в парообразном виде), в то время как на лугово-каштановых почвах происходит существенное изменение механизмов расхода влаги из грунтовых вод вследствие увеличения десукции древесно-кустарниковой растительности (Базыкина, 1974; Оловянникова, 1996; Сиземская, 2013).

Формирование гидрологического режима почвогрунтов в западинах. Площадь западин колеблется в значительных пределах (от нескольких десятков до сотен квадратных метров). Количество депонированной в целинных западинах воды вследствие поверхностного притока зависит от их емкости и площади водосбора, а также дополнительного снегонакопления. Отличительной особенностью этих понижений является небольшая глубина, поэтому при периодическом поверхностном притоке они могут максимально вмещать около 300–500 мм воды. Западины заполняются водой достаточно часто: при сильных ливнях, зимних оттепелях, весеннем снеготаянии. Инфильтрация этой воды в почвогрунт приводит к гашению всего дефицита влаги в зоне аэрации и периодическому образованию водяного купола (Роде, Польский, 1963).

Дальнейший механизм формирования водных потоков в куполе недостаточно изучен. Считается, что постепенное его исчезновение связано с физическим вдавливанием в пресную линзу, вследствие которого она и образуются. Однако встречаются работы, где указывается возможность их некоторого растекания под прилегающие светло-каштановые почвы. В любом случае инфильтрационные купола участвуют в весеннем подъеме общего зеркала воды во всем ландшафте без заметного изменения архитектуры солевого состояния всех типов почв. Именно это состояние указывает на процесс преимущественного вдавливания купола в грунтовые воды с последующей гидростатической коррекцией его уровня во всем целинном ландшафте.

Целинные пресные линзы в западинах часто бывают засоленными, по-видимому, вследствие превышения расходной части водного баланса над приходной (Роде, Польский, 1963; Сиземская, Бычков, 2005). О близком расположении засоленных вод в конкретной западине можно судить, например, по быстрому увеличению минерализации почти с поверхности зеркала воды при бурении скважины с постепенным отбором перемешанной воды (табл. 2). Данное обстоятельство указывает на их маломощность и отсутствие значимого влагообмена с подстилающим песчаным горизонтом.

Данное обстоятельство указывает на их маломощность и отсутствие значимого влагообмена с подстилающим песчаным горизонтом.

В западинах, используемых для посадки сомкнутых лесных культур, пресная линза исчезает еще быстрее и не восстанавливается из-за увеличения

Таблица 2. Изменение минерализации грунтовых вод под целинной западиной при увеличении глубины скважины (УГВ 5.2 м)

Глубина скважины, м	Сумма солей, г/л	CO_3^{2-}	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
		ммоль-экв/л						
5.5	1.677	0	5.6	7.6	11.8	9.5	3.8	11.7
6.8	2.510	0	4.2	14.0	21.0	16.5	9.5	13.2
7.4	3.060	0	4.6	16.4	26.5	16.5	11.0	20.0
8.0	4.102	0	4.4	19.4	39.0	17.5	11.0	34.3

десуктивного расхода из ее капиллярной каймы. Восстановлению линзы не помогают даже постоянно возникающие здесь инфильтрационные водяные купола за счет лучшего снегозадержания и поверхностного стока талых вод при оттепелях. Иными словами, в западинах вся поступающая в почвогрунт инфильтрационная вода всегда полностью тратится на эвапотранспирацию лесонасаждений, так как их корневые системы занимают весь объем зоны аэрации почвенного профиля до капиллярной каймы. Многие виды посаженных деревьев и кустарников в процессе роста и развития вполне приспосабливаются к динамике ежегодных почвенных влагозапасов и могут функционировать достаточно долго (Оловянникова, 1976; Сапанов, 2003; Колесников, 2019). Именно поэтому своеобразный колочно-западинный ландшафт на Джаныбекском стационаре сохраняется без агротехнических и лесоводственных уходов более 70 лет.

Формирование гидрологического режима почвогрунтов в падинах. Под целинными большими падинами гидрологический режим пресных линз значительно отличается от сценария движения водных потоков в западинах. Заполнение падин происходит лишь в результате периодического поверхностного весеннего притока талых вод с образованием кратковременно существующих озер (3–10 дней) глубиной 50–100 см. Такой поверхностный сток талых вод в падины происходит через каждые несколько лет за счет быстрого снеготаяния при установлении в течение нескольких дней постоянных суточных температур воздуха выше 0°С на фоне промерзшей почвы, которая препятствует впитыванию влаги in situ. Инфильтрация этой воды в почвогрунт приводит к образованию водяного купола. Было подсчитано, что при поступлении 1000 мм дополнительной инфильтрационной влаги водяной купол может выходить на поверхность почвы при изначальном уровне воды в пресной линзе около 7 м. В дальнейшем в результате эвапотранспирации растительных сообществ и гидростатического выравнивания общего зеркала грунтовой воды эти купола исчезают (Роде, Польский, 1963; Базыкина, Максимюк, 1978).

Интересен вопрос о мощности самой пресной линзы в падинах. По данным Саратовской гидрогеологической экспедиции, в целинной падине химический анализ отобранных образцов из пьезометрических скважин, фильтры которых расположены на глубине 9–12 м от поверхности почвы в тяжелом суглинке, выявляет наличие пресной линзы с общей минерализацией 0.2–0.4 г/л, тогда как вода из подстилающего песчаного межпластового горизонта с фильтрами на глубине 15.2–17.3 м показывает минерализацию 0.5–2.5 г/л. Кроме этого, выявлено резкое уменьшение засоленности грунтов в подстилающем песчаном горизонте под засоленными светло-каштановыми почвами вблизи падины (см. табл. 1), что, по-видимому, указывает на рассоляющее воздействие подстилающего межпластового горизонта инфильтрационными водами при их горизонтальном оттоке.

Как видим, тезис о транзите инфильтрационной воды под целинными падинами в межпластовый горизонт легкого механического состава через давно существующую пресную линзу в тяжелом суглинке представляется вполне вероятным, но трудно доказуемым. При существовании этого механизма на бессточной равнинной местности такой горизонтальный отток по подстилающему горизонту, обладающему высокой влагопроводностью, будет вызывать гидростатический подъем и выравнивание общего зеркала грунтовых вод под всеми типами почв. Наличие такого процесса предполагает некоторое накопление пресной инфильтрационной воды в подстилающем песчаном горизонте, а результирующей величиной является общий подъем грунтовых вод во всем ландшафте.

Эвапотранспирационный расход травяных экосистем в летний период вызывает обратный водный поток с неравномерным опусканием УГВ под разными типами почв. При этом в целинных падинах опускание воды вызывает образование депрессионной воронки, днище которой располагается ниже общего УГВ, что указывает не только на выпот, но и на десукцию степных травянистых видов из капиллярной каймы пресной линзы (рис. 1). При этом замещающий подток в эту депрессию, очевидно, может происходить именно из нижележащего песчаного межпластового горизонта.

Представленный здесь сценарий впервые раскрывает особенности естественного круговорота воды на целинной равнинной бессточной территории с вовлечением подстилающего горизонта в гидростатическую коррекцию общего зеркала воды, однако он имеет ряд предположений, поэтому не может считаться достоверно доказанным, хотя и полностью объясняет пестроту и сохранность минерализации грунтовых вод под разными типами почв на фоне потускулярного водоснабжения и годовой ее динамики.

Достоверное доказательство водообмена между тяжелым суглинком и подстилающим песчаным горизонтом стало возможным с появлением искусственных лесных экосистем, которые начали выращивать здесь с середины XX в. Существующее разнообразие лесных культур по ассортименту, способам посадки и размещению на падинах позволяет выявить некоторые механизмы движения воды в насыщенных грунтах.

Особенности почвенно-гидрологической обстановки в облесенных больших падинах. Начиная с 1951 г. на Джаныбекском стационаре в падинах стали создавать разнообразные лесные насаждения.

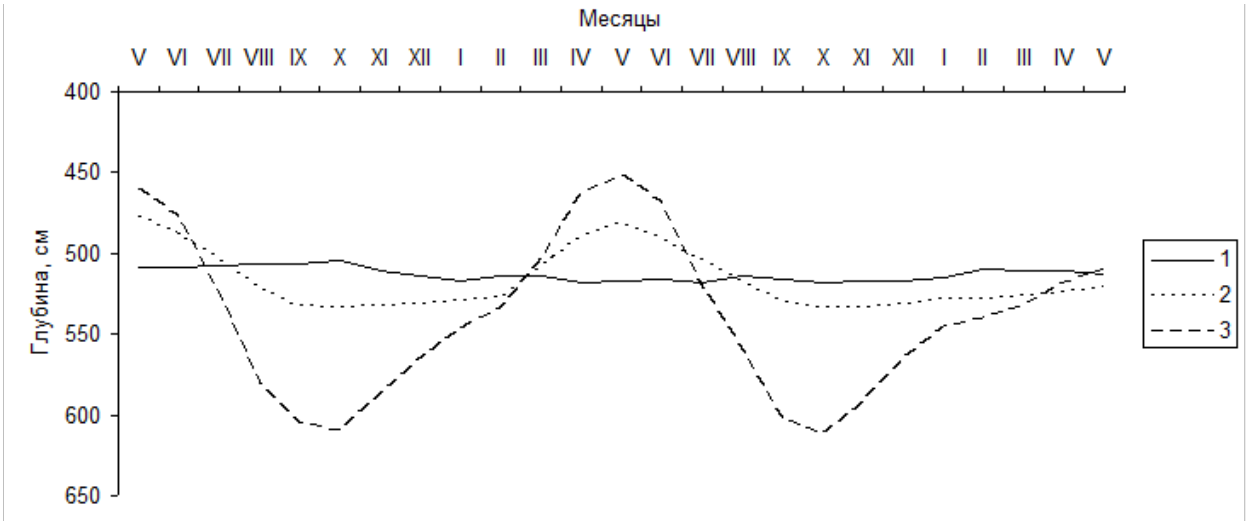


Рис. 1. Сезонная динамика уровня грунтовых вод за трехлетний период на солончаковом солонце с целинной пустынной растительностью (1) и на лугово-каштановой почве двух больших падин с целинной степной и древесно-кустарниковой растительностью, (2) и (3) соответственно.

Наиболее интересны многорядные лесные массивы, в которых в период от 22 до 27 лет пресная линза начинает постепенно засоляться, особенно под древостоями из дуба черешчатого и вяза приземистого, которые имеют двухъярусную корневую систему: первый ярус у них расположен в верхнем почвенном горизонте весеннего влагонакопления, второй – в капиллярной кайме пресной линзы. Сильный десуктивный расход из капиллярной каймы вызывает образование под такими древостоями сезонной чашеобразной выположенной депрессионной воронки в пресной линзе глубиной до 2.5 м (Оловянникова, 1977, 1996; Сапанов, 2000).

Наиболее сложным оказалось вычисление десукции из грунтовых вод из-за постоянного замещающего подтока в эту депрессию, который трудно корректно определить. На стационаре скорость подтока учитывали двумя методами (с использованием разных коэффициентов удельной водоотдачи). По первому методу подток определяли по скорости осеннего подъема уровня воды после прекращения вегетации растений, по второму – кроме этого учитывали еще и скорость ночного восстановления уровня после дневной транспирации древостоя. Этими методами было подсчитано, что ежегодная десукция из пресной линзы у дуба и вяза составляет более 450 мм/год, а общий эвапотранспирационный расход приближается к испаряемости (Киссис, Польский, 1963; Оловянникова, 1977; Сапанов, 2003; Колесников, 2019). При такой десукции насаждений весь запас пресной линзы, который составляет около 3600 мм пресной воды в тяжелосуглинистом горизонте, должен быть израсходован в течение 8 лет. В действительности же, очевидно, в силу разных причин: постепенного увеличения листовой массы в течение длительного времени и периодического пополнения пресной линзы инфильтрационными водами – ее исчерпание начинается с 25-летнего возраста, что регистрируется по резкому увеличению ее минерализации, которая затем стабилизируется на уровне 6–7 г/л (рис. 2).

Это связано с тем, что именно при таком засолении начинается распад древостоев. Например, единичные экземпляры дуба в срединной части многорядного лесного массива начинают погибать вне зависимости от рангов развития деревьев после достижения минерализации грунтовых вод около 3 г/л. В дальнейшем, по мере увеличения вторичного сульфатно-хлоридно-кальциевого засоления линзы до 4.0–6.5 г/л, здесь отмечается полный распад дубового древостоя из-за дефицита воды, так как деревья перестают ее потреблять. Аналогичное вторичное засоление пресной линзы, сопровождающееся гибелью дуба, вяза и тополей, отмечается на других падинах (Оловянникова, Линдеман, 2000; Сапанов, 2005). Уровень засоления пресной линзы после распада посаженного древостоя со временем не уменьшается, вследствие сохранности высокой десукции спонтанно появляющимся подростом самосевных видов других деревьев и кустарников. Иными словами, при наличии древесно-кустарниковой растительности восстановление пресной линзы не происходит.

Именно этот процесс исчерпания пресной линзы в срединной части лесных массивов позволил предположить механизм замещения десуктивно израсходованной влаги восходящим подтоком из подстилающего песчаного горизонта (Сапанов, 2000, 2003). В частности, на это указывает как выположенное дно депрессионной воронки с уклоном всего 0.23 ± 0.1 градусов (табл. 3), так и

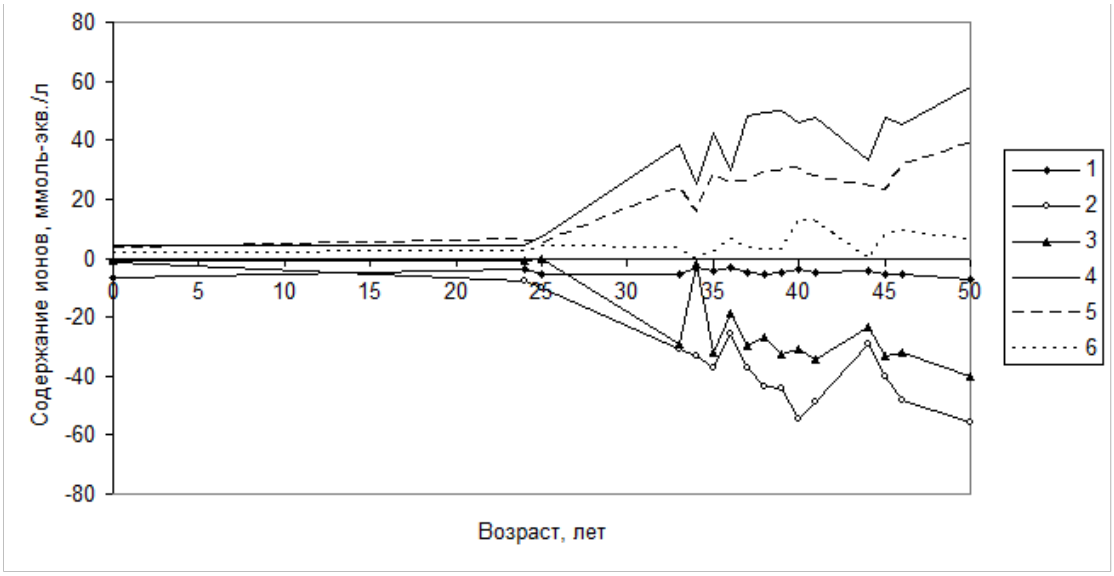


Рис. 2. Динамика вторичного засоления пресной линзы под культурами дуба в падине. Ионы: 1 – HCO_3^-; 2 – Cl^-; 3 – SO_4^{2-}; 4 – Ca^{2+}; 5 – Mg^{2+}; 6 – Na^+ (цит. по Сапанов, 2003, с дополнением).

Таблица 3. Наибольшие уклоны в уровнях воды в пресной линзе внутри насаждения дуба черешчатого 35-летнего возраста и в опушечной зоне

Участок	Время года	Уклон УГВ, град	Стандартное отклонение
Внутри насаждения	Весна	0.23	0.1
	Лето	0.32	0.1
Опушка	Весна	3.43	2.5
	Лето	21.2	2.1

неизменная сохранность пресной воды в линзе под целинной падиной вокруг лесного массива и даже под опушечными рядами деревьев (табл. 4).

Опушечная зона в линзе под насаждением шириной не более 8–10 м длительное время остается опресненной, по-видимому, за счет бокового подтока пресной воды из-под примыкающей части падины по явно выраженному здесь уклону более чем 21° (табл. 3–4).

Поэтому деревья здесь продолжают оставаться здоровыми. Однако если древостой располагается близко к краю падины, то опушечные деревья также погибают вследствие бокового подтока засоленной воды из-под примыкающей светло-каштановой почвы (Сапанов, 2003).

Совершенно не засоляется пресная линза при посадке узких лесополос на падине, даже при использовании высокотранспирирующих видов, например из вяза приземистого. В вязовом двухрядном 70-летнем насаждении концентрация солей не превышает 0.880 г/л. Как видим, в опушечных рядах массивных древостоев и в узких лесополосах десуктивный расход из капиллярной каймы пресной линзы, очевидно, гасится боковым подтоком воды из-под примыкающей целинной части падины. В свою очередь на целине пресная линза периодически пополняется инфильтрационной талой водой, которая обычно безвозвратно теряется в виде оттока по подстилающему песчаному горизонту. Именно перехват этой пресной воды позволяет обосновать создание экологически нейтральных древостоев по отношению к пресным линзам. Получение такого практического результата возможно только созданием узких лесных полос или небольших куртин с равномерным размещением их вдали от края падины. Существующие на падинах вблизи стационара единичные 100-летние здоровые экземпляры дуба черешчатого и куртина вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) подтверждают данный тезис.

Изученность и длительный мониторинг водно-солевого режима всех типов почв равнинной Прикаспийской территории в целинном и облесенном состоянии ранее позволили нам предложить аналогичные варианты создания лесонасаждений (Сапанов, 2003), однако проведенный здесь анализ выявил весь сценарий движения воды в ландшафте, в том числе потускулярный вертикальный

Таблица 4. Осенняя минерализация и состав грунтовых вод по профилю: целинный солончаковый солонец – целинная светло-каштановая почва – целинная лугово-каштановая почва большой падины – лесной массив шириной 100 м из 35-летних культур дуба черешчатого – 36-летние культуры боярышника мягковатого (*Crataegus submollis* Sarg.)

№	Сумма солей, г/л	ммоль-экв/л						
		CO_3^{2-}	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
Солончаковый солонец (50 м от падины)								
1	9.09	0	6.8	76	62	29.6	21.7	93.5
Светло-каштановая почва (на склоне падины)								
2	6.07	0	4.7	2.2	81.5	20.5	16.5	51.4
Целинная восточная часть падины (16 м от опушки культур)								
3	0.84	0	6.2	4.6	1.4	4.7	3.7	3.8
Целинная восточная часть падины (5 м от опушки)								
4	0.90	0	6.6	2.3	3.9	6.3	4.2	2.3
Опушечный восточный 1 ряд древостоя								
5	0.91	0	7.2	3.8	1.9	6.3	2.6	4
Опушечная зона древостоя (2 м от 1 ряда)								
6	1.01	0	5	9.7	1.4	8.9	5.3	1.,9
Опушечная зона древостоя (4 м от 1 ряда)								
7	1.13	0	4.2	14.3	1.4	11.1	3.6	1.3
Опушечная зона древостоя (8 м от 1 ряда)								
8	1.30	0	4.2	18.1	0.5	13.2	9.4	0.2
Срединная часть древостоя (50 м от восточной пушки)								
9	4.89	0	5	41.4	34.5	52.2	27.8	3.4
Срединная часть древостоя (25 м от западной опушки)								
10	4.94	0.6	4.8	32.4	42.8	40.4	25.3	14.3
Опушечный западный 1 ряд древостоя								
11	1.23	0	5.6	12.8	1.9	11.1	8.4	0.8
Культуры боярышника								
12	1.42	1.4	5.5	16.4	1.3	7.7	6.5	9

водообмен с подстилающим песчаным горизонтом по замкнутым локальным понижениям рельефа (большие падины). Это существенно детализирует и углубляет наши представления о круговороте воды в полупустыне Северного Прикаспия, а также позволяет создать устойчивые лесные культуры с гидрологически неистощительным режимом влагопотребления за счет использования безвозвратно теряемых инфильтрационных вод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В агролесомелиоративных системах Джаныбекского стационара, который расположен на тяжелосуглинистых комплексных почвах Северного Прикаспия, исследовали гидрологию почвогрунтов с целью оптимизации лесовыращивания.

Показано, что на этой территории участие грунтовых вод в круговороте влаги под разными типами

почв сильно различается. Роль засоленной воды в эвапотранспирации растительности на солончаковых солонцах и светло-каштановых почвах, расположенных на возвышенных участках, совершенно незначительна, так как ее расход осуществляется в основном в виде физического испарения.

Роль воды из пресных линз локальных понижений рельефа (западины и большие падины) с лугово-каштановыми почвами достаточно велика и существенно различается в зависимости от их площадей. В небольших западинах, где эта линза изначально маломощна и неустойчива, лесонасаждения полностью ее исчерпывают. Сохранность древостоев здесь зависит от степени дополнительного влагонакопления всей почвенно-грунтовой толщей за счет частого снегосбора и зимне-весеннего поверхностного притока талых вод.

Целинные большие падины заполняются талой водой лишь периодически, через каждые несколько лет, инфильтрация этой влаги пополняет пресные линзы и расходуется на горизонтальный отток по подстилающему песчаному горизонту, вызывая одновременный, гидростатически обусловленный, сезонный вертикальный подъем уровня воды под засоленными типами почв.

На облесенных падинах под массивными лесонасаждениями в пресной линзе превалирует десуктивный расход, который вызывает ее исчерпание в период от 22 до 27 лет до критического для деревьев уровня. Это связано с тем, что ежегодное замещение воды в срединной части древостоя происходит за счет гидростатического вертикального восходящего потока влаги из подстилающего песчаного горизонта в выположенное дно депрессионной воронки в линзе. В опушечных рядах, а также в узких лесополосах и под отдельными небольшими куртинами такое замещение осуществляется за счет бокового подтока пресной воды из-под целинной части падины по заметному уклону депрессионной воронки.

Проведенные исследования впервые раскрывают общий сценарий климатогенного динамически-равновесного стояния уровня грунтовых вод на комплексных типах почв Северного Прикаспия при участии в круговороте влаги песчаного подстилающего горизонта под локальными мезопонижениями рельефа (большие падины) и выявляют возможность создания небольших по размеру устойчивых лесонасаждений с экологически неистощительным гидрологическим режимом, при котором десуктивный расход из пресных линз будет замещаться инфильтрационной водой, безвозвратно теряемой на внутригрунтовый отток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базыкина Г.С. Водный режим и водный баланс мелиорируемых почв в культурных биогеоценозах // Биогеоценотические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия. М.: Наука, 1974. С. 63–147.

Базыкина Г.С., Максимюк Г.П. Влияние древесных насаждений на режим и состав почвенно-грунтовых вод под большими падинами Северного Прикаспия // Вопросы гидрологии и генезиса почв. М.: Наука, 1978. С. 32–45.

Большаков А.Ф. Изменение водного режима почв солонцового комплекса при их освоении // Плодородие и мелиорация почв СССР. М., 1964. С. 189–195.

Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М.: МГУ, 1998. 272 с.

Высоцкий Г.Н. Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.

Каменецкая И.В. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Тр. Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 2. Вып. 3. С. 101–162.

Карандина С.Н., Эрперт С.Д. Климатические испытания 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.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 81–154.

Ковда В.А. Почвы Прикаспийской низменности. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 255 с.

Колесников А.В. Водный режим и водный баланс лугово-каштановых почв под колочными лесными насаждениями в Северном Прикаспии // Вестник ПГТУ. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 4. С. 48–58.

Конюшкова М.В., Козлов Д.Н. Автоматизированный анализ распространения темноцветных черноземовидных почв в Северном Прикаспии по данным космической съемки (на примере Джаныбекского стационара // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 5. С. 46–56.

Мозесон Д.Л. Микрорельеф северо-западной части Прикаспийской низменности и его влияние на поверхностный сток // Тр. Института леса АН СССР. 1955. Т. 25. С. 55–65.

Оловянникова И.Н. Расход влаги целинной растительностью полупустыни Прикаспия // Почвоведение. 1966. № 12. С. 53–63.

Оловянникова И.Н. Влияние лесных колков на солончаковые солонцы. М.: Наука, 1976. 127 с.

Оловянникова И.Н. Баланс влаги в черноземовидной почве под насаждением вяза мелколистного // Почвоведение. 1977. № 12. С. 77–87.

Оловянникова И.Н. Влияние насаждений вяза приземистого на водно-солевой режим черноземовидных почв депрессий Прикаспийской полупустыни // Лесоведение. 1996. № 3. С. 30–41.

Оловянникова 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.

Распопов М.П. Опыт расчета баланса грунтовых вод целинных и залежных земель комплексной суглинистой равнины северо-западной части Прикаспийской низменности // Вопросы гидрогеологии целинных и залежных земель и пастбищ отгонного скотоводства. М.: Госгеолтехиздат, 1956. С. 32–110.

Роде А.А., Польский М.Н. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Тр. Почвенного института им. В.В. Докучаева. 1961. Т. 56. С. 3–214.

Роде А.А., Польский М.Н. Водный режим и баланс целинных почв полупустынного комплекса // Водный режим почв полупустыни. М.: Наука, 1963. С. 5–83.

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 К, 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. Синхронность изменения уровней Каспийского моря и грунтовых вод в Северном Прикаспии во второй половине XX в. // Известия РАН. Сер. географическая. 2007. № 5. С. 82–87.

Сапанов М.К. Особенности и экологические последствия потепления климата в полупустыне Северного Прикаспия // Поволжский экологический журнал. 2021. № 1. С. 64–78.

Сапанов М.К., Сиземская М.Л., Колесников А.В. и др. Экологические особенности лесовыращивания в аридных регионах России и Китая // Поволжский экологический журнал. 2010. № 2. С. 195–203.

Сенкевич Н.Г., Оловянникова 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., Бычков Н.Н. Солевое состояние лугово-каштановых почв Северного Прикаспия в условиях подъема уровня грунтовых вод // Почвоведение. 2005. № 5. С. 543–549.

Соколова Т.А., Сиземская М.Л., Толпешта И.И., Сапанов М.К., Субботина И.В. Динамика солевого состояния целинных почв полупустыни Северного Прикаспия в связи с многолетними колебаниями уровня грунтовых вод (на примере почв Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН) // X1X Чтения памяти В.Н. Сукачева “Экологические процессы в аридных биогеоценозах”. М., 2001. С. 113–132.

Шеин Е.В., Болотов А.Г., Дембовецкий А.В. Гидрология почв агроландшафтов: количественное описание, методы исследования, обеспеченность почвенных запасов влаги // Почвоведение. 2021. № 9. С. 1076–1084.

Bradford J., Schlaepfer D., Lauenroth W., Burke I. Shifts in plant functional types have time-dependent and regionally variable impacts on dryland ecosystem water balance // J. of Ecology. 2014. V. 102. № 6. P. 1408–1418.

Fleckenstein J., Krause St., Hannah D., Boano F. Groundwater-surface water interactions: New methods and models to improve understanding of processes and dynamics //Advances in Water Resources. 2010. V. 33. № 11. P. 1291–1295.

Gleeson T., Cuthbert M., Ferguson G., Perrone D. Global groundwater sustainability, resources, and systems in the Anthropocene // Annual Review of Earth and Planetary Sciences. 2020. V. 48. P. 431–463.

Kollet S.J., Maxwell R.M. Integrated surface–groundwater flow modeling: A free-surface overland flow boundary condition in a parallel groundwater flow model // Advances in Water Resources. 2006. V. 29. № 7. P. 945–958.

Quichimbo E.A., Singer M.B., Michaelides K. et al. DRYP 1.0: A parsimonious hydrological model of DRYland Partitioning of the water balance // Geoscientific Model Devevelopment. 2021. № 14. P. 6893–6917.

Sophocleous M. Interactions between groundwater and surface water: the state of the science // Hydrogeology J. 2002. V. 10. P. 52–57.

Zhou Y., Li W. A review of regional groundwater flow modeling // Geoscience Frontiers. 2011. V. 2. № 2. P. 205–214.

Ensuring Sustainable Water Supply of Forest Plantations on Intrazonal Gleyic Kastanozems of the Northern Caspian Sea Region

M. K. Sapanov*, M. L. Sizemskaya

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

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

Groundwater level, mineralisation and gradients were studied under different types of soils occupied by virgin field and forest vegetation to substantiate the possibility of creating sustainable forest stands. Summarised were the results of studying the characteristics of water cycle on saline haplic kastanozems and sodic solonetz soils, as well as on desalinated gleyic kastanozems. Vertical multidirectional moisture exchange with the underlying sandy horizon along local meso-depressions of the relief (depressions with meadow-chestnut soils) was demonstrated: descending during infiltration of thaw water and ascending as a result of an updraft by massive forest plantations. Explored has been the possibility of creating hydrologically neutral sustainable small groves and narrow shelter belts in the depressions, their water supply ensured by infiltrating thaw water, which has been historically irretrievably lost to groundwater outflow through the underlying sandy horizon.

Keywords: arid region, meso-depressions, fresh water lens, forest plantations, water exchange, underlying sandy horizon.

REFERENCES

Bazykina G.S., Maksimyuk G.P., Vliyanie drevesnykh nasazhdenii na rezhim i sostav pochvenno-gruntovykh vod pod bol'shimi padinami Severnogo Prikaspiya (The influence of tree plantations on the regime and composition of soil and groundwater under large depressions of the Northern Caspian region), In: *Voprosy gidrologii i genezisa pochv* (Issues of hydrology and soil genesis), Moscow: Nauka, 1978, pp. 32–45.

Bazykina G.S., Vodnyi rezhim i vodnyi balans melioriruemykh pochv v kul'turnykh biogeotsenozakh (Water regime and water balance of reclaimed soils in cultural biogeocenoses), In: *Biogeotsenoticheskie osnovy osvoeniya polupustyni Severnogo Prikaspiya* (Biogeocenotic foundations of development of the semi-desert of the Northern Caspian region), Moscow: Nauka, 1974, pp. 63–147.

Bol'shakov A.F., Izmenenie vodnogo rezhima pochv solontsovogo kompleksa pri ikh osvoenii (Changes in the water regime of solonetz soils during their development), In: *Plodorodie i melioratsiya pochv SSSR* (Fertility and melioration of soils in the USSR), Moscow, 1964, pp. 189–195.

Bradford J., Schlaepfer D., Lauenroth W., Burke I., Shifts in plant functional types have time-dependent and regionally variable impacts on dryland ecosystem water balance, *J. of Ecology*, 2014, Vol. 102, No. 6, pp. 1408–1418.

Fleckenstein J., Krause St., Hannah D., Boano F., Groundwater-surface water interactions: New methods and models to improve understanding of processes and dynamics, *Advances in Water Resources*, 2010, Vol. 33, No. 11, pp. 1291–1295.

Gleeson T., Cuthbert M., Ferguson G., Perrone D., Global groundwater sustainability, resources, and systems in the Anthropocene, *Annual Review of Earth and Planeta ry Sciences*, 2020, Vol. 48, pp. 431–463.

Kamenetskaya I.V., Estestvennaya rastitel'nost' Dzhanybekskogo statsionara (Natural vegetation of the Dzhanybek station), *Trudy Kompleksnoi nauchnoi ekspeditsii po voprosam polezashchitnogo lesorazvedeniya*, Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1952, Vol. 2, Issue 3, pp. 101–162.

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, 128 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, pp. 48–58.

Kollet S.J., Maxwell R.M., Integrated surface–groundwater flow modeling: A free-surface overland flow boundary condition in a parallel groundwater flow model, *Advances in Water Resources*, 2006, Vol. 29, No. 7, pp. 945–958.

Konyushkova M.V., Kozlov D.N., Avtomatizirovannyi analiz rasprostraneniya temnotsvetnykh chernozemovidnykh pochv v Severnom Prikaspii po dannym kosmicheskoi s"emki (na primere Dzhanybekskogo statsionara (Automated analysis of the geographic distribution of chernozem-like dark-colored soils in the Northern Caspian lowland on the basis of space-borne imagery (the case study at the Dzhanybek research station)), *Aridnye ekosistemy*, 2010, Vol. 16, No. 545, pp. 46–56.

Kovda V.A., *Pochvy Prikaspiiskoi nizmennosti (severo-zapadnoi chasti)* (Soils of the Caspian depression (northwestern part)), Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1950, 255 p.

Mozeson D.L., Mikrorel'ef severo-zapadnoi chasti Prikaspiiskoi nizmennosti i ego vliyanie na poverkhnostnyi stok (Microrelief of the northwestern part of the Caspian lowland and its influence on surface runoff), *Trudy Instituta lesa AN SSSR*, 1955, Vol. 25, pp. 55–65.

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., Raskhod vlagi tselinnoi rastitel'nost'yu polupustyni Prikaspiya (Moisture consumption by virgin vegetation of the Caspian semi-desert), *Pochvovedenie*, 1966, No. 12, pp. 53–63.

Olovyannikova I.N., *Vliyanie lesnykh kolkov na solonchakovye solontsy* (The effect of forest outliers on solonchak solonetzs), Moscow: Nauka, 1976, 124 p.

Olovyannikova I.N., Vliyanie nasazhdenii vyaza prizemistogo 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. 2, pp. 30–41.

Quichimbo E.A., Singer M.B., Michaelides K. et al., DRYP 1.0: A parsimonious hydrological model of DRYland Partitioning of the water balance, *Geoscientific Model Devevelopment*, 2021, No. 14, pp. 6893–6917.

Raspopov M.P., Opyt rascheta balansa gruntovykh vod tselinnykh i zalezhnykh zemel' kompleksnoi suglinistoi ravniny severo-zapadnoi chasti Prikaspiiskoi nizmennosti (Experience in calculating the groundwater balance of virgin and fallow lands of the complex loamy plain of the northwestern part of the Caspian lowland), In: *Voprosy gidrogeologii tselinnykh i zalezhnykh zemel' i pastbishch otgonnogo skotovodstva* (Issues of hydrogeology of virgin and fallow lands and pastures of transhumance), Moscow: Gosgeoltekhizdat, 1956, pp. 32–110.

Rode A.A., Pol'skii M.N., Pochvy Dzhanybekskogo statsionara, ikh morfologicheskoe stroenie, mekhanicheskii i khimicheskii sostav (Soils of Dzhnybek station: morphology, structure, grain size and chemical composition), In: *Pochvy polupustyni Severo-Zapadnogo Prikaspiya i ikh melioratsiya. Po rabotam Dzhanybekskogo statsionara* (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., *Ekologiya lesnykh nasazhdenii v aridnykh regionakh* (Ecology of wood plantings in arid regions), Tula: Grif i K, 2003, 248 p.

Sapanov M.K., Osobennosti i ekologicheskie posledstviya potepleniya klimata v polupustyne Severnogo Prikaspiya (Peculiarities and ecological consequences of climate warming in the Northern Caspian semi-desert), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2021, No. 1, pp. 64–78.

Sapanov M.K., Otsenka desuktsii lesnykh kul'tur na raznykh tipakh pochv Severnogo Prikaspiya (Water Uptake by Trees on Different Soils in the Northern Caspian Region), *Pochvovedenie*, 2000, No. 11, pp. 1318–1327.

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., Sinkhronnost' izmeneniya urovnei Kaspiiskogo morya i gruntovykh vod v Severnom Prikaspii vo vtoroi polovine XX v. (Synchronism of changes of caspian sea level and ground waters in Northern Near-Caspian Sea area at the second part of the XX century), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2007, No. 5, pp. 82–87.

Sapanov M.K., Sizemskaya M.L., Kolesnikov A.V. et al., Ekologicheskie osobennosti lesovyrashchivaniya v aridnykh regionakh Rossii i Kitaya (Ecological features of forest growing in arid regions of Russia and China), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2010, No. 2, pp. 195–203.

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, 180 p.

Shein E.V., Bolotov A.G., Dembovetskii A.V., Gidrologiya pochv agrolandshaftov: kolichestvennoe opisanie, metody issledovaniya, obespechennost' pochvennykh zapasov vlagi (Soil hydrology of agricultural landscapes: quantitative

description, research methods, availability of soil moisture reserves), *Pochvovedenie*, 2021, No. 9, pp. 1076–1084.

Sizemskaya M.L., Bychkov N.N., The salt status of meadow-chestnut soils in the Northern Caspian region upon a rise in the ground-water level, *Eurasian Soil Science*, 2005, Vol. 38, No. 5, pp. 480–485.

Sizemskaya M.L., *Sovremennaya prirodno-antropogennaya transformatsiya pochv polupustyni Severnogo Prikaspiya* (Recent soil alterations in northern Caspian region under natural and human impacts), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2013, 276 p.

Sokolova T.A., Sizemskaya M.L., Tolpeshta I.I., Sapanov M.K., Subbotina I.V., Dinamika solevogo sostoyaniya tselinnykh pochv polupustyni Severnogo Prikaspiya v svyazi s mnogoletnimi kolebaniyami urovnya gruntovykh vod (na primere pochv Dzhanybekskogo statsionara Instituta lesovedeniya RAN) (Dynamics of the salt state of virgin soils of the Northern Caspian semi-desert in connection with long-term fluctuations in groundwater levels (using the example of soils from the Dzhanybek station of the Institute of Forestry of the Russian Academy of Sciences)), *XIX Chteniya pamyati V.N.Sukacheva "Ekologicheskie protsessy v aridnykh biogeotsenozakh"* (X1X Readings in memory of V.N. Sukachev "Ecological processes in arid biogeocenoses".), Moscow, 2001, pp. 113–132.

Sophocleous M., Interactions between groundwater and surface water: the state of the science, *Hydrogeology Journal*, 2002, Vol. 10, pp. 52–57.

Vorob'eva L.A., *Khimicheskii analiz pochv* (Chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1998, 271 p.

Vysotskii G.N., *Izbrannye Trudy* (Selecta), Moscow: Sel'khozgiz, 1960, 435 p.

Zhou Y., Li W., A review of regional groundwater flow modeling, *Geoscience Frontiers*, 2011, Vol. 2, No. 2, pp. 205–214.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 78–93

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*221.4:630*223:630*228:630*182*

СТРУКТУРА СРЕДНЕТАЕЖНОГО ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО ЧЕРЕЗ СОРОК ЛЕТ ПОСЛЕ ИНТЕНСИВНОЙ ВЫБОРОЧНОЙ РУБКИ В НЕРЕСТООХРАННОЙ ЗОНЕ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА[1]

© 2025 г. С. М. Синькевич*, В. В. Тимофеева

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

**E-mail: sergei.sinkevich@krc.karelia.ru*

Поступила в редакцию 26.03.2024 г.
После доработки 23.09.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Исследованы состояние и структура насаждения, сформировавшегося за 40 лет после высокоинтенсивной равномерно-постепенной рубки в нерестоохранной зоне Онежского озера. На пробных площадях, заложенных в 1982 г. перед рубкой в относительно разновозрастном смешанном ельнике черничного типа леса III–IV класса бонитета с запасом около 220 м^3 га$^{-1}$, доля ели равнялась 40%, а густота среднего и крупного елового подроста составляла около 1 тыс. шт. га$^{-1}$. В результате рубки запас снизился на 50–70%, и доля ели в нем составила 60–65%. К 2023 г. на участке рубки сформировались ступенчато-сомкнутые смешанные древостои с преобладанием ели и общим запасом 250–300 м^{3}га$^{-1}$. Половина наличного запаса сосредоточена в нижней части полога, под которым имеется более 3 тыс. шт. га$^{-1}$ елового подроста. Исследована пространственная вариабельность густоты, запаса, породного состава древостоя и естественного возобновления в контексте обеспечения устойчивости насаждения. Проанализированы данные о динамике прироста, крупных древесных остатках, возрастной структуре древостоя и подроста. Уточнена роль технологической сети в формировании неоднородности запаса, прироста, породного состава и подроста. Изучены видовой состав и проективное покрытие живого напочвенного покрова как индикатора и фактора динамики насаждения. Выявлены статистические зависимости между структурными элементами фитоценоза, способствующие пониманию его развития и устойчивости. Показано соответствие сформировавшегося после рубки насаждения основным критериям выделения биологически ценных лесов. По результатам анализа полученных данных и литературных источников сделан вывод о перспективности продолжения выборочного хозяйства в интересах дальнейшего роста и устойчивости ельника и выполнения им защитных функций.

Ключевые слова: ель обыкновенная, разновозрастный древостой, состав, пространственная структура, подрост, живой напочвенный покров, биоразнообразие, защитные леса, выборочные рубки.

DOI: 10.31857/S0024114825010071 **EDN:** EDKTHS

В лесах Северо-Западного федерального округа, которые продолжают оставаться сырьевой базой деревообрабатывающей и целлюлозно-бумажной промышленности, доля защитных лесов достигает 38%. Ведение хозяйства в них, имеющее основной целью поддержание экологической функциональности, должно также учитывать социально-экономические условия (Лесной кодекс, 2006; Желдак и др., 2023). Необходимость научных исследований в этом направлении непосредственно вытекает из современного понимания экосистемных услуг, включающих наравне со средообразующими также сырьевые и социальные аспекты оценки лесов (Лукина и др., 2015). Реализация защитных функций лесов зависит от их устойчивости, в значительной мере определяемой пространственным и видовым разнообразием (Волков и др., 2002; Стороженко, 2007; Федорчук и др., 2012). Снижение последнего требует отдельного внимания в контексте реализации стратегии интенсификации использования и воспроизводства лесов (Концепция..., 2015).

[1]Исследование выполнено в рамках государственных заданий ФИЦ КарНЦ РАН (Институт леса).

В связи с этим растет число исследований биоразнообразия на лесных участках с внедрением элементов интенсивного хозяйства (Бурова и др., 2010; Беляева и др., 2012; Амосова, Ильинцев, 2022). В качестве одной из мер предупреждения потерь биоразнообразия была сформулирована концепция Variable Retention Forestry, или "лесоводства с сохранением лесной среды" (Gustaffson et al., 2012; Shorokhova et al., 2019; Крышень и др., 2020). Отдельные положения этой концепции внедряли в практику лесопользования Северо-Запада РФ на протяжении последних 20 лет в рамках реализации программ лесной сертификации (Рай и др., 2008; Выявление..., 2009).

В Карелии около 80% защитных лесов имеют непосредственное отношение к водным объектам (Ананьев, Синькевич, 2015). Поэтому поддержание экологической функциональности защитных лесов должно обеспечивать уровень общего прироста, эффективно компенсирующего превышение осадков над испарением. В то же время необходимо формирование такой породной и пространственной структуры лесных насаждений, которая бы обеспечивала эффективный перевод поверхностного стока в грунтовый (Побединский, 2013). Актуальность этих задач возрастает особенно в связи с имеющим место трендом увеличения общей суммы осадков и прогнозами Росгидромета на его сохранение в ближайшем будущем (Доклад..., 2018; Лесной план..., 2018).

Необходимого уровня прироста можно достичь за счет наличия достаточного количества активно растущих деревьев или проведением выборочных рубок там, где в связи с возрастной структурой лесного фонда со временем снижается его экологическая функциональность как в региональном аспекте (водорегулирующая), так и в глобальном – в депонировании углерода (Лесной кодекс..., 2006; Синькевич, Ананьев, 2020). Доступным для определения в натуре критерием экологической функциональности защитных лесов, кроме безусловно необходимого породного состава, должен быть запас древостоя, достаточный для обеспечения необходимого уровня прироста, транспирации, водорегулирования и связывания атмосферного углерода. В то же время устойчивость насаждений, ценных с эколого-экономической точки зрения, в значительной мере зависит от конкурентных отношений в фитоценозе, которые также требуют внимания.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объект исследования – относительно разновозрастный ельник, расположенный в нерестоохранной зоне Онежского озера (60°36' с. ш., 34°41' в. д.), пройденный 40 лет назад равномерно-постепенной рубкой высокой интенсивности. Смешанное насаждение III–IV класса бонитета черничного типа леса сформировалось под воздействием проведенных в прошлом (1860 и 1930 гг.) выборочных рубок сосново-еловых древостоев. Рельеф участка равнинный, со слабым уклоном к востоку, почва грубогумусная сильноподзолистая на прибрежной абрадированной морене. Две постоянные пробные площади размером 80 × 80 м заложены в 1982 г. перед проведением рубки (табл. 1), и одна пробная площадь размером 60 × 100 м на этой же делянке заложена в год обследования. Рубку выполняли по сортиментной технологии с ручной валкой. Пробные площади размещали так, чтобы две их стороны были параллельны намеченным технологическим коридорам, расстояние между которыми составляло 25 м.

На пробных площадях (ПП), разбитых на квадратные секции 10 × 10 м, выполнены сплошной перечет древостоя по 2-сантиметровым ступеням толщины раздельно по породам, двум возрастным группам и категориям состояния, измерение высот (230 деревьев), сплошной учет жизнеспособного подроста по общепринятым категориям крупности. Выявление флористического состава и проективного покрытия видов живого напочвенного покрова (ЖНП) проводили на 25–30 площадках, систематически размещенных на каждой пробной площади; для оценки флористического сходства и видового разнообразия рассчитывали коэффициент Жаккара (Kj) и H' – индекс Шеннона (Песенко, 1982; Методы..., 2002). Для выяснения истории, возрастной структуры и оценки реакции древостоя на проведенную рубку отобрано 180 кернов буравом Пресслера на высоте 1.3 м и 30 модельных растений подроста. При отборе кернов фиксировали диаметр дерева, породу, возрастную категорию и расположение относительно технологических коридоров. Для уточнения возраста дополнительно отбирали керны на высоте пня у деревьев различных размеров и возрастных категорий. На свежих кернах после зачистки и контрастирования измерена ширина всех годичных слоев с точностью 0.01 мм. Дорубочная характеристика древостоя на ПП 4, заложенной в год обследования, была восстановлена на основании данных учета пней и суммарного прироста за 40 лет. Таксационные характеристики древостоя определены раздельно по секциям 10 × 10 м, что позволило оценить пространственную вариабельность исследуемых параметров фитоценоза и выявить статистические связи между ними. Для оценки неоднородности горизонтальной структуры насаждения вычислены, помимо коэффициента вариации, индекс Симпсона в качестве показателя доминирования и индекс Пилу (нормированный индекс Шеннона) как мера выравненности размещения объектов разных классов (Мэгарран, 1992; Федорчук и др., 2009). Обработка и анализ данных выполнены с использованием табличного процессора MS Excel и пакета программ

Statistica 10. Измерения выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования ФИЦ КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Запас древостоя по состоянию на год проведения постепенной рубки составлял в среднем около 230 м^{3}га$^{-1}$. Сухостой был представлен отставшими в росте угнетенными экземплярами ели (*Picea abies*) и березы (*Betula pendula*) (15–35 шт./га) и перестойной осиной (*Populus tremula* L.) (20 шт./га) с общим объемом 10–20 м^{3}га$^{-1}$. В результате рубки запас древостоя в разных частях выдела уменьшился на 49–70% (табл. 1).

Радиальный прирост деревьев после рубки увеличился в среднем в 2 раза, в результате чего общее изменение запаса по древостою в целом составило в среднем 5.4 м^3 га$^{-1}$год$^{-1}$, а по ели – 1.6 м^3 га$^{-1}$год$^{-1}$. По прошествии 40 лет после рубки запас превысил исходные значения на 28–40% в зависимости от породного состава и условий произрастания. Запас еловой части древостоя прирастал эффективнее при большей интенсивности рубки, реализованной в значительной мере за счет лиственных пород (рис. 1).

Накопление отпада за период наблюдений (табл. 1) оказалось обратно пропорционально интенсивности рубки. Появление сухостоя было закономерным следствием конкуренции, а валеж формировался из крупных деревьев. Общим для всех трех пробных площадей является наличие перестойных осин, которые постепенно теряют устойчивость из-за развития стволовых гнилей. Средние объемы стволов валежа, относящегося к 2–4 классу разложения (Стороженко, 2012; Химич, Шорохова, 2018), на всех пробных площадях близки (~ 0.35 м^3), и то же самое можно сказать о средних объемах стволов усохших деревьев (0.2 м^3). Среднегодовые темпы накопления отпада не превышают 1% запаса, оставленного после рубки высокой интенсивности (ПП 1 и ПП 2), и аналогичны результатам по выборочным рубкам и наблюдениям в разновозрастных ельниках Ленинградской области (Декатов и др., 1985; Федорчук и др., 2010). За последнее десятилетие количество валежа существенно увеличилось на участке с наименьшей интенсивностью рубки (ПП 4), при этом половину выпавших деревьев составили крупномерная осина и береза.

Важным условием длительного существования участка леса является его пространственная

Таблица 1. Изменение характеристик насаждения на пробных площадях ПП 1, ПП 2, ПП 4

Средние таксационные показатели	ПП 1			ПП 2			ПП 4		
	1982 г., до рубки	1982 г., после рубки	2022 г.	1982 г., до рубки	1982 г., после рубки	2022 г.	1982 г., до рубки	1982 г., после рубки	2022 г.
Диаметр ели, см	16.4	17.8	21.3	14.9	13.6	17.9	18.0	18.4	23.2
Высота древостоя, м	14.7	15.5	18.5	13.7	12.7	16.0	15.5	14.5	23.7
Общий запас, м^3 га$^{-1}$:									
– живых деревьев	216	63	304	200	66	255	239	123	338
– сухостоя	10		8	19		8	–		14
– валежа	–		6	–		8	–		40
Выборка запаса, %	70			65			49		
Доля пород в составе:									
ель	4.1	6.2	5.0	4.2	6.0	5.3	4.9	5.3	4.3
береза	2.2	2.1	2.3	2.2	1.6	1.6	0.9	1.0	0.7
осина	3.7	1.7	2.5	2.6	1.5	2.2	4.0	3.3	4.6
сосна	0.1	+	+	1.0	0.9	0.7	0.2	0.3	0.2
ольха, ива, рябина	–	–	0.2	–	–	0.1	+	0.1	0.2
Подрост, тыс. шт. га$^{-1}$:									
до 0.5 м	0.27	–	2.3	0.09	–	1.4	–	–	1.1
0.5–1.5 м	0.29	–	1.6	0.21	–	1.8	–	–	0.9
более 1.5 м	0.62	–	0.4	0.72	–	0.4	–	–	0.9

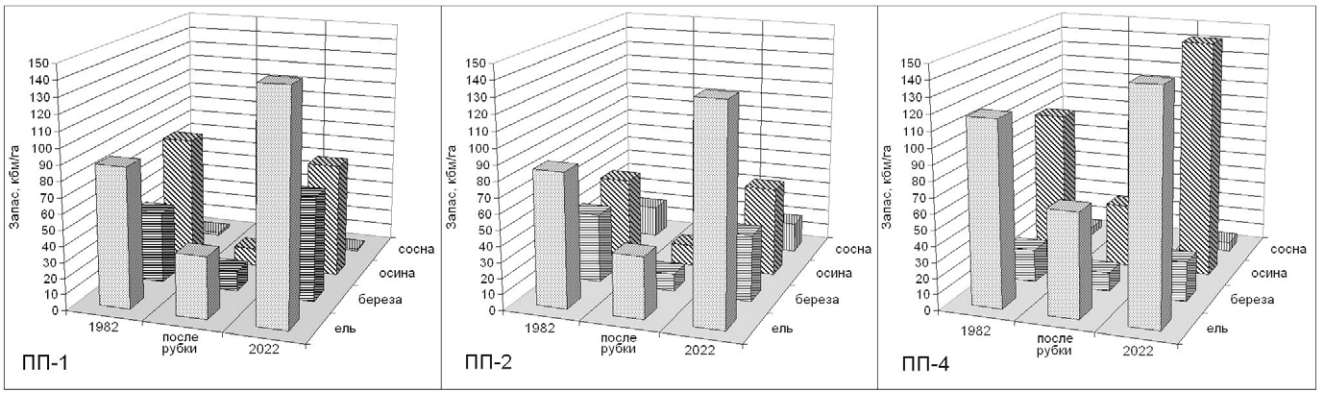


Рис. 1. Изменение запаса составляющих пород на пробных площадях ПП 1, ПП 2, ПП 4 в течение 40 лет на участке интенсивной постепенной рубки в ельнике черничном.

ПП-1

253	83	189	299	125	244	249	221
340	371	334	185	388	249	205	453
173	203	220	167	257	277	417	144
277	189	262	399	170	228	155	352
148	453	396	267	680	84	536	495
710	266	220	331	84	155	78	417
277	257	160	200	551	244	496	225
260	401	407	741	186	352	203	528

ПП-2

414	287	335	279	259	288	449	578
418	61	159	316	475	218	272	440
124	204	529	308	138	261	295	219
164	437	123	117	139	189	120	223
364	80	301	258	65	466	415	662
115	269	255	232	246	81	155	134
253	106	126	127	51	117	61	716
321	190	344	356	280	358	501	420

ПП-4

413	463	186	46	331	150	198	577	515	338
191	394	594	401	308	429	345	322	394	305
554	679	584	726	288	415	389	43	301	307
479	167	436	448	219	384	262	89	255	153
621	118	555	394	189	184	683	382	329	416
138	264	391	56	177	224	382	89	113	192

шкала запасов, м^3 га$^{-1}$

<100	200	300	400	500	600	600>

Рис. 2. Пространственная вариабельность общего запаса на секциях 10 × 10 м в ельнике черничном через 40 лет после проведения постепенной рубки.

неоднородность (Дробышев и др., 2003; Стороженко, 2020). Интегральным показателем, обобщающим действие причин, ее определяющих, является общий запас, позволяющий оценить соответствие породного состава и условий произрастания насаждения с учетом целевого назначения лесов.

Локальные значения общего запаса по секциям распределены согласно логнормальному закону и существенно отличаются от среднего запаса на пробной площади (рис. 2).

Причиной этого являются как неравномерность выборки, так и наличие отдельных крупных деревьев I яруса. В то же время коэффициенты вариации общего запаса составляют 46–51%, и за пределами ± 3σ оказывается не более одного случая в каждом варианте.

Пространственная равномерность запаса, оцениваемая индексом Симпсона, очень близка в вариантах максимальной интенсивности рубки (0.215 и 0.222) и отличается доминированием секций с запасом около 250 м^{3}га$^{-1}$, при этом выравненность запаса, характеризуемая индексом Пилу в случае максимальной интенсивности рубки (ПП 1), несколько выше (0.417 и 0.406). Для варианта с наименьшей интенсивностью рубки (ПП 4) значения индексов Симпсона и Пилу равны соответственно 0.178 и 0.455, свидетельствуя об отсутствии доминирования какого-либо класса и гораздо лучшей выравненности запаса.

В среднем по секциям две трети (от 46 до 72%) от общего запаса сосредоточено во II ярусе, что указывает на перспективы сохранения темпов прироста древостоя в целом. Корреляции между запасами ярусов не отмечено в значительной мере из-за того, что на 30% (от 15 до 40%) секций деревья верхнего яруса отсутствуют.

Диапазон изменчивости густоты деревьев I яруса (табл. 2) существенно выше, чем прочих таксационных показателей. Причиной повышенной вариабельности запаса яруса, составляющей в среднем 117%, являются доминирующие деревья. Деревья подчиненного II яруса распределены по площади гораздо более равномерно; при средней

Таблица 2. Средние величины ($M \pm m$) густоты и запаса древостоя по ярусам на пробных площадях в ельнике черничном через 40 лет после рубки высокой интенсивности

Пробная	Число деревьев, шт. га$^{-1}$						Общий запас, м^3 га$^{-1}$	
площадь	I ярус	в т.ч. ель	I яруса	II ярус	в т.ч. ель	II яруса	I ярус	II ярус
	всего	старые	молодые	всего	старые	молодые	всего	всего
ПП 1	128 ± 16	51 ± 9	11 ± 4	1229 ± 64	172 ± 20	500 ± 41	138 ± 18	166 ± 9
ПП 2	109 ± 14	38 ± 8	5 ± 2	1235 ± 82	398 ± 30	428 ± 39	101 ± 15	168 ± 11
ПП 4	200 ± 17	73 ± 12	3 ± 2	1353 ± 68	167 ± 22	255 ± 25	205 ± 19	133 ± 12

густоте 1270 экз га$^{-1}$ (табл. 2) коэффициент вариации числа стволов перечетного размера составляет 40%, а запаса – 55%.

Распределение по диаметру деревьев ели и березы перечетного размера до рубки и через 40 лет после нее характеризуется ярко выраженной левой асимметрией. Доля числа стволов экспоненциально убывает ($R^2 = 0.86–0.88$) с 45–50% в ступени 8 см до долей процента в ступенях 36–40 см. Для осины характерна бимодальность распределения по диаметру с максимумами в области 12 и 32 см, особенно проявившаяся после рубки.

Породный состав древостоя варьирует в пространстве по тем же причинам, что и запас. Для сохранения функциональности прибрежных лесов, назначением которых является перевод поверхностного стока во внутрипочвенный (Побединский, 2013), важно участие ели в составе. В обследованном насаждении не отмечено преимущественной выборки ели и ухудшения состава древостоя (табл. 1). Более того, непосредственно после рубки доля ели была в среднем на одну единицу состава больше, чем в конце периода наблюдений. Секции с долей участия ели более 4 единиц занимают 60–70% площади делянки. Степень вариабельности доли ели в формуле состава насаждения, составляющая 43% на ПП 1 и ПП 2, свидетельствует о равномерности ее размещения. Доминирование секций с чистым еловым древостоем и, соответственно, наименьшая выравненность состава отмечены на ПП 2. Наиболее равномерна доля участия ели в варианте с наименьшей интенсивностью рубки (ПП 4), для которой значения индексов Симпсона и Пилу равны 0.116 и 0.543 соответственно.

В результате интенсивного разрастания крон осины после рубки восстановление ее запаса шло более быстрыми темпами, и доля ели пополнялась преимущественно за счет деревьев второго яруса и крупного подроста. В результате участие ели на секциях с наибольшими запасами существенно ниже, что характеризуется коэффициентом корреляции от –0.30 до –0.58.

Полученные оценки вариабельности запаса и состава древостоя и их динамики свидетельствуют о необходимости вмешательства в процесс дальнейшего развития насаждения, чтобы снизить вероятность ветровала в будущем.

Возрастная структура древостоя, сформировавшегося после рубки, оценивалась в ходе перечета визуально с разделением на категории “старые” и “молодые” (табл. 2) с учетом размеров дерева, строения коры и кроны. Более детальную информацию получали при подсчете годичных слоев на кернах, при отборе которых также фиксировали диаметр и внешние признаки возраста деревьев (Дыренков, 1984; Волков, 2003).

По результатам сопоставления возрастов и диаметров 100 учетных деревьев ели с данными перечета по ступеням толщины и возрастным категориям можно констатировать экспоненциальное уменьшение доли деревьев ели перечетного размера от 66 до 1% в интервале возрастов от 40 до 200 лет. Таким образом, наибольшая доля общего запаса ели (32%) приходится на деревья возрастом 60–100 лет. Предыдущее и последующее 40-летние поколения, а также деревья старше 140 лет составляют по 23% запаса ели. Для деревьев березы и осины основного полога преобладающим является возрастной диапазон 80–100 лет, а также присутствует до 20% экземпляров в возрасте до 200 лет.

По представленности разных поколений ели обследованный древостой может быть классифицирован как относительно разновозрастный (Дыренков, 1984; Волков, 2003), что является одним из признаков биологически ценных лесов (Выявление..., 2009). Устойчивости к интенсивному разреживанию 1982 г. способствовали рубки, проведенные в прошлом и сформировавшие ступенчато-сомкнутый полог насаждения, в результате чего создались предпосылки для продолжения выборочного хозяйства (Алексеев, Молчанов, 1954; Синькевич, 1980). Вероятный проигрыш в хозяйственной продуктивности (Валяев, 1989) компенсируется в защитных лесах сохранением их экологической функциональности.

Динамика прироста – обязательный элемент содержательной лесоводственной оценки накопленного за 40 лет после рубки древесного запаса. Основную роль в экологической функциональности

насаждения в данном случае играет ель, динамика радиального прироста которой показана на рис. 3.

Деревья, представляющие два основных по доле запаса поколения и имевшие на момент обследования возраст в среднем 70 и 150 лет, сходно реагировали на рубку 1982 г. увеличением прироста в 2–4 раза; реакция старшего поколения была закономерно слабее.

Увеличение прироста деревьев обоих поколений непосредственно около технологического коридора существенно ниже, чем на удалении 5 м от него. Это различие хотя и сгладилось через несколько лет после рубки, но продолжало проявляться на протяжении, по крайней мере, 20 лет.

В глубине межкоридорных пространств реакция была существенно слабее и проявлялась на протяжении до 20 лет, а у старших поколений – не более 10 лет. С учетом численности деревьев разных поколений и их пространственного размещения можно оценить длительность периода активного увеличения радиального прироста вследствие рубки в 25 лет. По прошествии этого срока возможен очередной прием коммерчески окупаемой рубки, направленной на поддержание защитных свойств насаждения.

Подрост является необходимым условием поддержания устойчивости и функциональности лесных насаждений (Стороженко, 2022) и их восстановления после экзогенных нарушений. До проведения постепенной рубки в 1982 г. численность преимущественно среднего и крупного подроста составляла 1.1 тыс. шт. га$^{-1}$ (табл. 1). В качестве восстановительного резерва это количество было явно недостаточным.

По прошествии 40 лет после рубки общая численность подроста возросла в 3–4 раза, причем средняя густота оказалась прямо пропорциональна интенсивности рубки. В размерной структуре возобновления увеличилась до 40–50% доля мелкого подроста. Его преобладание после интенсивных выборочных рубок в ельниках отмечалось лесоводами и ранее (Алексеев, Молчанов, 1954; Латышев и др., 2010). С учетом общепринятых поправочных коэффициентов на размер подроста его общая численность в переводе на крупный за 40 лет достигла 2.2–2.8 тыс. шт. га$^{-1}$.

Пространственная вариабельность общей численности елового подроста при достаточной разреженности полога материнского древостоя (ПП 1, ПП 2) составляет 52% и определяется преимущественно групповым размещением мелких экземпляров (V = 88%), приуроченных к местам техногенных повреждений лесной подстилки и старым ветровальным комплексам. Неравномерность численности среднего и крупного подроста характеризуется коэффициентом вариации 56–60%. В варианте наименьшей интенсивности рубки (ПП 4) вариабельность густоты подроста выше на 20% для всех категорий крупности.

Возрастная структура подроста определяется давностью последней рубки и наличием последовавших за нею семенных годов. Анализ модельных экземпляров подроста показал, что в интервале высот 0.3–0.8 м возраст ели меняется от 15 до 30 лет, после чего до высоты 4 м не превышает 35 лет. Эта закономерность аппроксимируется уравнением гиперболы с коэффициентом корреляции R = 0.88. Встречающиеся в пасеках экземпляры старше этого возраста составляют 10% от общего количества и имеют дорубочный период угнетения около 10 лет. Высота таких елей может составлять от 0.8 до 2.5 м. При этом возраст на момент начала резкого увеличения прироста (год рубки), составлявший от 7 до 20 лет, не коррелирует с высотой, достигнутой к концу периода наблюдений. Возраст подроста, расположенного непосредственно в технологических коридорах, имеет такой же диапазон изменчивости и вид связи с высотой, как и во всей совокупности данных. Возраст появлявшихся позже более молодых экземпляров линейно связан с их высотой.

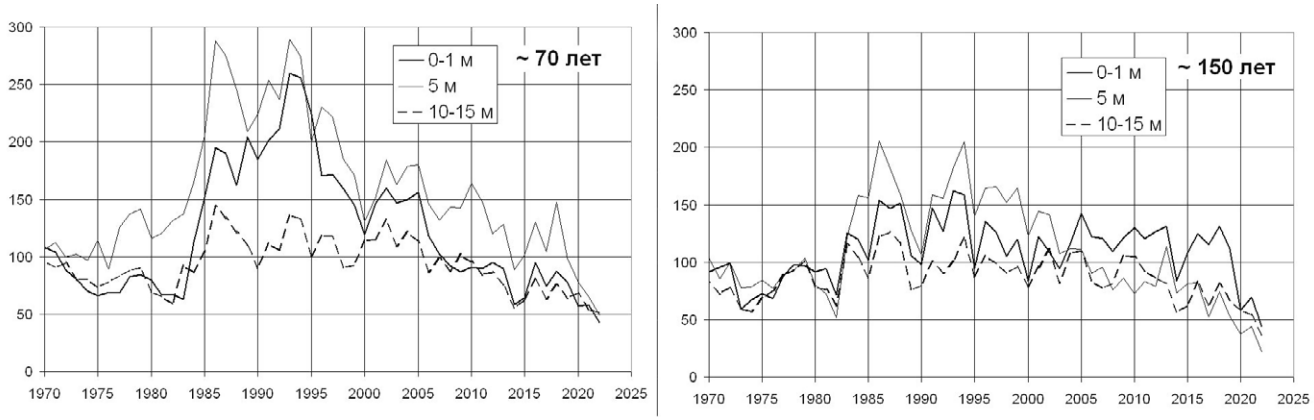


Рис. 3. Динамика ширины годичных колец (мм·10^{-2}) двух поколений деревьев ели среднего возраста 70 и 150 лет, находящихся на разном расстоянии (0–1м, 5м и 10–15 м) от технологических коридоров.

Наличие предполагаемых зависимостей численности елового подроста от таксационных показателей материнского древостоя исследовано средствами корреляционного анализа на уровне секций 10 × 10 м для каждой категории крупности подроста. В качестве факторов влияния рассмотрены общий запас, густота I и II ярусов, а также доли участия ели, березы и осины в составе верхнего яруса. Слабо, но достоверно падает численность мелкого подроста с увеличением общего запаса древостоя (R = 0.25–0.30). Схожим образом зависит крупный подрост от густоты II яруса. Влияние конкретных пород при наибольшей интенсивности рубки (ПП 2 и ПП 4) выявить не удалось, а на ПП 4 отмечено достоверное положительное влияние (R = 0.47) полога березы в основном на мелкий подрост.

Живой напочвенный покров (ЖНП) является индикатором уровня и разнообразия условий произрастания и одновременно фактором, ограничивающим появление и развитие всходов древесных пород. Его общая характеристика на объекте исследования приведена в табл. 3. Всего в ЖНП обследованных насаждений зарегистрировано 24 вида сосудистых растений и 7 видов мохообразных. В эпифитном ярусе отмечено значительное распространение охраняемого лишайника (Красная книга..., 2020; Приказ..., 2023) лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.), представленной в основном на осинах, но встречающейся также на подросте ели.

Число видов травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) на участках с разной интенсивностью рубки варьирует от 16 до 20, а видовой состав характерен для коренных типов леса еловой формации (Казимиров, 1971; Крышень и др., 2021). В травяно-кустарничковом ярусе, вне зависимости от степени интенсивности рубки древостоев, преобладают случаи общего проективного покрытия (ОПП) от 10 до 30%; повышенная встречаемость более высоких значений ОПП отмечена только на ПП 2.

Незначительные в целом по делянке значения проективного покрытия затрудняют сравнение вариантов, в связи с чем целесообразно использовать также показатель встречаемости видов на учетных площадках. Это позволяет получить контрастно различающиеся косвенные оценки условий освещенности, которая имела место ранее, и более обоснованно судить об эффективном плодородии.

Абсолютным доминантом ТКЯ на всех пробных площадях является черника (*Vaccinium myrtillus* L.), доля других видов не превышает 2–3%. Проективное покрытие черники максимально в варианте с самой высокой интенсивностью рубки (ПП 1), где оно может достигать 40% и более. В остальных случаях абсолютно преобладают значения 10–20%. При наименьшей интенсивности рубки (ПП 4) более выражено присутствие характерных для ельника черничного теневыносливых видов – кислицы (*Oxalis acetosella* L.) и майника двулистного (*Maianthemum bifolium*). При этом высокая встречаемость кислицы, майника, некоторых папоротников (щитовник картузианский (*Dryopteris carthusiana*), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris*)) и присутствие неморальных видов (чина весенняя (*Lathyrus vernus*), любка двулистная (*Platanthera bifolia*)) указывают также на повышенное плодородие почвы, что подтверждается и существенно большим древесным запасом. И наоборот, меньшая встречаемость (или отсутствие) этих видов на ПП 1 и ПП 2 в совокупности с достоверно большим проективным покрытием мохово-лишайникового яруса (МЛЯ) говорит о пониженном плодородии.

Высокая встречаемость на ПП 4 рыхлодерновинных злаков (овсик извилистый (*Avenella flexuosa*), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*)), ползучего кустарничка линнеи северной (*Linnaea borealis* L.), длинно- и псевдокорневищных папоротников свидетельствует о том, что после рубки древостоя в недавнем прошлом они имели высокое проективное покрытие, которое стало причиной наименьшего количества елового подроста.

В мохово-лишайниковом ярусе зарегистрировано 7 видов мхов, типичных для еловых древостоев среднетаежной подзоны. Доминантами как по проективному покрытию, так и по встречаемости являются гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), ритидиадельфус трехгранный (*Rhytidiadelphus triquetrus*). Наибольшее среднее покрытие мохового яруса отмечено в варианте с самым низким древесным запасом (ПП 2). В отличие от травяно-кустарничкового яруса моховое покрытие может достигать 90%, но абсолютно доминируют его значения в 5–20%.

В целом по объекту исследования коэффициент вариации общего проективного покрытия ЖНП невелик и составляет 20–30%, что существенно меньше его значений для древостоя и подроста. Сравнение уровня разнообразия ТКЯ по индексу Шеннона (H') показало идентичность ПП 1 и ПП 2 (H'=0.56–0.60) и существенное отличие ПП 4 (H' = 1.08). В то же время по разнообразию мохового покрова последняя идентична с ПП 1 (H' = 0.30–0.33), но обе они существенно отстают от ПП 2 (H' = 0.59). По коэффициенту Жаккара флоры ЖНП участков с наиболее высокой интенсивностью рубки (ПП 1 и ПП 2) также сходны между собой (K_j = 0.80) и менее близки с флорой варианта минимальной интенсивности рубки (ПП 4) – K_j = 0.60 (ПП 1 и ПП 4), K_j = 0.68 (ПП 2 и ПП 4). Близкие значения флористического сходства с контролем по Жаккару (0.56–0.72)

Таблица 3. Среднее проективное покрытие и встречаемость видов живого напочвенного покрова на пробных площадях в ельнике черничном через 40 лет после рубки

Ярусы и виды	Проективное покрытие, %			Встречаемость, %		
	ПП 1	ПП 2	ПП 4	ПП 1	ПП 2	ПП 4
Травяно-кустарничковый ярус:	18.0	13.9	16.6	–	–	–
Athyrium filix-femina (L.) Roth	< 1	–	–	4	–	–
Avenella flexuosa (L.) Drej.	< 1	< 1	< 1	4	36	15
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	< 1	< 1	< 1	14	21	75
Carex globularis L.	< 1	< 1	< 1	11	4	5
Dryopteris carthusiana(Vill.)H.P.Fuchs	< 1	< 1	< 1	4	11	15
Equisetum sylvaticum L.	< 1	< 1	–	18	4	–
Fragaria vesca L.	< 1	–	–	4	–	–
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	< 1	–	< 1	43	–	50
Goodyera repens (L.) R. Br.	< 1	< 1	–	4	7	–
Lathyrus vernus (L.) Bernh.	–	–	< 1	–	–	5
Linnaea borealis L.	< 1	< 1	< 1	39	43	70
Luzula pilosa (L.) Willd.	–	< 1	< 1	–	18	25
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	< 1	< 1	2.7	64	18	90
Melampyrum pratense L.	< 1	< 1	< 1	18	50	70
Orthilia secunda (L.) House	< 1	< 1	< 1	39	61	25
Oxalis acetosella L.	< 1	< 1	3.2	50	14	90
Platanthera bifolia (L.) Rich.	–	–	< 1	–	–	5
Pyrola rotundifolia L.	–	–	< 1	–	–	5
Rubus arcticus L.	–	–	< 1	–	–	10
Rubus saxatilis L.	< 1	< 1	< 1	14	7	20
Solidago virgaurea L.	< 1	–	< 1	25	–	35
Trientalis europaea L.	< 1	< 1	< 1	32	29	70
Vaccinium myrtillus L.	16.5	12.5	10.3	96	96	90
Vaccinium vitis-idaea L.	1.3	2.2	1.9	86	93	90
Всего видов в ярусе	19	16	20	–	–	–
Мохово-лишайниковый ярус	20.0	40.0	18.6	–	–	–
Dicranum scoparium Hedw.	< 1	< 1	< 1	21	32	25
Hylocomium splendens (Hedw.) Shimp.	3.7	14.9	3.5	75	96	80
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J.Kop.	–	–	< 1	–	–	5
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	1.0	13.8	4.3	43	89	45
Polytrichum commune Hedw.	–	1.0	<1	–	18	5
Rhytidiadelphus triquetrus(Hedw.) Warnst.	15.9	5.6	5.8	86	50	75
Sphagnum girgensohnii Russow	< 1	5.2	< 1	4	18	10
Всего видов в ярусе	5	6	7	–	–	–
Общее проективное покрытие, %	31.0	50.0	28.5	–	–	–

отмечены в опыте с полным и частичным удалением древостоя в среднетаежном ельнике травяном (Рай и др., 2012).

Технологическая сеть является существенным фактором, влияющим на разнообразие состава и структуры лесных фитоценозов, подвергающихся хозяйственному воздействию. Технологические коридоры (шириной до 5 м), служащие ее основой, могут занимать до 25% общей площади, на которых существенно трансформируется весь комплекс условий лесной среды. На объекте исследования в условиях ручной валки и трелевки по сильно каменистой почве эти изменения ограничиваются преимущественно увеличением освещенности и поступления осадков.

Общий запас древостоя на секциях с технологическими коридорами закономерно и достоверно меньше, чем в межкоридорном пространстве (в пасеках) на 25–40%, при этом доля ели больше на 1-2 единицы состава. На всех пробных площадях в зоне коридоров отмечено достоверное снижение численности деревьев I яруса в 2 раза по сравнению с пасеками, а густота II яруса одинакова или различается незначительно. Общая густота подроста ели в 1.5–2 раза достоверно выше в зоне технологических коридоров благодаря повышенной освещенности. Это соответствует данным о влиянии трелевочных волоков на пространственное распределение подроста в разновозрастном ельнике Архангельской области (Торбик, Феклистов, 2014).

Видовое разнообразие живого напочвенного покрова на пробных площадях с максимальной интенсивностью рубки (ПП 1, ПП 2) как в пасеках, так и в технологических коридорах практически идентично – 21-22 вида сосудистых растений, 5-6 видов мхов (табл. 4). Средние значения ОПП на учетных площадках, расположенных в коридорах или в непосредственной близости от них, достоверно выше в 1.5 раза, чем в межкоридорных пространствах (табл. 4) в основном за счет черники и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), а также некоторых других видов **(щитовник картузианский (*Dryopteris carthusiana*), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), ортилия однобокая (*Orthilia secunda*))**.

Незначительное увеличение проективного покрытия злаков пренебрежимо мало, но сравнение их встречаемости в технологических коридорах и в пасеках свидетельствует, что в первые годы после рубки они могли образовывать сплошной покров, который впоследствии элиминировался из-за разрастания поросли лиственных пород. Такие виды, как седмичник (*Trientalis europaea* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), папоротники и хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), в пределах объекта исследования участвуют в формировании проективного покрытия ТКЯ незначительно, но их встречаемость в технологических коридорах, как правило, в 2–3 раза выше, чем в пасеках.

Общие для объекта исследования изменения в моховом ярусе в технологических коридорах связаны с незначительным увеличением проективного покрытия **ритидиадельфуса трехгранного**, кукушкина льна (*Polytrichum commune* Hedw.) и сфагнума Гиргензона (*Sphagnum girgensohnii* Russ.). Места разрастания последнего приурочены к пониженьям нанорельефа, но не встречаются повсеместно, так как колейность в коридорах в пределах объекта отсутствует. Уровень разнообразия ТКЯ, оцениваемый по индексу Шеннона, не имеет существенных отличий в технологических коридорах и пасеках, а для мохового яруса отмечено его увеличение в технологических коридорах в среднем на 20%.

Для выявления предполагаемого влияния древесной растительности на видовой состав и развитие живого напочвенного покрова выполнен корреляционный анализ связей общих параметров древостоя с некоторыми характеристиками ЖНП (табл. 5).

Влияние общего запаса древесного яруса на ОПП преимущественно отрицательно. Проективное покрытие мхов с ростом древесного запаса во всех случаях сокращается, а травяно-кустарничковый ярус реагирует слабо положительно. Аналогичным, но менее достоверным оказалось влияние числа деревьев I яруса, которые в значительной мере определяют его запас.

Влияние доли участия ели в составе древостоя однозначно положительно сказывается на ОПП, что обеспечивается в основном через моховой ярус. Присутствие березы в составе древостоя отрицательно сказывается на моховом покрове и, соответственно, – на общем проективном покрытии; ее влияние на травяно-кустарничковый ярус в целом неоднозначно. Наличие осины в составе древесного полога оказывает безусловно отрицательное влияние на общее проективное покрытие и развитие основных ярусов ЖНП. Наличие второго яруса, как правило, образуемого елью, также в большинстве случаев оказалось отрицательным фактором развития ЖНП; сходным было также влияние общей густоты елового подроста.

В отношении проективного покрытия отдельных, наиболее часто встречающихся, видов однозначных результатов получить не удалось в связи с различиями эдафических условий на пробных площадях. Среднее число видов оказалось положительно связано с долей ели в составе насаждения и отрицательно – с долей осины.

Исследование видового разнообразия и пространственной структуры живого напочвенного покрова не выявило устойчивых тенденций распространения видов растений, способных препятствовать возобновлению целевых пород или ухудшать условия для перевода поверхностного стока во внутрипочвенный.

Таблица 4. Влияние технологических коридоров на развитие живого напочвенного покрова на участке постепенной рубки 40-летней давности в ельнике черничном

Ярусы и виды	Проективное покрытие, %				Встречаемость, %			
	ПП 1		ПП 2		ПП 1		ПП 2	
	пасеки	коридоры	пасеки	коридоры	пасеки	коридоры	пасеки	коридоры
Травяно-кустарничковый	17.5	27.2*	11.5	30.8*	–	–	–	–
Athyrium filix-femina	< 1	–	–	–	4	–	–	–
Avenella flexuosa	–	< 1	< 1	1.8	–	13	21	70
Calamagrostis arundinacea	< 1	< 1	< 1	< 1	13	31	26	10
Carex globularis	< 1	–	< 1	–	13	–	5	–
Dryopteris carthusiana	–	2.2	< 1	< 1	–	31	11	5
Equisetum sylvaticum	< 1	< 1	< 1	–	17	6	5	–
Fragaria vesca	–	< 1	–	–	–	6	–	–
Gymnocarpium dryopteris	< 1	< 1	–	< 1	46	25	–	5
Goodyera repens	< 1	–	< 1	< 1	4	–	5	10
Linnaea borealis	< 1	< 1	< 1	< 1	46	19	47	25
Luzula pilosa	–	–	< 1	< 1	–	–	5	40
Maianthemum bifolium	< 1	1.0	< 1	< 1	67	63	21	15
Melampyrum pratense	< 1	< 1	< 1	< 1	17	6	47	35
Orthilia secunda	< 1	1.6	< 1	1.9	42	44	58	55
Oxalis acetosella	< 1	< 1	< 1	< 1	50	44	16	10
Rubus saxatilis	< 1	< 1	< 1	–	17	19	11	–
Solidago virgaurea	< 1	1.9	–	< 1	25	44	–	5
Trientalis europaea	< 1	< 1	< 1	< 1	25	38	5	45
Vaccinium myrtillus	16.3	18.3	10.5	21.2*	96	88	100	90
Vaccinium vitis-idaea	1.1	1.5	1.9	6.0*	83	69	95	80
Мохово-лишайниковый	19.4	19.4	33.5	48.1	–	–	–	–
Dicranum scoparium	< 1	< 1	< 1	< 1	17	19	37	15
Hylocomium splendens	3.6	3.4	14.3	16.0	71	50	95	50
Pleurozium schreberi	1.1	2.0	15.2	8.0	38	38	89	65
Polytrichum commune	–	< 1	< 1	4.3	–	13	5	45
Rhytidiadelphus triquetrus	15.3	18.1	6.3	13.1	88	69	47	65
Sphagnum girgensohnii	< 1	< 1	< 1	14.2	4	6	5	30
ОПП	30.5	44.1*	42.1	74.7*	–	–	–	–

Примечание. * – различия между зонами коридоров и пасек достоверны.

Таблица 5. Корреляционные связи характеристик живого напочвенного покрова с параметрами древесной растительности ельника черничного через 40 лет после рубки (жирным шрифтом – значимо при $p < 0.0500$, курсивом – при $p < 0.1000$)

Элементы описания ЖНП	Общий запас	Доля участия пород			Число деревьев		Подрост
		ели	березы	осины	I яруса	II яруса	
Проективное покрытие, %:			**ПП 1**				
– общее	0.11	0.08	–0.39	–0.32	–0.10	0.13	–0.19
– ТКЯ	0.28	0.02	–0.12	**–0.50**	0.34	–0.04	–0.20
– моховой ярус	–0.06	0.23	*–0.44*	–0.17	–0.27	0.21	–0.15
Vaccinium myrtillys	0.41	–0.04	–0.05	**–0.56**	0.41	0.01	–0.32
Vaccinium vitis-idaea	0.01	0.16	–0.05	0.13	0.05	–0.03	0.01
Rhytydiadelphus triquetrus	0.10	0.36	*–0.44*	–0.28	–0.03	0.25	–0.08
Hylocomium splendens	–0.30	–0.14	–0.01	0.20	–0.42	–0.05	–0.08
Число видов трав	0.03	0.33	0.05	–0.16	0.13	0.16	–0.03
Общее число видов	0.11	0.38	0.05	–0.19	0.16	0.18	0.07
Проективное покрытие, %:			**ПП 2**				
– общее	**–0.58**	**0.69**	–0.24	**–0.66**	**–0.44**	–0.38	0.24
– ТКЯ	0.14	0.04	*0.33*	–0.21	0.02	0.12	0.00
– моховой ярус	**–0.66**	**0.72**	*–0.34*	**–0.66**	**–0.50**	**–0.42**	0.27
Vaccinium myrtillys	0.17	–0.03	*0.35*	–0.13	0.03	0.20	0.05
Vaccinium vitis-idaea	–0.10	0.11	0.07	–0.07	–0.25	0.17	0.33
Pleurozium schreberi	*–0.36*	*0.43*	–0.33	*–0.35*	–0.20	–0.27	0.16
Hylocomium splendens	–0.23	0.30	–0.16	–0.26	–0.21	–0.12	0.28
Число видов трав	*–0.34*	**0.45**	*–0.35*	**–0.43**	–0.14	–0.14	–0.13
Общее число видов	–0.31	*0.39*	–0.21	**–0.41**	–0.15	–0.06	–0.10
Проективное покрытие, %			**ПП 4**				
– общее	–0.33	**0.70**	–0.18	**–0.67**	–0.03	**–0.46**	**–0.46**
– ТКЯ	–0.03	*0.39*	–0.13	–0.36	0.11	–0.31	–0.31
– моховой ярус	*–0.42*	**0.69**	–0.07	**–0.70**	–0.14	*–0.41*	*–0.41*
Vaccinium myrtillys	–0.19	**0.53**	–0.04	**–0.55**	–0.01	**–0.46**	**–0.46**
Oxalis acetosella	0.16	–0.25	0.17	0.19	0.10	0.14	0.14
Maianthemum bifolium	0.09	–0.33	0.15	0.29	0.02	0.06	0.06
Число видов трав	0.09	–0.19	0.16	0.15	–0.09	0.24	0.24
Общее число видов	–0.04	0.01	0.09	–0.04	–0.04	0.07	0.07

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Равномерно-постепенная рубка с выборкой до 70% запаса в относительно разновозрастном смешанном древостое ельника черничного не приводит к необратимой трансформации структуры и устойчивости насаждения. Выполненное комплексное исследование основных слагающих элементов лесного фитоценоза, сформировавшегося за 40 лет после разреживания высокой интенсивности, не выявило признаков снижения защитных свойств.

Восстановление исходного запаса после интенсивного разреживания в спелом ельнике III–IV класса бонитета завершается через 25–30 лет, после чего для поддержания экологической функциональности возможно и необходимо проведение очередного приема рубки с выборкой преимущественно крупномерных деревьев.

По параметрам возрастной и пространственной структуры древостоя, наличию крупных древесных остатков, специфике соответствующего коренным ельникам живого напочвенного покрова обследованное насаждение соответствует критериям биологически ценных лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.В., Молчанов А.А. Выборочные рубки в лесах Севера. М., 1954. 148 с.

Амосова И.Б., Ильинцев А.С. Эколого-биологический анализ живого напочвенного покрова в ельниках черничных, пройденных двухприемными рубками ухода // Растительный покров Европейского Севера и Арктики: XIV Перфильевские научные чтения, посвященные 140-летию со дня рождения И.А. Перфильева: мат-лы Межрегиональной научной конференции. Архангельск, 2022. С. 180–188.

Ананьев В.А., Синькевич С.М. Рекомендации по проведению рубок в защитных лесах Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 34 с.

Беляева Н.В., Грязькин А.В., Ковалев Н.В., Фетисова А.А., Кази И.А. Сравнительная оценка структуры живого напочвенного покрова после рубок ухода и комплексного ухода за лесом в сосняках брусничных // Лесной вестник. 2012. № 6. С. 193–198.

Бурова Н.В., Торбик Д.Н., Феклистов П.А. Изменение флористического разнообразия после выборочных рубок в ельниках черничных // Лесной вестник. 2010. № 5. С. 49–52.

Валяев В.Н. Выборочные и сплошнолесосечные рубки в Карелии (сравнительная продуктивность хозяйства). Петрозаводск: Карелия, 1989. 102 с.

Волков А.Д. Биологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 250 с.

Волков А.Д., Белоногова Т.В., Курхинен Ю.П. и др. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 223 с.

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне видов / Под ред. Л. Андерссона, Н.М. Алексеевой, Е.С. Кузнецовой. СПб., 2009. 258 с.

Декатов Н.Н., Минаев В.Н., Савицкий С.С. Отпад после второго приема промышленно-выборочных рубок в ельниках // Лесоустройство, таксация, аэрометоды: сборник научных трудов. Л.: ЛенНИИЛХ, 1985. С. 49–55.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. М.: Росгидромет, 2018. 69 с.

Дробышев Ю.И., Коротков С.А., Румянцев Д.Е. Устойчивость древостоев: структурные аспекты // Лесохозяйственная информация. 2003. № 7. С. 2–11.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.

Желдак В.И., Дорощенкова Э.В., Сычева А.Н., Липкина Т.В., Живаев Е.Е. Технологическая реализация лесоводственных мероприятий, обеспечивающих эффективное выполнение лесами функций депонирования и консервации углерода // Лесохозяйственная информация. 2023. № 3. С. 5–25. https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2023.3.01

Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 139 с.

Концепция интенсивного использования и воспроизводства лесов. СПб.: СПбНИИЛХ, 2015. 16 с.

Красная книга Республики Карелия. Белгород: Константа, 2020. 448 с.

Крышень А.М., Синькевич С.М., Шорохова Е.В. Variable Retention Forestry – лесоводство, ориентированное на непрерывное в пространстве и во времени сохранение лесной среды // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56. № 3. С. 1–7.

Крышень А.М, Геникова Н.В., Преснухин Ю.В. Ряды восстановления ельников черничных Восточной Фенноскандии // Ботанический журнал. 2021. Т. 106. № 2. С. 107–125.

Латышев В.А., Сабанин А.А., Минаев В.Н., Орлов М.М. Рекомендации по ведению выборочной формы хозяйства в разновозрастных древостоях ели в средней тайге // Тр. СПбНИИЛХ. Вып. 2. СПб., 2010. С. 54–64.

Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 02.07.2021 с изм. и доп., вступ. в силу с 01.09.2021) [Электронный ресурс]. URL: www.consultant.ru (дата обращения: 25.09.2021).

Лесной план Республики Карелия на 2019–2028 годы. Петрозаводск, 2018. 236 с.

Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М. и др. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.

Методы изучения лесных сообществ: монография / Е.Н. Андрева, И.Ю. Баккал, В.В. Горшков и [др.]; Рос. акад. наук. Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова. СПб.: НИИХ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 179 с.

Побединский А.В. Водоохранная и почвозащитная роль лесов. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 208 с.

Рай Е.А., Торхов С.В., Бурова Н.В. и др. Ключевые биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране. Архангельск, 2008. 30 с.

Рай Е.А., Бурова Н.В., Сластников С.И. Влияние оставления деревьев при сплошной рубке на флористическое разнообразие // Вестник САФУ. Естественные науки. 2012. № 3. С. 54–58.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Приказ Минприроды РФ от 23.05.2023 № 320 “Об утверждении перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации” (зарегистрировано в Минюсте РФ 21.07.2023 № 74362). 2023. 26 с.

Синькевич М.П. Обобщение опыта несплошных рубок в лесах Карельской АССР // Вопросы практического лесоводства в хвойных лесах Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск, 1980. С. 23–49.

Синькевич С.М., Ананьев В.А. Лесной кодекс о лесопользовании в защитных лесах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 3. С. 1–5. https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-3-1-5

Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества (теория и эксперимент). М.: Гриф и К, 2007. 192 с.

Стороженко В.Г. Динамика древесного отпада в коренных ельниках европейской тайги // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30. № 3–4. С. 205–210.

Стороженко В.Г. Эволюционные принципы устойчивости лесных сообществ // Сибирский лесной журнал. 2020. № 4. С. 87–96.

Стороженко В.Г. Особенности горизонтальной структуры лесов еловых формаций европейской тайги России // Известия вузов. Лесной журнал. 2022. № 2. С. 39–49. https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-2-39-49

Торбик Д.Н., Феклистов П.А. Зависимость количества благонадежного хвойного подроста от экологических факторов на площадях рубок ухода // Экологические проблемы Арктики и северных территорий. Межвузовский сборник научных трудов. Архангельск: САФУ, 2014. Вып. 17. С. 130–133.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Шорохов А.А. Оценка экосистемного разнообразия лесов // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 2009. Вып. 1. С. 29–40.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Шорохова Е.В., Шорохов А.А. Изменение структурных показателей высоковозрастных древостоев по материалам постоянных наблюдений // Тр. СПбНИИЛХ. СПб., 2010. Вып. 1. С. 42–49.

Федорчук В.Н., Шорохов А.А., Шорохова Е.В., Кузнецова М.Л., Тетюхин С.В. Массивы коренных еловых лесов: структура, динамика, устойчивость. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2012. 140 с.

Химич Ю.Р., Шорохова Е.В. Шкалы разложения крупных древесных остатков (КДО) и их использование в микологических исследованиях // Грибные сообщества лесных экосистем. Москва-Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. Т. 5. С. 136–140.

Shorohova E.V., Sinkevich S.M., Kryshen A.M., Vanha-Majamaa I. Variable Retention Forestry in European boreal forests in Russia // Ecological Processes. 2019. V. 8. № 34. P. 1–11. https://doi.org/10.1186/s13717-019-0183-7

Gustafsson L., Baker S.C., Bauhus J. et al. Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective // BioScience. 2012. V. 62. № 7. P. 633–645.

Structure of a Middle Taiga Vaccinium Spruce Forest after 40 Years since an Intensive Selective Cut in the Fish Spawning Protection Zone of Lake Onega

S. M. Sinkevich*, V. V. Timofeeva

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

**E-mail: sergei.sinkevich@krc.karelia.ru*

The condition and structure of the stand formed over 40 years after high-intensity, even, gradual logging in the fish spawning protection zone of Lake Onega were studied. In the test plots laid out in 1982 before logging in a relatively uneven-aged mixed spruce forest of the vaccinium type of forest of III–IV quality class with a wood stock of about 220 m^3 ha^{-1}, the proportion of spruce was 40%, and the density of medium and large spruce undergrowth was about 1 thousand trees ha^{-1}. As a result of logging, the

reserve decreased by 50–70%, and the proportion of spruce in it was 60–65%. By 2023, stepped-closed mixed stands with a predominance of spruce and a total reserve of 250-300 m^3 ha^{-1} were formed on the logging site. Half of the available stock is concentrated in the lower part of the canopy, under which there are more than 3 thousand trees ha^{-1} of spruce undergrowth. The spatial variability of density, stock, species composition of the stand and natural regeneration in the context of ensuring the sustainability of the stand is studied. Data on the dynamics of increment, large woody debris, age structure of the stand and undergrowth are analysed. The role of the technological network in the formation of heterogeneity of the stock, increment, species composition and undergrowth was clarified. The species composition and projective cover of the living ground cover as an indicator and factor of the dynamics of the stand are studied. Statistical relationships between the structural elements of the phytocoenosis are revealed, contributing to the understanding of its development and stability. The correspondence of the stand formed after felling to the main criteria for identifying biologically valuable forests is shown. Based on the results of the analysis of the obtained data and literary sources, a conclusion was made about the prospects of continuing selective management in the interests of further growth and sustainability of the spruce forest and the performance of its protective functions.

Keywords: Norway spruce, uneven-aged forest stand, composition, spatial structure, undergrowth, living ground cover, biodiversity, protective forests, selective cuts.

REFERENCES

Alekseev S.V., Molchanov A.A., *Vyborochnye rubki v lesakh Severa* (Selective cutting in the forests of the North), Moscow, 1954, 148 p.

Amosova I.B., Il'intsev A.S., Ekologo-biologicheskii analiz zhivogo napochvennogo pokrova v el'nikakh chernichnykh, proidennykh dvukhpriemnymi rubkami ukhoda (Ecological and biological analysis of living ground cover in blueberry spruce forests, carried out by two-stage thinning), *Rastitel'nyi pokrov Evropeiskogo Severa i Arktiki: XIV Perfil'evskie nauchnye chteniya, posvyashchennye 140-letiyu so dnya rozhdeniya I.A. Perfil'eva* (Vegetation cover of the European North and the Arctic: XIV Perfil'ev scientific readings dedicated to the 140th anniversary of the birth of I.A. Perfil'ev), Proc. Of the Interregional Scientific Conf., Arkhangelsk, 2022, pp. 180–188.

Anan'ev V.A., Sin'kevich S.M., *Rekomendatsii po provedeniyu rubok v zashchitnykh lesakh Karelii* (Recommendations for logging in protective forests of Karelia), Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2015, 34 p.

Belyaeva N.V., Gryaz'kin A.V., Kovalev N.V., Fetisova A.A., Kazi I.A., Sravnitel'naya otsenka struktury zhivogo napochvennogo pokrova posle rubok ukhoda i kompleksnogo ukhoda za lesom v sosnyakakh brusnichnykh (Influence care forest cutting on development vegetation lower (on example Alsheevscogo of the forest area, Republic Bashkortostan)), *Lesnoi vestnik*, 2012, No. 6 (89), pp. 193–198.

Burova N.V., Torbik D.N., Feklistov P.A., Izmenenie floristicheskogo raznoobraziya posle vyborochnykh rubok v el'nikakh chernichnykh (Change of a floristic diversity after selective fellings in fir groves bilberry), *Lesnoi vestnik*, 2010, No. 5, pp. 49–52.

Dekatov N.N., Minaev V.N., Savitskii S.S., Otpad posle vtorogo priema promyshlenno-vyborochnykh rubok v el'nikakh (Waste after the second round of industrial-selective logging in spruce forests), In: *Lesoustroistvo, taksatsiya, aerometody* (Forest management, taxation, aerial methods), Collection of scientific papers, Leningrad: LenNIILKh, 1985, pp. 49–55.

Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2017 god (Report on climate features in the Russian Federation for 2017), Moscow: Rosgidromet, 2018, 69 p.

Drobyshev Yu.I., Korotkov S.A., Rumyantsev D.E., Ustoichivost' drevostoev: strukturnye aspekty (Stability of tree stands: structural aspects), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2003, No. 7, pp. 2–11.

Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.

Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Shorokhov A.A., Otsenka ekosistemnogo raznoobraziya lesov (Assessment of forest ecosystem diversity), *Tr. SPbNIILKh*, 2009, Issue 1, pp. 29–40.

Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Izmenenie strukturnykh pokazatelei vysokovozrastnykh drevostoev po materialam postoyannykh nablyudenii (Change in the structure of old-growth forest stands based on the permanent observations), *Tr. SPbNIILKh*, 2010, Issue 1 (21), pp. 42–49.

Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., Tetyukhin S.V., *Massivy korennykh elovykh lesov: struktura, dinamika, ustoichivost'* (Intact spruce woodlands: Structure, dynamics, resilience), Saint-Petersburg: Izd-vo Politekhnicheskogo un-ta, 2012, 140 p.

Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., Tetyukhin S.V., *Massivy korennykh elovykh lesov: struktura, dinamika, ustoichivost'* (Massifs of indigenous spruce forests: structure, dynamics, stability), Saint Petersburg: Izd-vo Politekhn. un-ta, 2012, 140 p.

Gustafsson L., Baker S.C., Bauhus J. et al., Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective, *BioScience*, 2012, Vol. 62, No. 7, pp. 633–645.

Kazimirov N.I., *El'niki Karelii* (Karelian Spruce forests), Leningrad: Nauka, 1971, 139 p.

Khimich Yu.R., Shorokhova E.V., Shkaly razlozheniya krupnykh drevesnykh ostatkov (KDO) i ikh ispol'zovanie v mikologicheskikh issledovaniyakh (Large woody debris (LWD) decomposition scales and their use in mycological studies), In: *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* (Fungal communities if forest ecosystems), Moscow-Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2018, Vol. 5, pp. 136–140.

Kontseptsiya intensivnogo ispol'zovaniya i vosproizvodstva lesov (The concept of intensive use and reproduction of forests), Saint Petersburg: SPbNIILKh, 2015, 16 p.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya (Red Book of the Republic of Karelia), Belgorod: Konstanta, 2020, 448 p.

Kryshen' A.M, Genikova N.V., Presnukhin Yu.V., Ryady vosstanovleniya el'nikov chernichnykh Vostochnoi Fennoskandii (Reforestation series of bilberry spruce forests in Eastern Fennoscandia), *Botanicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 106, No. 2, pp. 107–125.

Kryshen' A.M., Sin'kevich S.M., Shorokhova E.V., Variable Retention Forestry – lesovodstvo, orientirovannoe na nepreryvnoe v prostranstve i vo vremeni sokhranenie lesnoi sredy (Variable retention forestry is targeted to preserve the temporal and spatial continuity of forest habitats and ecosystem functions), *Rastitel'nye resursy*, 2020, Vol. 56, No. 3, pp. 1–7.

Latyshev V.A., Sabanin A.A., Minaev V.N., Orlov M.M., Rekomendatsii po vedeniyu vyborochnoi formy khozyaistva v raznovozrastnykh drevostoyakh eli v srednei taige (Recommendations for the management of selective management in mixed-age spruce stands in the middle taiga), *Tr. SPbNIILKh*, Issue 2 (22), Saint Petersburg, 2010, pp. 54–64. No. 200-FZ, available at: www.consultant.ru (September 25, 2021).

Lesnoi plan Respubliki Kareliya na 2019–2028 gody (Forest plan of the Republic of Karelia for 2019–2028), Petrozavodsk, 2018, 236 p.

Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen' A.M. et al., Bartalev S.A., Prioritetnye napravleniya razvitiya lesnoi nauki kak osnovy ustoichivogo upravleniya lesami (Research priorities in forest science – the basis of sustainable forest management), *Lesovedenie*, 2015, No. 4, pp. 243–254.

Megarran E., *Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie* (Ecological diversity and its measurement), Moscow: Mir, 1992, 184 p.

Metody izucheniya lesnykh soobshchestv (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.

Pesenko Y.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in studies of fauna), Moscow: Nauka, 1982, 288 p.

Pobedinskii A.V., *Vodookhrannaya i pochvozashchitnaya rol' lesov* (Water protection and soil protection role of forests), Pushkino: Vseros. NII lesn. mekhaniz, 2013, 208 p.

N 320, registered in Ministry of Justice of the Russian Federation on July 21, 2023, No. 74362, 2023, 26 p.

Rai E.A., Burova N.V., Slastnikov S.I. Vliyanie ostavleniya derev'ev pri sploshnoi rubke na floristicheskoe raznoobrazie (The Effect of Leavingthe Trees after Clear-Cutting on Floristic Diversity), *Vestnik SAFU. Estestvennye nauki*, 2012, No. 3, pp. 54–58.

Rai E.A., Torkhov S.V., Burova N.V. et al., *Klyuchevye biotopy lesnykh ekosistem Arkhangel'skoi oblasti i rekomendatsii po ikh okhrane*, Arkhangel'sk, 2008, 30 p.

Shorohova E.V., Sinkevich S.M., Kryshen A.M., Vanha-Majamaa I., Variable Retention Forestry in European boreal forests in Russia, *Ecological Processes*, 2019, Vol. 8, No. 34, pp. 1–11. https://doi.org/10.1186/s13717-019-0183-7

Sin'kevich M.P., Obobshchenie opyta nesploshnykh rubok v lesakh Karel'skoi ASSR (Generalization of the experience of non-clear cutting in the forests of the Karelian ASSR), In: *Voprosy prakticheskogo lesovodstva v khvoinykh lesakh Severo-Zapada RSFSR* (Issues of practical forestry in coniferous forests of the North-West of the RSFSR), Petrozavodsk, 1980, pp. 23–49.

Sin'kevich S.M., Anan'ev V.A., Lesnoi kodeks o lesopol'zovanii v zashchitnykh lesakh (Forest code about forest use in protected forests), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 3, pp. 5.

Storozhenko V.G. Dinamika drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh evropeiskoi taiga (Wood debris dinamics in indigenous spuce forests of European Taiga), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2012, Vol. 30, No. 3–4, pp. 205–210.

Storozhenko V.G. Evolyutsionnye printsipy ustoichivosti lesnykh soobshchestv (The evolutionary principles of sustainability of forest communities), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2020, No. 4, pp. 87–96.

Storozhenko V.G., Osobennosti gorizontal'noi struktury lesov elovykh formatsii evropeiskoi taigi Rossii (Features of the horizontal structure of forests of spruce formations in the European taiga of Russia), *Izvestiya VUZov. Lesnoi zhurnal*, 2022, No. 2, pp. 39–49. https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-2-39-49

Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: Theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 192 p.

Torbik D.N., Feklistov P.A., Zavisimost' kolichestva blagonadezhnogo khvoinogo podrosta ot ekologicheskikh faktorov na ploshchadyakh rubok ukhoda (Dependence of the amount of reliable coniferous undergrowth on environmental factors in thinning areas), *Ekologicheskie problemy Arktiki i severnykh territorii* (Environmental problems of the Arctic and northern territories), Interacademic collection of scientific papers, Arkhangelsk: SAFU, 2014, Issue 17, pp. 130–133.

Valyaev V.N., *Vyborochnye i sploshnolesosechnye rubki v Karelii (sravnitel'naya produktivnost' khozyaistva)* (Selective and clear-cutting in Karelia (comparative productivity of the farm)), Petrozavodsk: Kareliya, 1989, 102 p.

Volkov A.D., Belonogova T.V., Kurkhinen Yu.P. et al., *Faktor bioraznoobraziya i kompleksnaya produktivnost' lesnykh ekosistem severo-zapada taezhnoi zony evropeiskoi chasti Rossii* (Biodiversity factor and complex productivity of forest ecosystems of the northwest taiga zone of the European part of Russia), Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2002, 223 p.

Volkov A.D., *Bioekologicheskie osnovy ekspluatatsii el'nikov severo-zapada taezhnoi zony Rossii* (Bioecological basis for the exploitation of spruce forests in the north-west of the taiga zone of Russia), Petrozavodsk: Iz-vo Karel'skogo NTs RAN, 2003, 250 p.

Vyyavlenie i obsledovanie biologicheski tsennykh lesov na Severo-Zapade Evropeiskoi chasti Rossii. Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov (Recognizing and studying biologically valuable forests in northwest of European part of Russia. Guide to finding species for stratum level surveys), Saint-Petersburg: Pobeda, 2009, Vol. 2, 258 p.

Zheldak V.I., Doroshchenkova E.V., Sycheva A.N., Lipkina T.V., Zhivaev E.E., Tekhnologicheskaya realizatsiya lesovodstvennykh meropriyatii, obespechivayushchikh effektivnoe vypolnenie lesami funktsii deponirovaniya i konservatsii ugleroda (Technological Realization Silvicultural Activities that Ensure the Effective Performance of the Functions of Carbon Deposition and Conservation by the Forest), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2023, No. 3, pp. 5–25. https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2023.3.01

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 94–105

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*176.321.5*

СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ И ТОРФЯНЫХ ЗАЛЕЖЕЙ ЕВТРОФНЫХ ЧЕРНООЛЬХОВЫХ БОЛОТ ЗАПАДНОДВИНСКОГО РАЙОНА ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2025 г. В. Г. Стороженко*, Т. В. Глухова

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

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

Поступила в редакцию 22.01.2024 г.
После доработки 12.02.2024 г.
Принята к публикации 08.04.2024 г.

Сравнительная оценка лесоводственных характеристик древостоев, торфяных залежей и динамики развития девственных низинных евтрофных черноольховых болот ранее не проводилась, что определило выбор цели настоящего исследования. В лесных массивах Западнодвинского р-на Тверской обл. для анализа выбраны низинные черноольховые болота атмосферно-грунтового водно-минерального питания, одно из которых имеет переменное проточное увлажнение, другое – застойное. Изучены возрастные, динамические, возобновительные характеристики, состояние деревьев и древостоев, показатели древесного отпада, пораженность древостоев дереворазрушающими грибами. Дана сравнительная оценка характеристики торфов: pH солевой вытяжки, зольности, объемной массы (плотности), содержания углерода по почвенным горизонтам. Евтрофные черноольховые болота имеют в составе древостоев обильную примесь ели европейской в разных соотношениях и незначительную примесь березы пушистой. При изменении эдафических условий эта особенность определяет возможность смены ольховой формации на еловую. Для биогеоценоза с проточным увлажнением с использованием экспоненциального приближения показаны высокие значения связи присутствия ели в возрастных поколениях возрастных рядов – $R^2 = 0.696$. В евтрофных условиях роста береза пушистая может достигать возраста 150 лет. Почвы черноольшаников низинные торфяные, высокозольные, сложены мощными древесными торфами до 2–4 м с высокой степенью разложения по всей залежи (40–55%). Содержание углерода в торфах различно: 34–46 и 46–51% при достаточно высокой зольности соответственно в черноольшаниках застойного и проточного увлажнения. Сравнительная оценка двух черноольховых евтрофных болот показывает, что ель европейская занимает подчиненное положение по отношению к ольхе черной. В условиях проточного увлажнения продуктивность ольхи черной на I-II бонитета выше, чем ели европейской. В более застойных условиях увлажнения ель европейская интенсивно заменяет ольху черную как в древесном ярусе, так и в подросте. Коренные разновозрастные евтрофные черноольховые болота по структуре возрастных рядов, сукцессионной динамике и древесного отпада сохраняют баланс биомассы как климаксовые устойчивые лесные сообщества.

Ключевые слова: болота евтрофного типа, формации ольхи черной и ели европейской, смена состава пород, мощные древесные торфы, проточное и застойное увлажнение.

DOI: 10.31857/S0024114825010082 **EDN:** EDHLBO

Евтрофные болота благодаря особенностям смешанного водно-минерального питания, грунтового и дополненного атмосферными осадками, могут иметь древесный ярус, включающий несколько видов древесных пород. В зависимости от преобладания того или иного вида водно-минерального питания присутствие в древостоях главных эдификаторных пород, определяющих формационный состав биогеоценозов, может быть различным. В регионе исследований преобладают ольховые и еловые евтрофные болота с доминированием в первом ярусе ольхи черной (*Álnus glutinósa* L.) или

ели европейской (*Pícea ábies* L.) с примесью березы, реже осины. Именно смешанное водно-минеральное питание определяет разнопородный формационный состав древесного яруса болот этого типа. Как правило, в составе древостоев среди доминирующих пород – ольхи черной и ели европейской – встречаются береза пушистая (*Betula pubescens* L.), осина (*Populus tremula* L.), редко вяз гладкий (*Úlmus laévis* Pall.). Можно также допустить, что смешанное питание, предполагающее присутствие нескольких основных пород в древесном пологе, определяет более интенсивные по сравнению с верховыми и мезотрофными лесными болотами динамические процессы в структурных изменениях породного состава древостоев, вплоть до смены формаций биогеоценозов.

Возрастные, динамические, санитарные характеристики древостоев, показатели гнилевого поражения деревьев, состав и структура торфяных залежей евтрофных болот изучены фрагментарно. Не раскрыты связи между отдельными показателями в структурах древостоев и между древесным и торфяным ярусами евтрофных болот (Юркевич и др., 1968; Sicinski, Filipiak, 1992; Благодарова, 2005; и др.). В настоящей работе изучены структуры двух вариантов евтрофных болот, отличающихся особенностями периодических колебаний уровня почвенно-грунтовых вод (УПГВ). Биогеоценозы относятся к не нарушенным хозяйственной и рекреационной деятельностью сообществам с естественным эволюционным ходом формирования структур и функций слагающих их древостоев.

Цель работы – изучить структуру древостоев по породным, возрастным, возобновительным параметрам, состоянию деревьев и древостоев, объемам древесного отпада, особенностям поражения деревьев и древостоев дереворазрушающими грибами; выявить структурные и компонентные особенности горизонтов торфяной толщи изучаемых евтрофных болот.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследований выбраны два черноольховых болота евтрофного типа, расположенные в лесных массивах Велесского лесничества Западнодвинского района Тверской области. Первая пробная площадь – черноольшаник крупнотравно-таволговый (ПП 1) (N 56° 11.296′; E 32°14.965′) – расположена на широком пониженном плоском берегу озера Страховское и соединена с ним одними условиями колебания УПГВ. Водное питание древостоя ПП 1 с 2023 г. нарушено деятельностью бобров, в результате чего УПГВ поднимается до 1–2 см над поверхностью болота, особенно при избытке атмосферных осадков. Вторая пробная площадь – черноольшаник крупнотравно-папоротниковый (ПП 2) (N 56°10′15′′; E 32°08′16′′) – находится в плоском понижении проточного ручья, определяющего УПГВ и структуру древесного полога, имеет довольно широкую (до 100 м) вогнутую поверхность, окружена моренными холмами (Стороженко, Глухова, 2022).

На ПП проведено лесоводственное описание древостоев, сплошной перечет деревьев с нумерацией, измерением диаметра на высоте 1.3 м, высоты деревьев с использованием лазерного высотомера Nicon Forestry Pro. У деревьев всех пород возрастным буром Пресслера фирмы MORA (Sweden) отбирали керны у комля дерева для определения возрастов и наличия гнилевых фаутов, а также стадии и типа гнили. Определялись состояние деревьев (Правила..., 2020), их пораженность, виды дереворазрушающих грибов (Стороженко, 2011; Sicinski, Filipiak, 1992; Niemelä, 2005). Учитывались породный состав и количество естественного возобновления по градациям высоты через 0.5 м. При описании валежа принимали во внимание породу валежного ствола, диаметр у комля, стадию разложения (Стороженко, 1990, 2011). В камеральный период определялись объемные показатели деревьев и запасы древостоев (Третьяков и др., 1952; Сортиментные..., 1986). Вычислялись средние морфометрические и возрастные показатели пород деревьев, слагающих древостои. Строились возрастные ряды для каждой древесной породы и древостоя в целом (Дыренков, 1984; Стороженко, 2007), определялось динамическое положение каждой породной секции древостоя и биогеоценоза в целом. Зависимости показателей между собой определялись с помощью программы Excel.

На обеих ПП для характеристики торфяной залежи с помощью торфяного бура ТБГ-1 диаметром 5 см с насадками по 50 см отбирали почвенные образцы из разных горизонтов. Степень разложения и ботанический состав (вид торфа) по выделенным генетическим горизонтам определены в ВНИИ овощеводства О.Н. Успенской, содержание углерода – на элементном анализаторе vario MICRO cube (Германия), pH солевой вытяжки и зольность – по методике Е.В. Аринушкиной (Аринушкина, 1970). Объемную массу торфа определяли с помощью торфяного бура. Образцы на влажность отбирали из нужного горизонта, высушивая их до постоянного веса при 105°С, и рассчитывали объемную массу (Семенский, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изложение результатов исследований представлено по варианту сравнительной оценки данных различных лесоводственных и торфяных характеристик структур двух болотных систем, принятых к изучению.

Поверхность болот представляет собой кочкарники с высотой кочек, достигающей 1 м, на

которых произрастают преимущественно древесные породы, включая ольху черную, ель и березу. На выровненных участках поверхности болот произрастают в основном кустарниковые растения и травы.

В древостоях ПП 1 в кустарниковом ярусе преобладают черемуха (*Padus rasemosa* (Lam.) Gilib.), ива пепельная (*Salix cineria* L.), рябина (*Sobrus aucuparia* L.), крушина (*Frangula alnus* Mill.), смородина черная (*Ribus nigrum* L.). В травяном ярусе ПП 1 фоновыми видами являются таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* L. Maxim.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), папоротник (кочедыжник) (*Athirium filix-femina* (L.) Roth et Mert.), белокрыльник (*Calla palustris* L.). Прочие виды – дудник лесной (*Angelica Sylvestris* L.), паслен сладко-горький (*Solanum Dulcamara* L.), сердечник горький (*Cardamine amara* L.) и волосистоплодная (*Carex lasiocarpa* Ehrh.) и пузырчатая (*Carex vesicaria* L.) осоки. Сфагновые мхи отсутствуют.

В кустарниковом ярусе ПП 2, кроме перечисленных в ПП 1, присутствуют ива пятитычинковая (*Salex pentandra* L.) и калина (*Viburnum opulus* L.). В травяном ярусе добавляются вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.), тростник (*Phragmites australis* (Cav.), вех ядовитый (*Cicuta virosa* L.), телиптерис болотный (*Thelipteris palustries* Schott.) и хвощ топяной (*Equisetum fluviatile* L.).

По результатам экспериментальных исследований определено, что почвы черноольшаников крупнотравно-таволгового и крупнотравно-папоротникового торфяные низинные (*Fibric Histosols*), высокозольные, сложены мощными древесными торфами с высокой степенью разложения по всей залежи (40–55%) (табл. 1). Мощность торфяных отложений составляет 2.0 и 3.7 м, залежи подстилаются сапропелем и суглинками соответственно на ПП 1 и ПП 2.

Торфы имеют слабокислую реакцию, pH солевой вытяжки меньше в торфе ПП 1 (4.7), чем в торфе ПП 2 (5.6). Зольность торфа на обеих ПП различается значительно: большая зольность в почве черноольшаника застойного увлажнения (11–35%) и меньшая (11–19%) – проточного. Высокая степень разложения торфов обусловливает и значительную объемную массу (плотность) этих торфов в среднем (0.16 – ПП 1 и 0.19 – ПП 2). Содержание углерода в торфах черноольшаников достигает

Таблица 1. Характеристика торфа в черноольшаниках крупнотравно-таволговом (ПП 1) и крупнотравно-папоротниковом (ПП 2)

Глубина отбора торфа, см	Мощность горизонта, см	pH солевой вытяжки		Зольность, %		Объемная масса, г/см^3		Содержание углерода, % к сух. в-ву	
		ПП1	ПП2	ПП1	ПП2	ПП1	ПП2	ПП1	ПП2
0–10	10	4.3	5.4	15.1	18.6	0.16	0.17	44.2	45.8
10–20	10	4.3	5.4	11.6	15.4	0.10	0.18	45.9	47.9
20–30	10	4.4	5.3	11.4	13.5	0.12	0.17	46.0	48.2
30–40	10	4.4	5.4	19.3	12.2	0.18	0.16	42.1	48.9
40–50	10	4.4	5.5	14.9	11.3	0.19	0.17	44.3	49.0
50–60	10	4.5	5.5	24.7	10.9	0.14	0.17	39.3	49.7
60–70	10	4.5	5.5	35.4	10.7	0.12	0.17	33.9	49.3
70–80	10	4.6	5.4	34.5	10.2	0.21	0.15	34.4	49.9
80–90	10	4.6	5.6	34.5	9.8	0.16	0.15	34.4	50.5
90–100	10	4.5	5.5	33.8	9.7	0.21	0.16	34.7	50.1
100–150	50	4.7	5.6	27.5	9.6	0.15	0.23	37.9	50.8
150–190	40	4.7	5.5	41.5	13.7	0.18	0.21	30.9	47.6
190–200 Сапропель	10	4.7	–	76.0	–	0.22	–	13.5	–
200–250	50	–	5.6	–	23.8	–	0.22	–	42.2
250–300	50	–	5.5	–	28.6	–	0.33	–	39.8
300–370	70	–	5.5	–	22.5	–	0.20	–	43.8

максимума 46 и 51% (при достаточно высокой зольности) соответственно на ПП 1 и ПП 2.

В табл. 2 приведены характеристики лесоводственных показателей изучаемых болот.

Как следует из данных табл. 2, древостои обоих биогеоценозов имеют две основные породы – ольху черную и ель европейскую. В древостое ПП 1 присутствует некоторая примесь березы – 47 стволов на 1 га, а на ПП 2 она единична. В обоих сообществах единично представлена и осина (*Populus tremula* L.).

В древостое ПП 1 при малой численности береза имеет предельные для древостоя средние высоты, достигающие 25 м (1 ярус древостоя), самые крупные средние диаметры – более 30 см, равные в максимуме 52 см, и объемы стволовой древесины 47.13 м^{3}га, составляющие 12.6% от общего запаса древостоя. Эта порода в условиях евтрофных болот может достигать возраста 130 и более лет, что для березы является чрезвычайно высокими возрастными значениями. При этом береза предельного возраста располагается на высоких кочках, имеет мощные корневые лапы, начинающиеся с высоты 1–1.5 м, ребристый ствол и темно-коричневую окраску сердцевинной древесины. В доминирующую по запасам стволовой древесины секцию ольхи черной входит основное количество деревьев из состава древостоя (55.7%) с крупными средними диаметрами деревьев, большими высотами, которые составляют вместе с березой первый ярус древостоя, и самыми крупными диаметрами стволов деревьев, что и определяет наибольшее участие этой породы в общем запасе древостоя (табл. 3). Ель имеет подчиненное положение, незначительные средние величины диаметров и высот, однако по количеству деревьев составляет 37.7% от общего числа деревьев. Такая структура древостоя может помочь при анализе динамического положения биогеоценоза.

Древостой второй ПП включает только ольху черную и ель европейскую. Можно видеть, что по морфометрическим показателям ольха черная преобладает над елью, которая входит только во второй ярус древостоя и сравнивается по средним высотам с елью первой ПП. Очевидно, что ель занимает в биогеоценозе ПП 2 также подчиненное положение.

Анализ возрастной структуры биогеоценозов позволяет оценить несколько характеристик сообществ, включая строение возрастных рядов, динамическое сукцессионное положение биогеоценоза, динамику его развития в ретроспективе и перспективе на довольно длительные периоды.

Динамические характеристики приведены по основным, участвующим в формировании запаса древостоев породам, если бы они описывали каждую породную секцию как отдельный древостой – ольшаник или ельник, березняк, сосняк и т.д.

Сумма показателей количества деревьев из объемов всех породных секций по возрастным поколениям для всего биогеоценоза определяет его общее сукцессионное положение.

Из данных табл. 3 видно, что распределение объемов деревьев в возрастных поколениях ПП 1 ольховой секции имеет эксцесс значений, склоняющийся к первым трем поколениям старшего возраста, составляющим в сумме 84.0% всего объема ольховой секции.

Максимум объема деревьев третьего возрастного поколения образовался всего 40 лет назад, когда биогеоценоз находился в фазе климакса. Современная динамика возрастного ряда биогеоценоза определяет его как климаксово-дигрессивный с уверенной тенденцией в область дигрессии. Такая же тенденция характерна и для распределения числа деревьев в возрастных поколениях. Показательны значения связи величины объемов деревьев в возрастных поколениях (табл. 4). Корреляционное отношение, рассчитанное по линейному приближению, характеризует связь как “умеренную” – $R^2 = 0.302$. В то же время корреляционное отношение, рассчитанное по экспоненциальному приближению, характеризует связь как “значительную”, приближающуюся к “высокой” – $R^2 = 0.687$. Из этого следует, что объемы деревьев в возрастных поколениях ольховой секции в большей степени описывают ее разновозрастную структуру, тяготеющую, однако, в область дигрессии.

Распределение объемов деревьев в возрастных поколениях секции ели европейской на ПП 1 характеризуют ее в большей степени как дигрессивную при среднем возрасте деревьев 72 года, относящихся к пятому поколению возрастного ряда. Распределение числа деревьев в поколениях, напротив, характеризует секцию как демутационную, поскольку основное количество деревьев сосредоточено в поколениях ниже среднего возраста деревьев, входящих в еловую секцию. Связь величины объемов древостоев в поколениях с увеличением возраста в возрастном ряду по линейному приближению оценивается как слабая, по экспоненциальному – как умеренная, т. е. деревья ели разного возраста могут входить в состав разных возрастных поколений. Наибольшие величины связи двух обсуждаемых параметров отмечаются у березы по обоим приближениям соответственно $R^2 = 0.816$ и $R^2 = 0.814$ – связь “высокая, тесная”, указывающие на равномерное распределение объемов деревьев по возрастным поколениям возрастного ряда. Показатели объемов совместных значений деревьев ольхи черной, ели европейской и березы ПП 1 имеют ожидаемо незначительные величины:

Таблица 2. Лесоводственная характеристика евтрофных болот Западнодвинского района Тверской области

Породный состав древостоев		Запас $м^3га^{-1}$	Тип леса	Средняя высота, м			Средний диаметр, см			Средний возраст, лет			Полнота	Бонитет		Подрост	Подлесок	Тип возрастной структуры
по числу деревьев	по запасу			ольха	ель	береза	ольха	ель	береза	ольха	ель	береза		ольха	ель			
6Ол4Е +Б	7Ол3Е +Б	373.3	Черно-ольшаник крупно-травно-таволговый	19.3	14.3	20.3	24.9	16.9	31.3	95	72	100	0.7	I	II	Ол, Е, Б	Черешня,ива, смородина, крушина	Ар
6Ол4Е	8Ол2Е	445.7	Черно-ольшаник крупно-травно-папоротниковый	22.1	14.4	–	31.0	17.0	–	97	93	–	0.7	I	II	Ол, Е, Ос, Б	Черешня,рябина, смородина, крушина	Ар

Примечание. Тип возрастной структуры: Ар – абсолютно разновозрастный.

Таблица 3. Возрастная и динамическая структура древостоев евтрофных черноольховых болот

Порода	Измеряемые величины, экз/м^{3}га$^{-1}$	Количество и объемы деревьев в возрастных поколениях								Всего	Фаза динамики
		До 40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–180	> 180		
ПП1											
Ольха	Количество деревьев	33	40	27	87	140	53	13	–	393	Кл–Дг
	Объемы деревьев	1.1	1.7	3.4	32.7	116.4	65.7	22.5	–	243.5	Кл–Дг
Ель	Количество деревьев	26	80	67	33	53	7	–	–	266	Дм
	Объемы деревьев	0.8	6.3	8.5	16.1	44.3	6.7	–	–	82.7	Кл–Дг
Береза	Количество деревьев	–	7	–	7	13	–	–	20	47	Дг
	Объемы деревьев	–	0.47	–	0.26	11.1	–	–	35.3	47.13	Дг
Общее	Количество деревьев	59	127	94	127	206	60	13	20	706	Кл
	Объемы деревьев	1.9	8.3	11.9	49.1	171.8	72.4	22.5	35.3	373.3	Кл–Дг
ПП2											
Ольха	Количество деревьев	33	40	0	20	67	87	20	–	267	Кл
	Объемы деревьев	0.2	0.5	0	24.1	21.9	43.2	10.1	–	380.3	Кл–Дг
Ель	Количество деревьев	7	53	33	80	33	33	20	–	259	Кл
	Объемы деревьев	3.0	7.4	7.0	23.5	8.3	27.4	23.4	–	65.4	Дг
Общее	Количество деревьев	6.7	15.8	5.6	28.2	16.7	20.3	6.7	–	526	Кл
	Объемы деревьев	0.6	1.5	1.0	24.0	19.9	40.9	12.1	–	445.7	Кл–Дг

Примечание. Фаза динамики: Кл – климакс; Дг – дигрессия; Дм – демутация. Сдвоенные обозначения (Кл–Дг и т.д.) объясняют переходные позиции сообщества от одной фазы к другой.

Таблица 4. Связь показателей объемов деревьев с возрастными поколениями – общая и по секциям древесных пород в изучаемых низинных евтрофных болотах

Порода	ПП 1		ПП 2	
	уравнения связи	R^2	уравнения связи	R^2
Ольха	$y1 = 10.9x - 8.814$	0.302	$y1 = 4.892 - 5.285$	0.418
	$y2 = 0.699e^{0.710x}$	0.687	$y2 = 4.892 - 5.285$	0.418
Ель	$y1 = 4.417x - 2.26$	0.265	$y1 = 3.660x - 0.357$	0.621
	$y2 = 1.203e^{0.504x}$	0.498	$y2 = 3.061e^{0.319x}$	0.696
Береза	$y1 = 11.53 - 17.05$	0.816	–	–
	$y\ 2 = 0.040e^{1.671x}$	0.814	–	–
Общая	$y1 = 7.25 + 4.02$	0.101	$y1 = 4.721x - 4.6$	0.456
	$y2 = 4.196e^{0.382x}$	0.444	$y2 = 0403e^{0.664x}$	0.689

Примечания. R^2 – корреляционное отношение; $y1$ – линейное приближение; $y2$ – экспоненциальное приближение. Пропуск в графе секции ольхи ПП 2 трактуется как совпадение линейных и экспоненциальных приближений.

при линейном приближении $R^2 = 0.101$ – связь “слабая”, при экспоненциальном приближении $R^2 = 0.444$ – связь “умеренная”, что вполне объясняется разными величинами числа и объемов деревьев в возрастных поколениях, которые определяют биогеоценоз как сообщество, находящееся в динамике от фазы климакса к фазе дигрессии. В то же время показатели связи параметров по обоим приближениям трактуются от “слабой” до “умеренной”, что еще раз подтверждает озвученный ранее тезис (Стороженко, 2007) о том, что только равномерное распределение объемов деревьев в возрастных поколениях соответствует оценке биогеоценоза как климаксового сообщества

Биогеоценоз ПП 2 в сравнении с предыдущим евтрофным сообществом имеет несколько другие характеристики водного питания, связанные с проточным ручьевым увлажнением, определяющим более высокие морфометрические, возрастные и объемные показатели ольховой секции древостоя и более подчиненное положение ели, входящей только во второй ярус древостоя. Береза в составе сообщества встречена единично и в формуле древостоя не представлена (табл. 2 и 3). Связь объемов деревьев в поколениях возрастного ряда с увеличением возраста деревьев в поколениях для секции ольхи черной определяется как “значительная” только для линейного приближения.

Для древостоя еловой секции обсуждаемая связь трактуется как значительная при обоих приближениях. Для всего биогеоценоза связь между параметрами оценивается для прямолинейного приближения как “умеренная”, для экспоненциального – как “значительная”. Это значит, что, как и в варианте евтрофного болота ПП 1, в биогеоценозе ПП 2 объемы деревьев в возрастных поколениях в большей степени описывают ее разновозрастную структуру, тяготеющую, однако, в область дигрессии.

В целом, сравнительная оценка двух евтрофных болот показывает, что, во-первых, в обоих случаях в структуре древостоя ель европейская занимает подчиненное по отношению к ольхе черной положение. Во-вторых, проточное водообеспечение территории леса по сравнению с более застойными условиями водообеспечения в значительной степени влияет на продуктивность основных пород – ольха черная на I-II бонитета производительнее, чем ель европейская.

Важным, если не решающим, фактором, определяющим формационное положение биогеоценоза в перспективе, является породная структура естественного возобновления на площади биогеоценозов (табл. 5).

Количественный состав естественного возобновления на площади изучаемых евтрофных болот заметно различается между собой. В проточных ручьевых условиях роста ПП 2 количественный состав подроста ольхи черной почти в 3 раза обильнее, чем в более застойных условиях ПП 1. По секции ели, напротив, количество подроста этой породы на ПП 1 почти в 2.8 раза больше, чем на ПП 2. Можно также отметить, что в целом количественный и видовой состав подлесочных пород на обеих пробных площадях почти не отличается.

Понятно, что древостой ПП 1 застойного увлажнения находится в динамике смены ольхи на ель и в недалеком будущем целиком определится как еловая формация. В условиях проточного увлажнения ПП 2 древостой еловой секции с долговременной вероятностью находится в состоянии стабилизации.

Показатели состояния деревьев и древостоя в целом определяют степень ослабленности биогеоценоза и возможные тренды изменения его структур в будущем.

Из данных табл. 6 можно видеть, что в целом состояние деревьев на площади обоих евтрофных болот можно признать вполне приемлемым с незначительным трендом к категории ослабленных со средним баллом ослабления 1.66. При этом анализ связи возраста деревьев со степенью их ослабления на ПП 1 выражается корреляционным отношением по секции ольхи черной – $R^2 = -0.982$, связь отрицательная, очень тесная: чем выше возраст деревьев, тем хуже их состояние. По секции ели европейской корреляционное отношение – $R^2 = -0.006$, связь отсутствует: с увеличением возраста деревьев состояние деревьев ели практически не изменяется.

Такие зависимости подтверждают упомянутую выше тенденцию о неустойчивом положении ольхи черной в условиях застойного увлажнения на ПП 1 и, напротив, уверенного стабилизированного положения ели в древостое ПП 2.

Ольха черная в условиях роста на евтрофных болотах поражается дереворазрушающими грибами (ДРГ), вызывающими гнили стволов и корней. На ПП 1 пораженность гнилевыми фаутами деревьев ольхи черной достигает 60%, деревья секции ольхи древостоя ПП 2 поражены гнилями на 74%. В обоих случаях пораженность ольхи трактуется как очень высокая, безусловно, влияющая на ослабление механических свойств деревьев, и только периферическая проводящая зона стволов, не затронутая гнилью, удерживает их от вывала в структуру валежа. Так как водное питание деревьев осуществляется по проводящей системе деревьев (ксилеме), расположенной на периферии радиального среза ствола, то центральная гниль в малой степени оказывает влияние на поступление воды в кроны. Причем 84.2% гнилей относится к типу коррозионных, остальные – к типу деструктивных.

Таблица 5. Количественный состав естественного возобновления на низинных евтрофных болотах по породам в градациях высоты

Порода	Распределение подроста по градациям высоты (м), шт./га								Всего, шт./га
	до 0.5	0.6–1.0	1.1–1.5	1.6–2.0	2.1–2.5	2.6–3.0	3.1–3.5	3.6 и более	
Древесные породы – ПП 1									
Ольха	–	7	47	13	27	53	20	93	260
Ель	193	100	67	100	47	47	27	13	594
Береза	–	–	20	–	7	–	–	–	27
Всего подроста древесных пород	193	107	134	113	81	100	47	106	881
Подлесочные породы – ПП 1									
Черемуха	–	47	127	207	100	87	13	–	581
Рябина	–	20	–	7	–	–	13	53	93
Можжевельник	–	–	–	13	–	–	–	–	13
Всего подлесочных пород	–	67	127	227	100	87	26	53	687
Древесные породы – ПП 2									
Ольха	Ед.	Ед.	53	413	40	66	7	180	759
Ель	86	40	20	40	7	7	7	7	214
Береза	–	–	–	–	7	7	–	–	14
Всего подроста древесных пород	86	40	73	453	54	80	14	187	987
Подлесочные породы – ПП 2									
Ива	–	7	–	7	13	–	–	–	27
Липа	–	7	7	40	13	–	–	–	67
Лещина	–	–	13	13	–	–	–	–	26
Рябина	20	26	7	26	–	7	–	13	99
Крушина	26	53	40	247	40	7	–	–	413
Всего подлесочных пород	46	93	67	333	66	14	–	13	632

Таблица 6. Показатели состояния деревьев и древостоев евтрофных черноольховых болот

Порода	Распределение числа деревьев по категориям состояния, шт.-%						Всего, шт.-%	Средний балл состояния
	1	2	3	4	5	6		
ПП 1								
Ольха	213–55.8	133–32.8	40–9.8	7–1.6	–	–	393–100	1.6
Ель	86–33.3	113–43.6	33–12.8	7–2.6	–	20–7.7	259–100	1.7
Береза	20–42.5	27–57.5	–	–	–	–	47–100	1.6
ПП 2								
Ольха	190–56.6	109–32.1	31–9.4	0	0	10–1.9	340–100	1.6
Ель	120–46.3	93–35.9	33–12.8	7–2.5	0	7–2.5	260–100	1.8

В обоих биогеоценозах связь присутствия гнили с состоянием крон деревьев выражается $r = 0.12$ при ошибке $м_r = 0.1$ и коэффициенте достоверности $t = 1.2$ и трактуется как очень слабая, недостоверная (Дворецкий, 1971).

У деревьев ольхи черной на ПП 1 и ПП 2 в 5–10% случаев на стволах обнаружены плодовые тела трутовых дереворазрушающих грибов из отдела *Basidiomycota*. Основными возбудителями, вызывающими гнили ольхи черной в изучаемых евтрофных болотах, являются трутовик ольховый (*Phellinus alni* (Bond.) Parm.), трутовик настоящий (*Fomes fomentarius* (L.) Fr.), трутовик ложный (*Phellinus igniarius* (L.:Fr) Quel.), а также виды из рода *Armillaria*, в основном опенок осенний (*Armillaria borealis* Marxm. et Korhonen). Все они вызывают гнили коррозионного или трухляво-волокнистого типа. Ель в составе древостоя имеет единичное поражение дереворазрушающими грибами.

При неблагоприятных эдафических условиях произрастания или при ослаблении деревьев в результате поражения ДРГ деревья ольхи черной способны формировать вторичные кроны, дополняющие первичные по объему листовой поверхности (табл. 7).

В условиях проточного увлажнения черноольшаника ПП 2 формирование вторичных крон в основном по стволовой части деревьев отмечено у 46% деревьев и достигает в среднем 41.3% от общего объема крон. Особенность формирования вторичных крон наблюдается почти у всех лиственных пород. У черной ольхи это явление отмечено впервые (Стороженко, Глухова, 2022).

Древесный отпад с современных биогеоценотических позиций рассматривается как важнейший элемент лесного биогеоценоза, составляющий часть общего баланса биомассы сообщества (Стороженко, 2011, 2007; Головченко и др., 2023). В исследуемых низинных евтрофных болотах, развивающихся в условиях естественной сукцессии, древесный отпад в виде валежа имеет значительные объемы и различные показатели участия пород в общем объеме валежа (рис. 1).

Временные периоды стадий разложения валежа: 1 – до 3 лет; 2 – 4–20; 3 – 21–30; 4 – 31–40; 5 – 41–50 лет. В черноольшанике ПП 1 отпад всех древесных пород присутствует в объеме 125.1 м^3 на 1 га площади биогеоценоза, что составляет 33.5% от запаса древостоя, в биогеоценозе ПП 2 валеж присутствует в объеме 73.7 м^3 на 1 га или 16.5% от запаса древостоя. Распределение валежа суммарных значений всех пород по стадиям разложения представлено на рис. 2.

Таблица 7. Показатели объемов вторичных крон ольхи черной в евтрофном болоте ПП 1

Показатели	Объемы вторичных крон деревьев ольхи черной по градациям замещения первичных крон, % от всей кроны										Всего, шт.-%
	до 10	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80	81–90	91–100	
Экземпляры	80	80	60	7	13	–	13	40	13	87	393
%	12.9	22.2	16.6	1.8	3.8	–	3.8	11.1	3.7	24.1	100

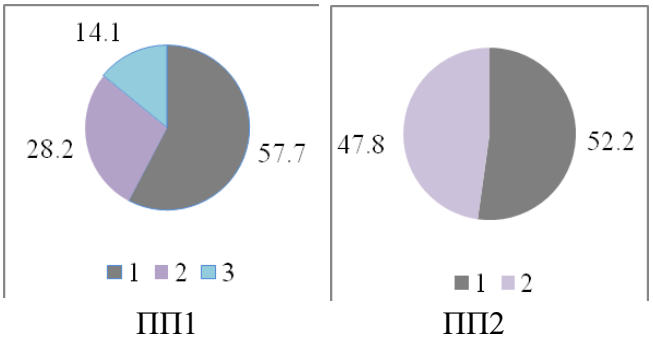


Рис. 1. Участие древесных пород в общем объеме валежа в биогеоценозах застойного (ПП 1) и проточного (ПП 2) увлажнения территорий, %. Цвета диаграммы: серый – ольха черная (1); фиолетовый – ель (2); голубой – береза пушистая (3).

Похожие величины распределения объемов валежа по стадиям разложения в обеих ПП анализируемых евтрофных болот указывают на близкие тенденции в динамике древесного отпада, несмотря на различия в вариантах увлажнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все изученные евтрофные болота имеют смешанный породный состав из трех основных древесных пород – ольхи черной, ели европейской и березы пушистой в разных соотношениях деревьев породных секций древостоев в зависимости от числового и объемного показателей в возрастных поколениях возрастной структуры биогеоценозов.

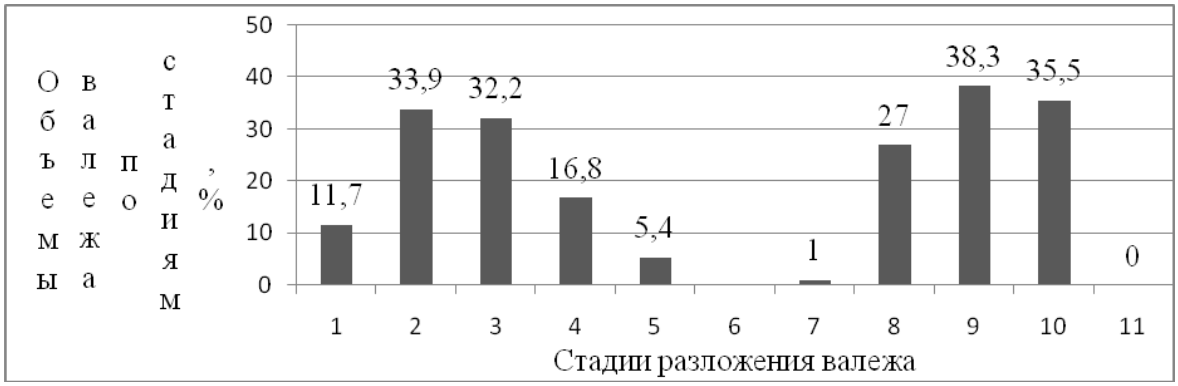


Рис. 2. Распределение валежа суммарных значений всех пород по стадиям разложения в биогеоценозе ПП 1 и ПП 2. Стадии разложения валежа: 1 – 5 ПП 1, 7 – 11 ПП 2.

Особенностью породного состава древостоев изученных евтрофных болот можно считать присутствие в первом ярусе ели и ольхи черной независимо от доминирующей в ярусе породы и подавляющего доминирования в составе естественного возобновления елового подроста. Эта особенность определяет возможность смены ольховой формации на еловую как страховочного варианта сохранения лесной среды при изменении эдафических условий в динамике роста лесных сообществ.

В исследуемых сообществах присутствует примесь деревьев березы разного возраста, единичны случаи высоких возрастов (более 100–150 лет). Особенностью этой породы в эдафических условиях евтрофных болот региона, особенно в условиях более застойного увлажнения, является способность деревьев березы доживать до возраста 200 лет.

Подтверждена способность ольхи черной формировать вторичные кроны на стволах и ветвях деревьев как ответную реакцию на ухудшение эдафических условий, приводящих к снижению объема первичных крон.

Анализ числовых и объемных показателей структур евтрофных болот региона уверенно показывает возможность смены ольховых формаций на еловые. Определяются высокие показатели связи присутствия ели в возрастных поколениях возрастных рядов для биогеоценоза ПП 2 с проточным увлажнением как со сформировавшейся структурной особенностью подчиненного положения ели в древостое, что подтверждает тенденция возможных смен ольховых формаций на еловые.

В целом, сравнительная оценка двух евтрофных болот показывает, что, во-первых, в обоих случаях в структуре древостоя ель европейская занимает подчиненное по отношению к ольхе черной положение. Во-вторых, проточное водообеспечение территории леса (ПП 2) по сравнению с более застойными условиями увлажнения (ПП 1) в значительной степени влияет на продуктивность основных пород – в проточных условиях роста продуктивность ольхи черной на I-II бонитета выше, чем ели европейской. Напротив, в более застойных условиях увлажнения ель европейская заменяет ольху черную как в древесном ярусе, так и в подросте.

Исследуемые черноольшаники произрастают на мощных торфяных почвах, сложенных низинными древесными торфами с высокой степенью разложения. Существующие различия между почвами изучаемых евтрофных болот объясняются, прежде всего, геоморфологией места положения и гидрологическим режимом. Почвы черноольшаника застойного увлажнения имеют большую кислотность, зольность, несколько меньшую плотность и меньшее содержание углерода в отличие от черноольшаника, занимающего проточное положение в рельефе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 487 с.

Благодарова Т.А. Формовое разнообразие ольхи черной в естественных лесах Воронежской области: матлы Междунар. конф. “Генетика, селекция, семеноводство и разведение древесных пород в лесостепи”. Воронеж, 2005. С. 11–13.

Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике. М.: Лесная пром-ть, 1971. 103с.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 172 с.

Правила санитарной безопасности в лесах // Официальный интернет-портал правовой информации. 2020. № 613. 23 с.

Семенский Е.Т. Технический анализ торфа. М.: Недра, 1966. 231 с.

Сортиментные и товарные таблицы для лесов центральных и южных районов Европейской части РСФСР. Утверждено Приказом Гослесхоза СССР от 23.12.1986 г. № 258. 191 с.

Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. № 6. 1990. С. 66–69.

Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.

Стороженко В.Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Тов. научн. изданий КМК, 2011. 122 с.

Стороженко В.Г., Глухова Т.В. Структура и состояние древостоя на низинном черноольховом болоте Тверской области // Лесоведение. 2022. № 5. С. 494–503. https://doi.org/10/31857|S0024114822050060

Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.

Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. (По исследованиям в БССР) Минск: Наука и техника, 1968. 376 с.

Niemelä T. Käävät – Puiden Sienet. Helsinki University Press, 2005. 319 p.

Sicinski J.T., Filipiak E. Nova forma olszy czarnej *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn f corticiformus z reservatu "Zasek Kurovski" koto wielunia (Srodkova Polska) // Rocz dendrol., 1992. № 40. P. 31–35.

Forest Stands' and Peat Deposits Structure in Eutrophic Bogs of the Zapadnodvinsky District in Tver Region

V. G. Storozhenko*, T. V. Glukhova

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

**E-mail: root@ilan.ras.ru*

A comparative assessment of the silvicultural characteristics of tree stands, peat deposits and the dynamics of the virgin lowland eutrophic black alder bogs development has not been previously carried out, which determined the choice of the purpose of this study. In the forests of the Zapadnodvinsk district of the Tver region. Lowland rain-groundwater black alder bogs were selected for analysis, one of which has variable circulating water supply, while the other was stagnant. Studied within the framework of the study were the age, dynamic, and renewal characteristics, the condition of trees and forest stands, indicators of tree mortality, and the infestation of forest stands with wood-decaying fungi. A comparative assessment of the peats characteristics was carried out regarding the pH of the salt extract, the ash content, the bulk mass (density) and the carbon content in soil horizons. Eutrophic black alder swamps have a large presence of Norway spruce in different proportions and an insignificant presence of downy birch. When edaphic conditions change, this feature determines the possibility of changing the alder formation to the spruce one. Using the exponential approximation, high values of the relationship between the presence of spruce in age generations of age series were shown for the biogeocenosis with circulating water – $R_2 = 0.696$. Under eutrophic growth conditions, downy birch can reach an age of 150 years. The soils of black alder forests are considered lowland peats, are high in ash content and composed of thick woody peats up to 2–4 m with a high degree of decomposition throughout the deposit (40–55%). The carbon content in peats with a fairly high ash content is different: 34–46 and 46–51% respectively in black alder forests with stagnant and flowing water. A comparative assessment of two black alder eutrophic bogs shows that Norway spruce occupies a subordinate position in relation to black alder. Under conditions of flow-through moisture, the productivity of black alder is 1-2 quality classes higher than that of European spruce. In more stagnant moisture conditions, Norway spruce actively replaces black alder both in the tree layer and in the undergrowth. In terms of the structure of age series, successional dynamics and tree mortality, indigenous eutrophic black alder bogs of different ages maintain the balance of biomass as climax stable forest communities.

Keywords: eutrophic bogs, black alder and Norway spruce formations, change in species composition, thick woody peats, circulating and stagnant water supply.

REFERENCES

Arinushkina E.V., *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv* (Handbook on chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 487 p.

Blagodarova T.A., Formovoe raznoobrazie ol'khi chernoi v estestvennykh lesakh Voronezhskoi oblasti (The form diversity of black alder in the natural forests of the Voronezh region), *Genetika, selektsiya, semenovodstvo i razvedenie drevesnykh porod v lesostepi* (Genetics, breeding, seed production and breeding of tree species in the forest-steppe), Voronezh, Proc. of International Conf., February 12, 2005, Voronezh: Istoki, pp. 11–13.

Dvoretskii M.L., *Posobie po variatsionnoi statistike (dlya lesokhozyaistvennikov)* (Manual on analysis of variance for foresters), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1971, 104 p.

Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.

Niemelä T., Käävät –Puiden Sienet, Helsinki: University Press, 2005. 319 p.

Pravila canitarnoi bezopasnosti v lesakh, (Rules of sanitary safety in forests), Ofitsial'nyi internet-portal pravovoi informatsii, 2020, 23 p.

Semenskii E.P., *Tekhnicheskii analiz torfa* (Technical analysis of peat), Moscow: Nedra, 1966, 231 p.

Sicinski J.T., Filipiak E., Nova forma olszy czarnej *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn f corticiformus z reservatu "Zasek Kurovski" koto wielunia (Srodkova Polska), *Rocz dendrol.*, 1992, No. 40, pp. 31–35.

Sortimentnye i tovarnye tablitsy dlya lesov tsentral'nykh i yuzhnykh raionov Evropeiskoi chasti RSFSR (Single-tree and stand assortment tables for forests of Central and southern regions of the European part of the RSFSR), Order of the Gosleskhoz of the USSR, 23 December 1986, No. 258, 191 p.

Storozhenko V.G., Datirovka razlozheniya valezha eli (Dating of spruce brushwood decay), *Ekologiya*, 1990, No. 6, pp. 66–69.

Storozhenko V.G., *Drevesnyi otpad v korennykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2011, 122 p.

Storozhenko V.G., Glukhova T.V., Struktura i sostoyanie drevostoya na nizinnom chernool'khovom bolote Tverskoi oblasti (Structure and condition of the lowland black alder swamp stand in the Tver region), *Lesovedenie*, 2022, No. 5, pp. 494–503. DOI: 10/31857|S0024114822050060.

Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.

Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksatora* (Handbook for taxators), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, 854 p.

Yurkevich I.D., Gel'tman V.S., Lovchii N.F., *Tipy i assotsiatsii chernool'khovykh lesov (Po issledovaniyam v BSSR)* (Types and associations of black alder forests (According to research in the BSSR)), Minsk: Nauka i tekhnika, 1968, 376 p.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 106–123

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 630*2:582.475:504.5(470.21)*

СОДЕРЖАНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И СЕРЫ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ В ЗОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ КОМБИНАТА “ПЕЧЕНГАНИКЕЛЬ” В СВЯЗИ С ПРЕКРАЩЕНИЕМ АТМОСФЕРНЫХ ВЫБРОСОВ[1]

© 2025 г. Т. А. Сухарева*, В. В. Ершов, Е. А. Иванова

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН, мкр. Академгородок, д. 14а, Апатиты, Мурманская область, 184209 Россия

**E-mail: t.sukhareva@ksc.ru*

Поступила в редакцию 15.03.2024 г.
После доработки 04.10.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Актуальность исследования определяется необходимостью оценки состояния лесных экосистем в условиях меняющейся техногенной нагрузки и практической значимостью совершенствования системы мониторинга для устойчивого управления лесами. Исследована динамика поступления поллютантов с атмосферными выпадениями, их аккумуляция в почве и древесном ярусе (на примере эдификаторного вида – сосны обыкновенной) в условиях воздействия комбината “Печенганикель” (пгт Никель, Мурманская область). Исследования проводили с 1991 по 2022 г. на пробных площадях постоянного наблюдения, расположенных в сосновых лесах на различном удалении от источника загрязнения (7, 14, 44 км). В период с 1991 по 2020 г. годовые объемы выбросов SO_2, Ni и Cu комбинатом постепенно снижались, а в декабре 2020 г. поступление в атмосферу выбросов поллютантов практически прекратилось в связи с закрытием плавильного цеха комбината “Печенганикель”. В первую очередь резкое сокращение выбросов поллютантов в атмосферу привело к изменению состава снеговых и дождевых вод, концентрации поллютантов (Ni, Cu, Co, Pb и Cd) в них приблизились к региональным фоновым значениям. Однако концентрации тяжелых металлов и серы в почве все еще значительно выше, чем в репрезентативных лесных экосистемах Мурманской области, что обусловлено длительным периодом, необходимым для восстановления и самоочищения почв.

Ключевые слова: атмосферные выпадения, почвы, сосна обыкновенная, атмосферное загрязнение, тяжелые металлы, северотаежные леса, Арктика.

DOI: 10.31857/S0024114825010094 **EDN:** DRPYEC

Мурманская область – один из наиболее индустриально развитых районов российской Арктики, принадлежащих к регионам России, лесные экосистемы которых наиболее чувствительны к загрязнению окружающей среды. Специфика функционирования экосистем определяется, с одной стороны, природно-климатическими условиями региона, с другой – уровнем антропогенной нагрузки. Основными источниками выбросов в атмосферу подкисляющих веществ и соединений тяжелых металлов в регионе являются предприятия АО “Кольская горно-металлургическая компания” (комбинаты “Североникель” и “Печенганикель”), деятельность которых вызвала деградацию лесных экосистем на значительных по площади территориях. Следствием длительного техногенного загрязнения со стороны промышленных предприятий стало накопление тяжелых металлов в различных компонентах наземных и водных экосистем (Лукина, Никонов, 1996; Kashulina et al., 2014; Лянгузова и др., 2015; Копцик и др., 2016; Даувальтер, Кашулин, 2018). Работы по изучению состояния экосистем при воздействии атмосферных выбросов промышленных предприятий ведутся многими отечественными и зарубежными учеными, в том числе в условиях снижения техногенной нагрузки (Chernen'kova

[1]Работа выполнена в рамках государственного задания ИППЭС КНЦ РАН.

et al., 2014; Vorobeichik et al., 2014; Hale, Robertson, 2016; Kowalska et al., 2016; Шергина и др., 2018; Zakrzewska, Klimek, 2018; Михайлова, 2020; Воробейчик, 2022). Но недостаточно сведений, позволяющих оценить реакцию лесных экосистем и их компонентов на снижение техногенной нагрузки в связи с закрытием промышленного объекта.

На протяжении более 80 лет (с 1940 г.) на северо-западе области функционирует медно-никелевый комбинат "Печенганикель" (пгт Никель, г. Заполярный) – источник диоксида серы и полиметаллической пыли, содержащей тяжелые цветные металлы (Ni, Cu, Co, Cd, Pb и др.). Исследования лесных экосистем в зоне воздействия комбината свидетельствуют о значительном накоплении поллютантов в почвах, растениях, изменении биогеохимических циклов элементов, жизненного состояния древостоев (Current..., 2008; Кольская..., 2012; Евдокимова и др., 2014; Исаева, Сухарева, 2021). В декабре 2020 г. произошло уникальное по своей значимости событие – закрытие плавильного цеха (пгт Никель), вследствие чего резко снизились выбросы загрязняющих веществ в атмосферу. В этой связи изучение современного состояния северотаежных лесов в зоне продолжительного техногенного воздействия в начальный период после сокращения атмосферных выбросов является особенно важным для оценки состояния лесных экосистем, прогнозирования динамики биогеохимических циклов и устойчивого функционирования лесов, сравнение уровня выпадений загрязняющих веществ с атмосферными осадками с уровнем, рассматриваемым как критический для лесных экосистем.

Цель исследования – анализ динамики (1991–2022 гг.) содержания тяжелых металлов и серы в атмосферных выпадениях и почвенно-растительном покрове сосновых лесов в зоне воздействия атмосферных выбросов комбината "Печенганикель" (Мурманская область).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на северо-западе Мурманской области, в подзоне северной тайги, в период с 1991 по 2022 г. на пробных площадях постоянного наблюдения (ППН), расположенных по градиенту загрязнения от комбината "Печенганикель" в 7, 14, 44 км. Пробные площади заложены в рамках проекта The Lapland Forest Damage Project (1990–1995 гг.), в котором участвовали сотрудники Института проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН и Лесного исследовательского института Финляндии. В процессе этих исследований была создана мониторинговая сеть площадок от пгт Никель к Финляндии по трем трансектам (Лукина, Никонов, 1993, 1996). В данной работе представлены результаты с пробных площадей, находящихся на территории РФ и расположенных в юго-западном направлении от комбината.

Основным типом растительности в районе исследования являются сосняки лишайниково-кустарничковые в автоморфных позициях ландшафта на иллювиально-железистых подзолах (Rustic Podzols, WRB 2022) с типичным для них профилем: O–E–BHF (BF, BH)–C. В древесном ярусе преобладает сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), возраст которой варьирует от 80 до 260 лет. В напочвенном покрове доминируют кустарнички – черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), водяника гермафродитная (*Empetrum hermaphroditum* Hager.) и лишайник кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar&Vezda). Фоновая территория расположена на значительном удалении от источника загрязнения (275 км) на юго-западе Мурманской области в сосняке лишайниково-кустарничковом и представлена 2 стационарными пробными площадями, которые отражают региональный фон и соответствуют всем международным критериям контрольных площадок (UNECE ICP Forests Programme..., 2020).

Закрытие плавильного цеха комбината "Печенганикель" в декабре 2020 г. способствовало существенному сокращению выбросов загрязняющих веществ в атмосферу предприятиями АО "Кольская ГМК" (Сухарева и др., 2020; Годовой отчет..., 2021 г.). По информации АО "Кольская ГМК", предоставленной ИППЭС КНЦ РАН, в исследуемый период годовые объемы выбросов SO_2 комбинатом "Печенганикель" снижались от 257.5 тыс. т в 1991 г. до 0.1 тыс. т в 2022 г. (рис. 1). Годовые объемы выбросов Ni и Cu в 1991 г. составляли 279 и 171 тонну, в 2022 г. – 2.1 и 0.5 тонны соответственно.

Отбор атмосферных выпадений в виде снега выполняли в 2004, 2005, 2021 и 2022 гг., дождя – в 2004, 2005 и 2021 гг. Отбор снега проводили из ненарушенной стенки траншеи с помощью пластикового коллектора в период максимального снегонакопления (конец марта – начало апреля) под пологом леса и на открытой территории в трехкратной повторности. На каждой пробной площади для сбора дождевых вод использовали 15 осадкоприемников (12 – под пологом леса, 3 – на открытой территории), отбор проводили ежемесячно в период с июня по октябрь с измерением объема осадков в каждом приемнике и отбором на анализ одной смешанной пробы. Выпадения основных поллютантов с атмосферными осадками рассчитывали с учетом среднегодовой концентрации и среднегодового объема пробы.

Отбор почвенных образцов проводили в 2004, 2011, 2019, 2021 гг. на ППН в 3–5-кратной

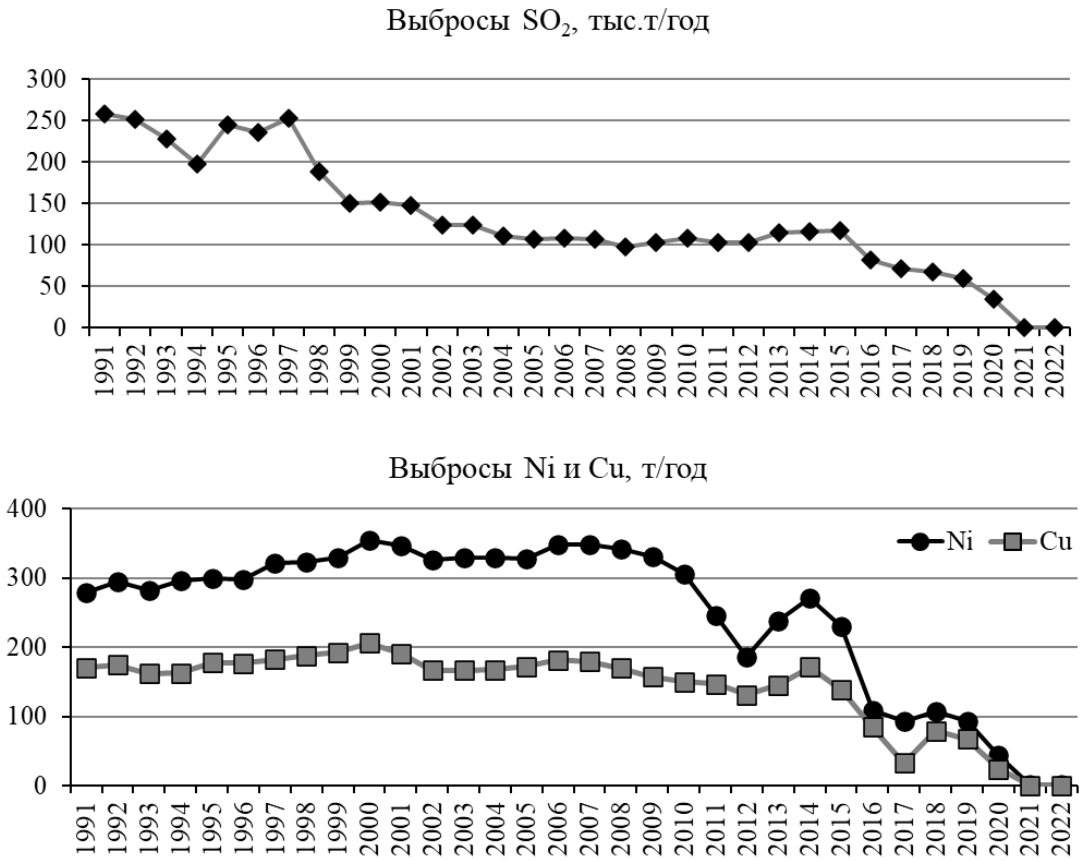


Рис. 1. Выбросы в атмосферу SO_2, Ni, Cu комбинатом “Печенганикель” (по данным АО “Кольская ГМК” за период 1991–2022 гг).

повторности в конце периода вегетации (август). Образцы отбирали по почвенным горизонтам: подстилка/органогенный горизонт (OL, OF, OH), элювиальный горизонт (E), иллювиальный горизонт (B) и почвообразующая порода (C). Почвенные образцы просеивали через сито с отверстиями размером 1 мм.

Отбор хвои сосны обыкновенной проводили в 1991, 2004, 2011, 2019 гг. из верхней трети кроны в 5–15-кратной повторности в конце вегетационного периода (август). В лаборатории ее разделяли на хвою текущего года, однолетнюю и многолетнюю. На всех исследованных ППН предельный возраст многолетней хвои сосны составлял 4–6 лет.

Актуальную кислотность (pH) в почвенных образцах в водной суспензии определяли при соотношении почва : раствор 1 : 25 – для органогенных и 1 : 1.25 – для минеральных горизонтов. Для определения концентрации подвижных форм соединений элементов почвенные образцы обрабатывали 1M CH_3COONH_4 (pH = 4.65) (Methods..., 1989). Использовали те же соотношения почвы и вытеснителя, что и при определении pH. Концентрации химических элементов в хвое определяли после разложения концентрированной HNO_3 (мокрое озоление).

Актуальную кислотность (pH водной вытяжки) проб снега, дождевой воды и почв измеряли потенциометрически. Концентрации металлов (Cu, Ni, Pb, Cd, Cr, Co) во всех пробах определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии; S в почвах и растениях – турбидиметрическим методом, SO_4^{2-} в снеговой и дождевой воде – методом ионообменной хроматографии. Аналитические исследования проведены в Центре коллективного пользования физико-химических методов анализа Института проблем промышленной экологии Севера Федерального исследовательского центра “Кольский научный центр”.

Всего за период исследования (1991–2022 гг.) проанализировано 754 образцов, их них 249 – атмосферные выпадения, 235 – почвы, 270 – хвоя сосны.

Полученные данные обрабатывали статистическими методами с помощью программного обеспечения MS Excel (описательная статистика) и Statistica 13.3 (*U*-критерий Манна–Уитни).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Атмосферные выпадения в виде снега. В период интенсивной работы комбината (2004–2005 гг.) на ППН в 7 и 14 км от комбината наблюдалось достоверное ($p < 0.05$) повышение в снеговых водах концентраций Ni (до 19.5 раз), Cu (до 12 раз) и Co (до 7 раз) по сравнению с ППН в 44 км как под пологом леса, так и на открытой территории (табл. 1). Кислотность на ППН в 44 км выше, чем на ППН, расположенных в 7 и 14 км. При этом в 44 км от источника загрязнения в снеге под пологом леса концентрации Ni, Cu, Co, Pb и Cr (от 2 до 15 раз) и SO_4^{2-} (до 5 раз) достоверно ($p < 0.05$) возрастали по сравнению с фоновой территорией. На ППН, расположенных в 14 и 7 км от комбината, концентрации тяжелых металлов под пологом леса увеличиваются для Co, Cd, Pb, Cr – от 2 до 12 раз, а для Cu и Ni – в 66 и 185 раз, для сульфатов – до 4 раз по сравнению с фоном, что свидетельствует о существенной техногенной нагрузке на лесные экосистемы, оказываемой комбинатом за данный период. На всех исследуемых ППН наблюдалось повышение кислотности по сравнению с фоновыми значениями.

В период резкого снижения выбросов (2021–2022 гг.) на всех изученных ППН на открытой территории обнаруживается достоверное увеличение концентрации SO_4^{2-} (до 3 раз) относительно значений регионального фона (табл. 1). На ППН в 7 км от комбината под пологом леса наблюдается ($p < 0.05$) повышение в снеговых водах концентраций Co и Cd (до 6 и 2 раз соответственно) по сравнению с ППН в 44 км от источника загрязнения. Концентрации сульфатов на ППН в 14 км от источника загрязнения под пологом леса в 1.5 раза достоверно ($p < 0.05$) выше, чем на открытой территории.

Сравнивая период закрытия комбината с периодом его активной работы (2021–2022 гг.), следует отметить достоверное ($p < 0.05$) снижение концентраций тяжелых металлов в снеге как под пологом леса, так и на открытой территории. В 2021–2022 гг. на ППН, в 44 км от источника загрязнения, концентрации Ni, Cu, Co, Cd, Pb и Cr уменьшились от 2 до 47 раз, в 14 и 7 км – от 3 до 80 раз по сравнению с 2004–2005 гг. На всех исследованных ППН выявлено снижение кислотности снеговых вод. Это свидетельствует об уменьшении техногенной нагрузки на лесные экосистемы после закрытия плавильного цеха комбината.

Атмосферные выпадения в виде дождя. В условиях атмосферного загрязнения (2004–2005 гг.) в дождевых водах, по сравнению с фоновой территорией, достоверно ($p < 0.05$) увеличиваются концентрации Ni (до 4 раз) в 44 км от комбината, Ni, Cu, Co, Cd, Pb (от 2 до 50 раз) и SO_4^{2-} (от 1.5 до 2 раз) в 7 и 14 км от источника загрязнения (табл. 2). Значимые различия ($p < 0.05$) отмечены для Cu, Ni и SO_4^{2-} под пологом леса в 44 км от комбината; здесь концентрации в 2 раза выше, чем на открытой территории. Выявленная закономерность свидетельствует о смыве и выщелачивании элементов из крон древесных растений (Лукина, Никонов, 1996; De Vries et al., 2014; Ershov et al., 2020). При приближении к источнику атмосферного загрязнения (ППН в 7 и 14 км) наблюдается достоверное ($p < 0.05$) увеличение концентраций Ni, Cu, Co, Cd, Pb под пологом леса и на открытой территории по сравнению с ППН в 44 км. На открытой территории также выявлено увеличение концентрации SO_4^{2-} (7 км от комбината) по сравнению с ППН, расположенной в 44 от комбината.

В 2021 г. по градиенту атмосферного загрязнения выявлено достоверное снижение показателя pH по сравнению с фоновой территорией. Следует отметить, что на ППН, расположенной в 7 км от комбината, концентрации Ni и Cu в дождевых водах под пологом леса все еще выше (3 и 4 раза соответственно), чем на фоновой территории. На ППН в 7, 14 и 44 км от комбината в атмосферных выпадениях под пологом леса концентрации SO_4^{2-} и Ni достоверно ($p < 0.05$) выше, чем на открытой территории. Кроме того, в дождевых водах в 7 км наблюдается достоверное увеличение концентраций Ni (до 3 раз) под пологом леса по сравнению с ППН в 44 км.

Сравнение периода закрытия комбината с периодом его активной работы показало снижение ($p < 0.05$) концентраций тяжелых металлов в дожде: в 44 км от комбината концентрации Co под пологом леса уменьшились в 23 раза, концентрации Ni и Pb на открытой территории – в 28 раз. Как под пологом леса, так и на открытой территории на ППН в 14 км концентрации Ni, Cu, Co, Pb и Cd снизились от 7 до 62 раз, в 7 км – от 6 до 68 раз. Как и в снеговых водах, существенное снижение концентраций тяжелых металлов в дожде свидетельствует о снижении техногенной нагрузки на лесные экосистемы после закрытия плавильного цеха комбината.

Информация о химическом составе атмосферных выпадений имеет большое индикаторное значение для оценки возможных негативных воздействий на леса. Более четверти века развивается концепция критических нагрузок на леса, которые определяются как “количественная оценка воздействия уровня одного или нескольких поллютантов, ниже которого значительных негативных последствий для наиболее чувствительных компонентов экосистем не наблюдается, в соответствии с современным уровнем знаний” (Копцик, 2004; Critical loads..., 2004; Koptsik et al., 2007). Критические нагрузки (critical loads) рассчитываются с использованием химических индикаторов, определяющих вредное воздействие и пороговые значения. Для

Таблица 1. Концентрации Ni, Cu, $S0_4^{2-}$ (мг/л), Co, Pb, Cd, Cr (мкг/л) и pH в снеговых водах на ППН, расположенных на различном удалении от комбината “Печенганикель”

Периоды, гг.	Позиция	pH	Ni	Cu	SO_4^{2-}	Co	Cd	Pb	Cr
2004–2005	Фоновая территория 275 км								
	Под пологом	**4.83** 0.05	**0.0002** 0.0001	**0.001** 0.0001	**0.43** 0.07	**0.07** 0.02	**0.08** 0.02	**0.12** 0.03	**0.10** 0.01
	Открытая	Нет данных							
	44 км								
	Под пологом	**4.41** 0.09	**0.003** 0.001	**0.007** 0.002	**2.22** 1.13	**0.16** 0.06	**0.04** 0.01	**0.90** 0.20	**0.37** 0.08
	Открытая	**4.47** 0.08	**0.002** 0.001	**0.006** 0.002	**1.30** 0.50	**0.13** 0.03	**0.04** 0.01	**0.94** 0.24	**0.37** 0.09
	14 км								
	Под пологом	**4.56** 0.08	**0.037** 0.020	**0.066** 0.031	**1.78** 0.33	**0.87** 0.35	**0.18** 0.07	**1.48** 0.34	**0.30** 0.09
	Открытая	**4.62** 0.07	**0.034** 0.018	**0.072** 0.036	**1.51** 0.17	**0.89** 0.45	**0.18** 0.09	**1.66** 0.37	**0.38** 0.11
	7 км								
	Под пологом	**4.59** 0.10	**0.036** 0.014	**0.048** 0.017	**1.68** 0.40	**0.76** 0.26	**0.09** 0.02	**1.57** 0.53	**0.40** 0.06
	Открытая	**4.59** 0.10	**0.039** 0.015	**0.054** 0.022	**1.75** 0.43	**0.71** 0.30	**0.10** 0.03	**1.49** 0.47	**0.35** 0.07
2021–2022	Фоновая территория 275 км								
	Под пологом	**5.24** 0,08	**0.003** 0.001	**0.0004** 0.0002	**1.64** 0.89	**0.01** 0.003	**0.01** 0.001	**0.04** 0.01	**0.08** 0.02
	Открытая	**5.46** 0.11	**0.002** 0.001	**0.0004** 0.0001	**0.52** 0.08	**0.01** 0.000	**0.01** 0.001	**0.01** 0.003	**0.03** 0.002
	44 км								
	Под пологом	**5.72** 0.21	**0.001** 0.000	**0.001** 0.0002	**1.36** 0.23	**0.01** 0.003	**0.01** 0.001	**0.03** 0.01	**0.15** 0.03
	Открытая	**5.61** 0.25	**0.004** 0.002	**0.0004** 0.0002	**1.06** 0.23	**0.02** 0,005	**0.01** 0.001	**0.02** 0.01	**0.16** 0.11
	14 км								
	Под пологом	**5.41** 0.11	**0.003** 0.001	**0.001** 0.0003	**1.49** 0.13	**0.03** 0.01	**0.01** 0.001	**0.04** 0.01	**0.06** 0.01
	Открытая	**5.56** 0.21	**0.002** 0.001	**0.002** 0.001	**1.01** 0.11	**0.03** 0.01	**0.01** 0.003	**0.02** 0.01	**0.05** 0.01
	7 км								
	Под пологом	**5.43** 0.13	**0.003** 0.001	**0.001** 0.0004	**1.50** 0.10	**0.06** 0.04	**0.02** 0.003	**0.02** 0.01	**0.11** 0.04
	Открытая	**5.52** 0.20	**0.013** 0.008	**0.001** 0.0004	**1.51** 0.15	**0.01** 0.002	**0.01** 0.002	**0.02** 0.01	**0.08** 0.02

Примечание. Здесь и в табл. 2–4 в числителе – среднее значение, в знаменателе – стандартная ошибка.

Таблица 2. Концентрации Ni, Cu, $S0_4^{2-}$ (мг/л), Co, Pb, Cd, Cr (мкг/л) и pH в дождевых водах на ППН, расположенных на различном удалении от комбината “Печенганикель”

Периоды, гг.	Позиция	pH	Ni	Cu	SO_4^{2-}	Co	Cd	Pb	Cr
2004–2005	Фоновая территория 275 км								
	Под пологом	**4.75** 0.21	**0.001** 0.0002	**0.005** 0.001	**1.39** 0.26	**0.13** 0.04	**0.06** 0.02	**0.33** 0.09	**0.49** 0.13
	Открытая	Нет данных							
	44 км								
	Под пологом	**4.72** 0.32	**0.004** 0.001	**0.004** 0.001	**2.53** 0.53	**0.24** 0.02	**0.03** 0.01	**0.30** 0.04	**0.19** 0.04
	Открытая	**4.61** 0.11	**0.002** 0.0001	**0.002** 0.0002	**0.97** 0.10	**0.18** 0.07	**0.01** 0.00	**0.29** 0.06	**0.13** 0.03
	14 км								
	Под пологом	**4.75** 0.13	**0.021** 0.005	**0.020** 0.006	**2.22** 0.45	**0.55** 0.14	**0.14** 0.04	**0.83** 0.14	**0.28** 0.04
	Открытая	**4.66** 0.10	**0.011** 0.004	**0.015** 0.005	**1.25** 0.30	**0.28** 0.10	**0.07** 0.02	**0.69** 0.17	**0.28** 0.06
	7 км								
	Под пологом	**4.62** 0.22	**0.052** 0.008	**0.052** 0.013	**2.71** 0.35	**1.39** 0.19	**0.16** 0.03	**0.68** 0.16	**0.34** 0.05
	Открытая	**4.70** 0.31	**0.031** 0.006	**0.032** 0.008	**1.82** 0.33	**0.79** 0.09	**0.07** 0.02	**0.46** 0.11	**0.29** 0.07
2021–2022	Фоновая территория 275 км								
	Под пологом	**5.64** 0.16	**0.002** 0.001	**0.002** 0.001	**1.46** 0.27	**0.25** 0.06	**0.03** 0.01	**0.22** 0.08	**0.19** 0.04
	Открытая	**6.32** 0.08	**0.001** 0.001	**0.002** 0.001	**1.17** 0.39	**0.14** 0.06	**0.01** 0.002	**0.10** 0.05	**0.14** 0.06
	44 км								
	Под пологом	**4.74** 0.17	**0.002** 0.001	**0.004** 0.002	**2.00** 0.38	**0.01** 0.00	**0.02** 0.01	**0.22** 0.08	**0.17** 0.04
	Открытая	**5.09** 0.05	**0.0002** 0.0001	**0.004** 0.002	**0.94** 0.13	**0.02** 0.01	**0.01** 0.0001	**0.01** 0.00	**0.32** 0.15
	14 км								
	Под пологом	**4.77** 0.09	**0.002** 0.001	**0.003** 0.001	**1.27** 0.09	**0.03** 0.01	**0.01** 0.00	**0.01** 0.00	**0.28** 0.10
	Открытая	**5.20** 0.05	**0.000** 0.000	**0.001** 0.001	**0.83** 0.14	**0.01** 0.004	**0.01** 0.001	**0.02** 0.01	**0.49** 0.16
	7 км								
	Под пологом	**4.80** 0.18	**0.006** 0.002	**0.008** 0.002	**1.73** 0.22	**0.08** 0.05	**0.01** 0.00	**0.11** 0.07	**0.70** 0.28
	Открытая	**5.13** 0.06	**0.0004** 0.0002	**0.004** 0.002	**0.91** 0.06	**0.03** 0.01	**0.01** 0.002	**0.20** 0.19	**0.20** 0.06

атмосферных выпадений могут рассчитывать критическую нагрузку для определенного элемента, например, для сульфатной серы (Korhola et al., 1999) или тяжелых металлов (Reinds et al., 2006). Из приведенных выше результатов исследований установлено, что концентрации тяжелых металлов и серы в атмосферных выпадениях на ППН в 7 и 14 км от источника загрязнения значительно превышают фоновые значения, особенно в период активной работы плавильного цеха комбината (2004–2005 гг.). Поэтому целесообразно сравнить уровни выпадений поллютантов на объектах представленных исследований с установленным в международной практике уровнем критических нагрузок.

На всех исследуемых ППН уровень критических нагрузок общих выпадений (с дождем и снегом) $S\text{-}SO_4^{2-}$, Pb, Cd и Cr не был превышен (Korhola et al., 1999; Reinds et al., 2006, 2008) как в период активной деятельности комбината, так и после закрытия плавильного цеха. Уровень критической нагрузки для экосистем Центральной Лапландии по Ni и Cu составляет 120 и 5 г/га в год соответственно (Reinds et al., 2006). Выпадения Ni под пологом леса и на открытой территории превышали уровень критических нагрузок только в период активной работы комбината в 7 км от источника загрязнения (в 1.5 раза) (рис. 2). Выпадения Cu под пологом леса и на открытой территории в период интенсивной деятельности комбината превышали уровень критических нагрузок для фоновой территории – до 2 раз, в 44 км – до 4 раз, в 14 и 7 км – до 40 раз. После закрытия плавильного цеха выпадения Cu на фоновой территории не превышают уровня критических нагрузок, на ППН в 44 км превышение составляет до 2 раз, в 14 и 7 км – до 4 раз как под пологом леса, так и на открытой территории.

Почвы. Почвенный покров как наиболее консервативный компонент экосистемы определяет ее состояние и устойчивость, играет важную роль в формировании, поддержании и сохранении биологического разнообразия (Федорец и др., 2015; World Reference Base..., 2022). Функционирование северотаежных лесов во многом определяется условиями минерального питания растений, которые существенно изменяются в зоне воздействия крупных промышленных предприятий. Органогенный горизонт рассматривается как эффективный

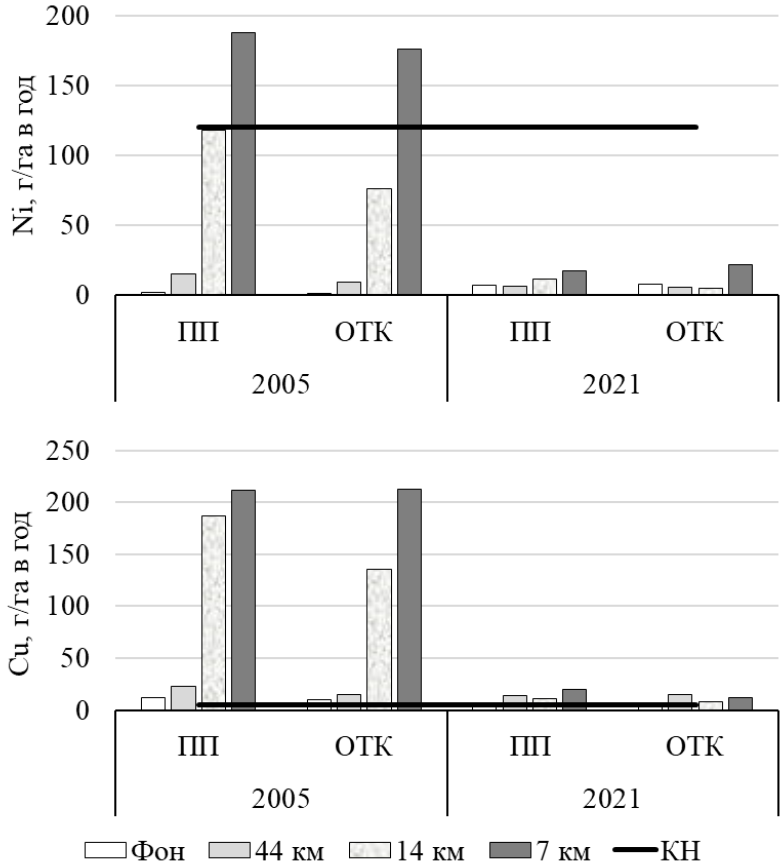


Рис. 2. Атмосферные выпадения никеля и меди в период активной деятельности комбината (2005 г.) и в период после его закрытия (2021 г.). ПП – под пологом леса; ОТК – открытая территория; КН – уровень критической нагрузки (Reinds et al., 2006).

биогеохимический барьер для тяжелых металлов, поступающих в экосистемы в результате атмосферного загрязнения (Лукина, Никонов, 1996; Лянгузова и др., 2015; Копцик и др., 2016).

В ненарушенных лесах мощность органогенного горизонта варьирует от 7 до 12 см. Фоновые значения актуальной кислотности (pH) органогенных горизонтов характеризуются низкими значениями и изменяются в диапазоне от 3.7 до 4.0. Вниз по почвенному профилю, в минеральных горизонтах, величина pH возрастала, достигая максимальных значений (5.1–5.2) в почвообразующей породе (горизонт C). Максимальное содержание Ni, Cu, Cd, Pb наблюдалось в органогенном горизонте почв, концентрации Pb достоверно ($p < 0.05$) возрастали от подгоризонта OL к подгоризонту OH (табл. 3). В распределении Co по почвенному профилю отмечается 2 максимума – в органогенном (подгоризонт OH) и в иллювиальном (B) горизонтах.

В зоне воздействия комбината “Печенганикель”, на расстоянии в 44 км от источника загрязнения, мощность органогенного горизонта варьировала от 8 до 13 см и соответствовала природному варьированию. На расстоянии 7 и 14 км от комбината диапазон изменения мощности органогенного горизонта находился в пределах 5–9 см, что ниже фоновых значений.

В подгоризонтах OL, OF (44 км) и OL, OF, OH (7 км) отмечается возрастание величины pH по сравнению с региональным фоном, что подтверждает представление о нейтрализации кислотности в условиях загрязнения кислотообразующими веществами в результате протонирования растворимых и нерастворимых органических соединений и за счет быстрых катионообменных реакций (Соколова и др., 1996; Кислотные осадки..., 1999). Различия в кислотности минеральных горизонтов фоновых и нарушенных лесных биогеоценозов не выражены.

На всех ППН в районе воздействия комбината в 2021 г. выявлено многократное возрастание концентраций Ni, Cu, Co как в органогенных, так и минеральных горизонтах по сравнению с фоновыми значениями. В подстилке содержание большинства тяжелых металлов выше, чем в минеральных горизонтах. Максимальное накопление металлов отмечается на расстоянии 7 км от комбината: превышение фоновых значений по содержанию Ni в органогенном горизонте почв достигали 543–746 раз, в минеральных горизонтах – в 225 (горизонт E) и 14 (горизонт B) раз. Концентрации Cu превышали фоновый уровень в органогенном горизонте в 403–1075 раз, в минеральных горизонтах E и B – до 73 и 7 раз соответственно. В органогенном горизонте отмечена более высокая аккумуляция никеля по сравнению с медью, что связано с его значительным преобладанием в составе выбросов на протяжении нескольких десятилетий, вплоть до 2015 г. Концентрация Co возрастала в органогенном горизонте – в 81–445 раз, горизонтах E и B – в 33 и 4 раза соответственно относительно фоновых значений. Достоверное увеличение содержания серы ($p < 0.05$) в подстилке выявлено только вблизи локального источника загрязнения (7 км от комбината). Результатами предыдущих исследований также было показано, что аэротехногенные выбросы являются основным источником повышенных концентраций в почве Ni, Cu, Co и других ТМ на расстоянии до 30–40 км от комбината. При этом наибольшие концентрации ТМ отмечены вблизи локального источника загрязнения на расстоянии до 10 км (Current..., 2008; Кольская..., 2012; Даувальтер, Кашулин, 2018).

На ППН в 44 км от комбината выявлено достоверное ($p < 0.05$) увеличение концентрации Pb в иллювиальном горизонте и почвообразующей породе в 2.6 раза по сравнению с фоновыми значениями, в 7 и 14 км в органогенных горизонтах – в 1.7–7.5 раза, в иллювиальном горизонте (горизонт B) – в 2.1–2.6 раза. Концентрации Cd в 7 и 14 км в органогенном и иллювиальном горизонтах в 1.6–2.6 раза превышают фоновые значения. В элювиальном горизонте (горизонт E) концентрации Pb сопоставимы с региональным фоном.

Исследование многолетней динамики содержания Cu, Ni (за период 2004–2021 гг.), Co, Cd, Pb (за период 2011–2021 гг.) показало, что на ППН, расположенной в 44 км от источника загрязнения, содержание ТМ в органогенном горизонте почв снижается ($p < 0.05$) (рис. 3). За это время наблюдалось достоверное ($p < 0.05$) снижение в почве концентраций Cu, Co, Pb на расстоянии 7 и 14 км. В почве сохраняются высокие концентрации Ni и Cd. В 2021 г. произошло увеличение содержания Ni (7 и 14 км) и Cd (14 км) по сравнению с предыдущим периодом исследования (2004 г.). За исследуемый период на всех ППН снизились концентрации S в почве, что обусловлено резким снижением поступления SO_2 в атмосферу.

Результаты наших исследований демонстрируют, что, несмотря на снижение содержания тяжелых металлов в почвах, их концентрации остаются существенно выше фоновых значений. Известно, что возможности полного самоочищения от тяжелых металлов весьма ограничены и при условии прекращения поступления в экосистемы от антропогенных источников период восстановления почвы оценивается в сотни лет (Яхнин и др., 1997; De Vries, Banker, 1996). Это связано с высокой степенью закрепления тяжелых металлов в органогенном горизонте и низкой скоростью вымывания в минеральные горизонты (Динамика..., 2009).

Многолетние исследования на стационарных пробных площадях в районе воздействия

Таблица 3. Кислотность и подвижные формы химических элементов (мг/кг) в почве сосновых лесов на ППН, расположенных на разном удалении от комбината “Печенганикель”

Горизонт	**Мощность, см**	**pH**	**Ni**	**Cu**	**S**	**Co**	**Cd**	**Pb**
Фоновая территория 275 км*								
OL	**1.3** 0.3	**3.95** 0.02	**0.55** 0.04	**0.40** 0.10	**94** 4	**0.04** 0.003	**0.14** 0.02	**0.71** 0.21
OF	**4.0** 1.3	**3.88** 0.07	**0.74** 0.10	**0.38** 0.07	**101** 8	**0.11** 0.014	**0.22** 0.03	**4.32** 0.41
OH	**3.8** 0.5	**3.84** 0.04	**0.84** 0.10	**0.20** 0.03	**84** 9	**0.20** 0.04	**0.26** 0.03	**7.57** 0.82
E	**6.3** 1.4	**4.20** 0.06	**0.08** 0.03	**0.09** 0.02	**10** 1	**0.03** 0.004	**0.007** 0.001	**0.65** 0.04
B	**13.3** 2.0	**4.94** 0.03	**0.36** 0.03	**0.21** 0.04	**77** 6	**0.19** 0.06	**0.005** 0.001	**0.19** 0.03
C	–	**5.23** 0.05	**0.23** 0.02	**0.13** 0.03	**8** 3	**0.08** 0.05	**0.009** 0.007	**0.14** 0.008
44 км**								
OL	**2.3** 0.5	**4.41** 0.08	**11.8** 1.64	**2.06** 0.33	**126** 9	**0.63** 0.08	**0.08** 0.01	**0.58** 0.03
OF	**4.2** 0.7	**4.16** 0.07	**19.1** 2.35	**2.56** 0.54	**140** 15	**1.14** 0,12	**0.15** 0.02	**2.49** 0.68
OH	**4.7** 0.8	**3.80** 0.07	**18.7** 3.48	**4.24** 1.23	**119** 26	**1.20** 0.19	**0.16** 0.02	**4.82** 1.27
E	**6.0** 1.4	**4.12** 0.10	**1.47** 0.36	**0.45** 0.13	**10** 1	**0.16** 0.03	**0.01** 0.004	**0.68** 0.04
B	**15.7** 0.6	**4.92** 0.05	**1.40** 0.22	**2.97** 0.53	**49** 10	**0.24** 0.06	**0.005** 0.001	**0.49** 0.09
C		**5.31** 0.08	**0.69** 0.12	**5.19** 2.37	**21** 2	**0.21** 0.03	**0.003** 0.0002	**0.37** 0.05
14 км**								
OL	**1.4** 0.5	**4.07** 0.05	**135** 13	**41** 9	**131** 6	**4.60** 0.37	**0.25** 0.03	**2.83** 0.25
OF	**2.6** 0.3	**3.97** 0.04	**253** 15	**110** 15	**137** 6	**7.61** 0.43	**0.42** 0.03	**12.8** 1.33
OH	**2.5** 0,2	**3.89** 0.04	**205** 7	**78** 13	**133** 12	**6.97** 0.34	**0.47** 0.03	**13.9** 1.18
E	**6.2** 0.9	**4.17** 0.07	**4.03** 0.99	**1.97** 0.49	**5** 1	**0.16** 0,02	**0.008** 0.002	**0.68** 0.07
B	**13.0** 0.5	**4.95** 0.09	**3.91** 1.15	**0.53** 0.19	**77** 7	**0.67** 0.11	**0.008** 0.002	**0.49** 0.05

Таблица 3. Окончание

Горизонт	**Мощность, см**	**pH**	**Ni**	**Cu**	**S**	**Co**	**Cd**	**Pb**
C	–	**5.38** 0.07	**1.06** 0.19	**0.34** 0.13	**28** 3	**0.74** 0.16	**0.004** 0.001	**0.30** 0.01
7 км**								
OL	**2.0** 0.4	**4.34** 0.05	**410** 33	**161** 24	**173** 11	**17.8** 1.48	**0.37** 0.04	**5.29** 0.62
OF	**3.5** 0.5	**4.34** 0,05	**539** 27	**250** 31	**168** 6	**20.31** 0.57	**0.46** 0.03	**10.1** 0.66
OH	**3.0** 0,3	**4.29** 0.05	**456** 30	**215** 28	**150** 6	**16.23** 1.295	**0.54** 0.07	**12.9** 1.34
E	**3.7** 0.2	**4.44** 0.07	**18** 3.4	**6.98** 1.32	**15** 3	**0.995** 0.17	**0.02** 0.005	**0.53** 0.05
B	**14.2** 1.2	**4.90** 0.04	**5.06** 0.87	**1.56** 0.23	**45** 10	**0,80** 0.20	**0.008** 0.002	**0.39** 0,05
C	–	**5.23** 0.07	**3.14** 0.60	**1.11** 0.38	**23** 11	**0.76** 0.18	**0.006** 0.002	**0,44** 0.09

Примечание. * – данные 2019 г.; ** – данные 2021 г.

Среднеуральского медеплавильного завода также свидетельствуют об отсутствии ярко выраженного выноса металлов из почвы в разрезе небольшого временного отрезка в 20 лет (Воробейчик, Кайгородова, 2017). В нашем случае сравнение динамики приоритетных загрязнителей в составе выбросов среди ТМ (никель и медь) показало, что за исследуемый период в почве у локального источника загрязнения концентрации меди снизились, а никеля – даже возросли. Это может быть обусловлено тем, что никель длительный период активной работы комбината “Печенганикель” являлся преобладающим компонентом атмосферных выбросов и в большей степени накапливался в лесных экосистемах (почва, фитомасса).

Сосна обыкновенная. Сведения о содержании тяжелых металлов в фотосинтезирующих органах имеют высокое индикационное значение для оценки негативных воздействий на экосистемы и используются для мониторинга состояния лесов в индустриальных развитых регионах (Копцик и др., 2016; Шергина и др., 2018). В условиях атмосферного загрязнения поллютанты поступают в растение вследствие корневого и фолиарного поглощения, при этом почва является важнейшим источником тяжелых металлов.

По данным 1991–2019 гг., фоновое содержание Ni в хвое сосны варьирует от 0.3 до 3.3, Cu – от 1.8 до 4.4, Co – от 0.02 до 0.12, Cd – от 0.02 до 0.07, Pb – от 0.01 до 0.14 мг/кг. Максимальные концентрации Ni и Cu отмечены в хвое текущего года, Co и Pb – в многолетней хвое. Концентрации S в хвое сосны фонового района изменяются от 408 до 1040 мг/кг.

Согласно данным 2019 г., превышение фоновых концентраций Ni, Cu, Co, Pb ($p < 0.05$) в хвое сосны наблюдалось на всех ППН в зоне воздействия комбината “Печенганикель” (табл. 4, рис. 4). Выявлено нарушение природных закономерностей распределения Ni и Cu по возрастным классам хвои. Вблизи источника загрязнения (7 км от комбината) максимальное накопление Ni и Cu отмечено в однолетней и многолетней хвое ($p < 0.05$). Содержание Ni здесь превышают фоновые показатели в хвое текущего года – в 12–16 раз, в однолетней и многолетней хвое – в 58–76 раза, содержание Cu – в 2–4 раза и 13–19 раз соответственно. На ППН, расположенной в 44 км от комбината, достоверных изменений концентрации никеля и меди в хвое в зависимости от возраста не обнаружено. Но здесь также отмечено увеличение концентрации: Ni – в 6–14 раз, Cu – в 2–4 раза по сравнению с фоновыми значениями. При аэротехногенном воздействии в ассимилирующих органах сосны сохраняются возрастные особенности распределения Co и Pb, концентрации которых выше в многолетней хвое

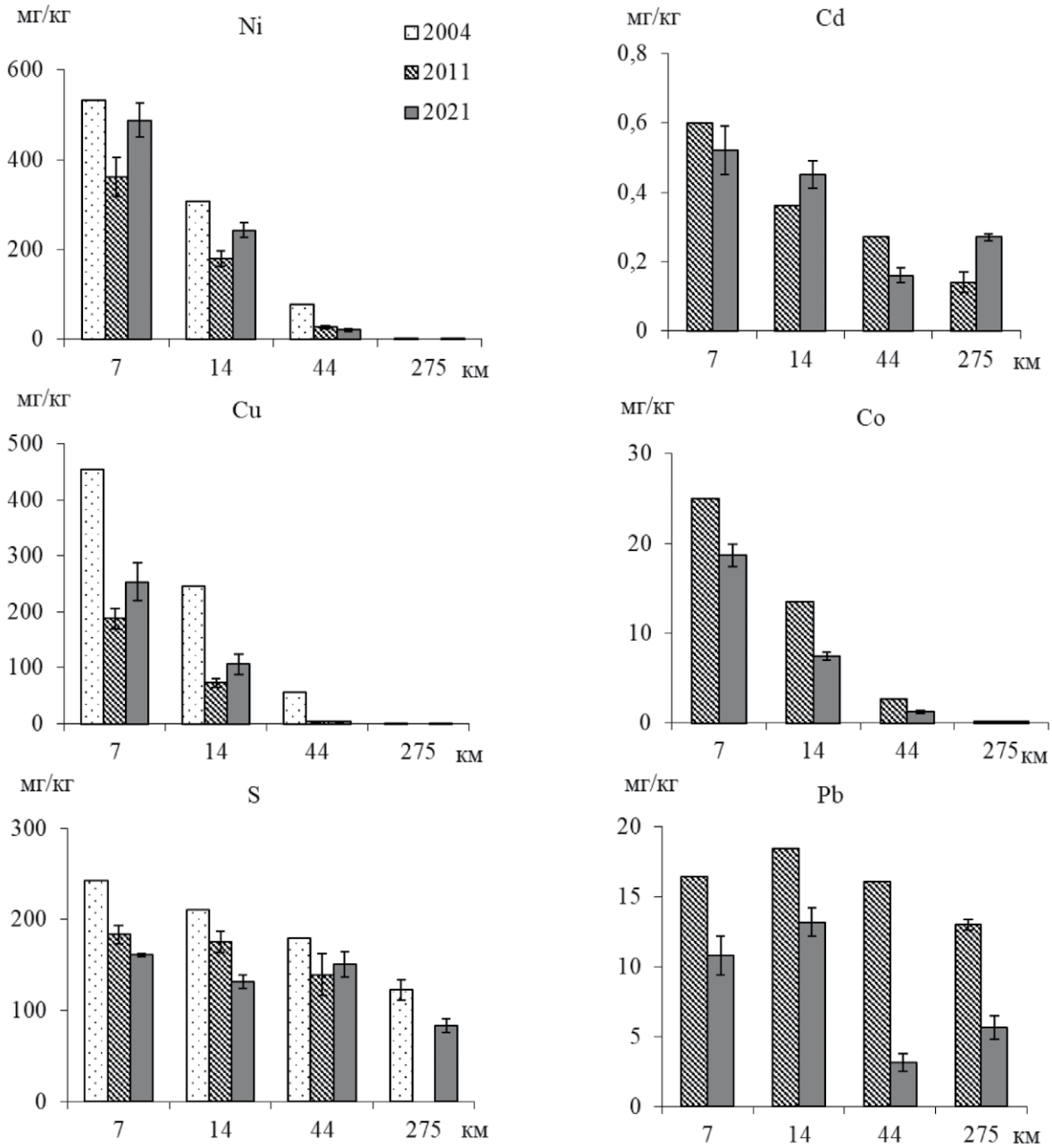


Рис. 3. Динамика содержания подвижных форм элементов в органогенном горизонте почв (подгоризонт OFH) на разном удалении от комбината “Печенганикель”. Здесь и на рис. 4 планки погрешности – стандартная ошибка.

($p < 0.05$). В условиях загрязнения содержания Co в хвое сосны возрастают по сравнению с фоновыми значениями в 8–40 раз, Pb – 2–20 раз. Концентрации Cd в хвое сосны (44 и 14 км от комбината) либо не превышают значений регионального фона, либо сопоставимы (7 км) с фоном. Содержание серы в хвое сосны на ППН в зоне воздействия комбината варьируют в более широком диапазоне, чем в фоновых условиях, от 678 до 1839 мг/кг. На ППН, расположенных в 7 и 14 км от источника, обнаружено достоверное увеличение концентраций S ($p < 0.05$) в хвое всех возрастных классов. Сходные закономерности изменения содержания серы выявлены в хвое ели при сокращении атмосферных выбросов SO_2 в зоне воздействия комбината “Североникель” (Копцик и др., 2016), что может отражать потребности фотосинтезирующих органов растений в этом элементе питания.

За исследуемый период на ППН в 44 км от комбината в хвое сосны выявлено снижение концентрации Ni с 26–29 (1991 г.) до 13–15 мг/кг (2019 г.), Pb – с 1.5–1.6 (2004 г.) до 0.3–0.6 мг/кг (2019 г.),

Таблица 4. Содержание тяжелых металлов и серы в хвое сосны на ППН, расположенных на разном удалении от комбината “Печенганикель” по данным 2019 г., мг/кг

ППН	Ni	Cu	Co	Cd	Pb	S
	Хвоя текущего года					
275 км (фон)	**2.5** 0.2	**3.7** 0.3	**0.04** 0.01	**0.03** 0.006	**0.02** 0.004	**756** 25
44 км	**15** 1	**7** 1	**0.35** 0.04	**0.006** 0.001	**0.05** 0.006	**1066** 215
14 км	**41** 3	**14** 2	**1.29** 0.14	**0.01** 0.003	**0.14** 0.02	**1293** 74
7 км	**25** 2	**9** 1	**0.41** 0.05	**0.04** 0.009	**0.10** 0.02	**1180** 113
	Многолетняя хвоя (4–6 лет)					
275 км (фон)	**1.1** 0.2	**2.4** 0.1	**0.07** 0.01	**0.04** 0.01	**0.11** 0.01	**668** 47
44 км	**15** 1	**9** 1	**0.55** 0.03	**0.009** 0.002	**0.28** 0.02	**654** 67
14 км	**72** 4	**31** 2	**2.63** 0.27	**0.013** 0.003	**0.79** 0.08	**959** 30
7 км	**82** 6	**43** 4	**2.53** 0.24	**0.05** 0.01	**1.13** 0.27	**788** 38

Cd – с 0.02-0.05 (2004 г.) до 0.006–0.011 (2019 г.) мг/кг (рис. 4).

В 2019 г. концентрации Cu в хвое сосны снизились относительно предыдущего периода исследования (2011 г.), но либо остались на уровне значений 1991 и 2004 гг., либо даже превысили их. Концентрации Co в хвое возросли на более удаленных от комбината ППН (14 и 44 км), а вблизи источника загрязнения (7 км) снизились до значений, зафиксированных в 2004 г. (рис. 4).

На ППН, расположенных вблизи локального источника, на расстоянии 7 и 14 км от комбината, отмечено достоверное снижение содержания Cd и Pb в хвое ($p < 0.05$), увеличение – Ni ($p < 0.05$) (рис. 4). Результаты других исследователей (Копцик и др., 2016) также свидетельствуют о недостаточно быстром снижении в ассимилирующих органах концентраций никеля, их изменения не всегда согласуются с положительной динамикой сокращения выбросов. Это может быть связано со способностью никеля, по сравнению с другими тяжелыми металлами, более интенсивно перемещаться из корней в надземные органы (Kozlov, Barcan, 2000; Динамика..., 2009) и высоким уровнем накопления этого элемента в почвах вблизи комбината “Печенганикель”. Кроме того, содержание поллютантов хвои сосны изучено только в период активной деятельности комбината (до 2019 г.).

В целом результаты данной работы подтверждают закономерности увеличения содержания тяжелых металлов в почвенно-растительном покрове при приближении к источнику загрязнения и сохранению повышенных концентраций ТМ в условиях снижения техногенной нагрузки, которые были отмечены вокруг других крупных промышленных центров медно-никелевого производства – комбинатов “Североникель” (г. Мончегорск Мурманской области) и Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда Свердловской области) (Динамика.., 2009; Копцик и др., 2016; Воробейчик, Кайгородова, 2017; Сухарева и др., 2020). В работе Е.Л. Воробейчика, С.Ю. Кайгородовой (2017) показано отсутствие выраженного выноса металлов с загрязненной территории в период сокращения атмосферных выбросов, что рассматривается авторами как один из механизмов длительной “консервации” биоты импактного региона в угнетенном состоянии и свидетельствует о низкой эластичности экосистем по отношению к промышленному загрязнению тяжелыми металлами. Подобная картина наблюдается и на пробных площадях в зоне комбината “Печенганикель”, где значительное превышение ТМ относительно региональных фоновых значений сохраняется.

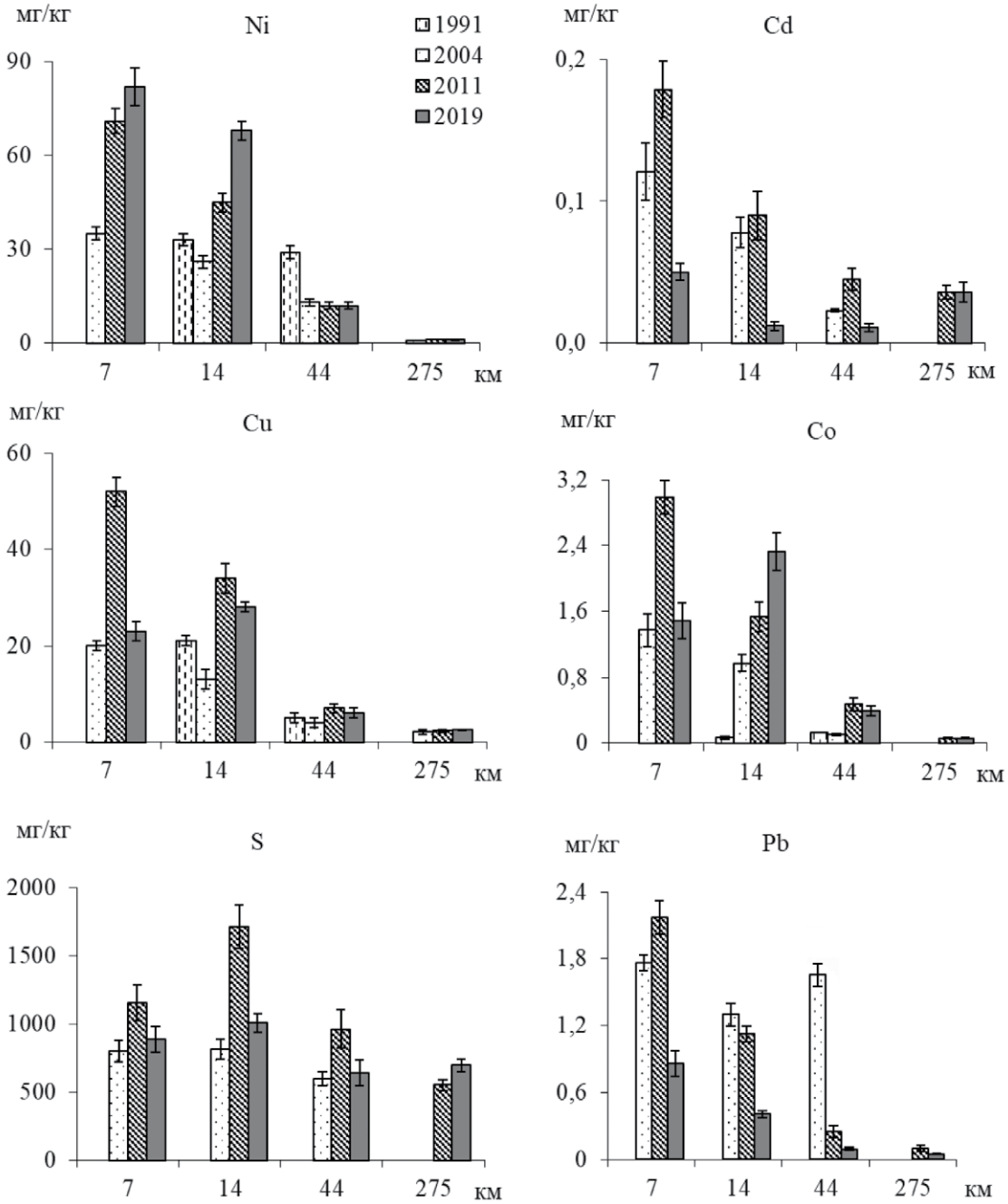


Рис. 4. Динамика содержания тяжелых металлов и серы в однолетней хвое сосны на разном удалении от комбината “Печенганикель” (1991–2019 гг.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные биогеоценозы в зоне воздействия медно-никелевого комбината “Печенганикель” подвержены значительной техногенной нагрузке, о чем свидетельствует многочисленные исследования и результаты данной работы. При приближении к источнику загрязнения выявлено превышение фоновых концентраций по основным загрязняющим веществам – тяжелым металлам (Cu, Ni, Cd, Co, Pb) и соединениям серы в различных компонентах лесных биогеоценозов (атмосферные выпадения, почва, хвоя).

Впервые дана оценка химического состава атмосферных выпадений и почвы в зоне воздействия комбината “Печенганикель” в связи с закрытием плавильного цеха комбината в условиях практически полного прекращения поступления выбросов в атмосферу. При сравнении периода закрытия

комбината “Печенганикель” с периодом его активной работы наблюдалось достоверное снижение концентраций Ni, Cu, Co, Pb и Cd в атмосферных выпадениях, Co, Pb – в почве, однако содержание Ni в почвах остается высоким. Именно состав атмосферных выпадений продемонстрировал снижение техногенной нагрузки на лесные экосистемы в ответ на сокращение поступления поллютантов с аэротехногенными выбросами. Однако в почвенном покрове северотаежных лесов процесс загрязнения лесных подстилок продолжается, о чем свидетельствует увеличение в них концентрации никеля, который является одним их приоритетных загрязнителей и накапливался продолжительное время не только в почве, а также в древостое и растениях напочвенного покрова. В этой связи процесс восстановления северотаежных лесов, формирующихся в суровых природно-климатических условиях, потребует длительного периода реабилитации, особенно вблизи локальных источников загрязнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41.

Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024. https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135

Годовой отчет ПАО «“ГМК “Норильский никель”» за 2021 год [Электронный ресурс]. URL: https://www.nornickel.ru/upload/iblock/53b/k7mqjhb1n9o0y8eieu0adzgn3b98z8xg/NN_AR_2021_Book_RUS_26.09.22.pdf (дата обращения: 04.05.2023).

Даувальтер В.А., Кашулин Н.А. Аккумуляция и миграция химических элементов в арктических наземных и водных экосистемах в зоне влияния выбросов комбината “Печенганикель” // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 3. С. 31–42.

Динамика лесных сообществ Северо-Запада России / Под ред. В.Т. Ярмишко. СПб.: ВВМ, 2009. 276 с.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Корнейкова М.В. Содержание и токсичность тяжелых металлов в почвах зоны воздействия газовоздушных выбросов комбината “Печенганикель” // Почвоведение. 2014. № 5. С. 625–631.

Кислотные осадки и лесные почвы / Под ред. В.В. Никонова, Г.Н. Копцик. Апатиты: КНЦ РАН, 1999. 320 с.

Исаева Л.Г., Сухарева Т.А. Оценка состояния зеленых насаждений в зоне воздействия комбината “Печенганикель” (Мурманская область) // Вестник МГТУ. 2021. Т. 24. № 1. С. 97–106. https://doi.org/10.21443/1560-9278-2021-24-1-97-106

Кольская горнометаллургическая компания (промышленные площадки “Никель” и “Заполярный”): влияние на наземные экосистемы / Под ред. О.А. Хлебосоловой. Рязань: Голос губернии, 2012. 92 с.

Копцик Г.Н. Устойчивость лесных почв к атмосферному загрязнению // Лесоведение. 2004. № 4. С. 61–71.

Копцик Г.Н., Копцик С.В., Смирнова И.Е., Кудрявцева А.Д., Турбабина К.А. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктике // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 2. С. 145–163.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Поглощение аэротехногенных загрязнителей растениями сосняков на северо-западе Кольского полуострова // Лесоведение. 1993. № 6. С. 34–41.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Ч. 1. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. 216 с.

Лянгузова И.В., Горшков В.В., Баккал И.Ю., Бондаренко М.С. Воздействие почвенного загрязнения тяжелыми металлами на напочвенный покров сосняка лишайниково-зеленомошного в условиях полевого эксперимента // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 3. С. 74–86.

Михайлова И.Н. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2020. № 1. С. 43–50. https://doi.org/10.31857/S0367059720010072

Соколова Т.А., Дронова Т.Я., Артюхов Д.Б. и др. Полевое моделирование первых стадий взаимодействия кислых осадков с лесными подзолистыми почвами // Почвоведение. 1996. № 7. С. 847–856.

Сухарева Т.А., Ершов В.В., Исаева Л.Г., Шкондин М.А. Оценка состояния северотаежных лесов в условиях снижения промышленных выбросов комбинатом “Североникель” // Цветные металлы. 2020. № 8. С. 33–41.

Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Медведева М.В. и др. Тяжелые металлы в почвах Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 222 с.

Шергина О.В., Михайлова Т.А., Калугина О.В. Изменение биогеохимических показателей в сосновых лесах при техногенном загрязнении // Сибирский лесной журнал. 2018. № 4. С. 29–38. https://doi.org/10.15372/SJFS20180404

Яхнин Э.Я., Томилина О.В., Деларов Д.А. Атмосферные выпадения тяжелых металлов и их влияние на экологическое состояние почв // Экологическая химия. 1997. Т. 6. № 4. С. 253–259.

Chernen'kova T.V., Bochkarev Yu.N., Fridrikh M., Betger T. The impact of natural and anthropogenic factors on radial tree growth on the northern Kola Peninsula //

Contemporary Problems of Ecology. 2014. V. 7. № 7. C. 759–769. https://doi.org/10.1134/S199542551407004X

Critical loads for sulphur and nitrogen. Report from Skokloster Workshop Skokloster [Электронный ресурс] // Sweden, Skokloster, 1988.
URL: https://doi.org/10.1007/978-94-009-4003-1_11 (дата обращения: 04.05.2023).

Current state of terrestrial ecosystems in the joint Norwegian, Russian and Finish Border Area in Northern Fennoscandia. Helsinki: Finish Forest Research Institute, 2008. 98 p.

De Vries W., Banker D.J. Manual for calculating critical load of heavy metals for soils and surface water // Report of DLO Winland Staring Centre, Wageningen (The Neterlands). 1996. № 114. 133 p.

De Vries W., Dobbertin M.H., Solberg S., van Dobben H.F., Schaub M. Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather condition on forest ecosystem in Europe: An overview [Электронный ресурс] // Plant and Soil. 2014. V. 380. № 1–2. P. 1–45.
URL: https://doi.org/10.1007/s11104-014-2056-2 (дата обращения: 04.05.2023).

Ershov V.V., Lukina N.V., Danilova M.A. et al. Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the northern tree line subject to air pollution // Russian Journal of Ecology. 2020. № 4. P. 319–328.
https://doi.org/10.1134/S1067413620040050

Hale B., Robertson P. Plant community and litter composition in temperate deciduous woodlots along two field gradients of soil Ni, Cu and Co concentrations [Электронный ресурс] // Environmental Pollution. 2016. V. 212. P. 41–47.
URL: https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.01.032 (дата обращения: 04.05.2023).

Kashulina G., Caritat P., Reimann C. Snow and rain chemistry around the "Severonikel" industrial complex, NW Russia: Current status and retrospective analysis [Электронный ресурс] // Atmospheric Environment. 2014. V. 89. P. 672–682.
URL: https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2014.03.008 (дата обращения: 04.05.2023).

Koptsik G.N., Lukina N.V., Smirnova I.E. The effect of industrial aerial pollution on the composition of soil solutions in podzols // Eurasian Soil Science. 2007. № 2. P. 203–214.

Korhola A., Weckstrom J., Nyman M. Predicting the long-term acidification trends in small subarctic lakes using diatoms // Journal of Applied Ecology. 1999. № 36. P. 1021–1034.

Kowalska A., Astel A., Boczoń A., Polkowska Ż. Atmospheric deposition in coniferous and deciduous tree stands in Poland [Электронный ресурс] // Atmospheric Environment. 2016. V. 133. P. 145–155.
URL: https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.03.033 (дата обращения: 04.05.2023).

Kozlov M.V., Barcan V. S. Environmental contamination in the central part of Kola Peninsula: history, documentation and perception //Ambio. 2000. V. 29. № 8. P. 512–517.

Methods for Integrated Monitoring in the Nordic Countries. Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 1989. 280 p.

Reinds G.J., Groenenberg J.E., Vrieset W. Critical Loads of copper, nickel, zinc, arsenic, chromium and selenium for terrestrial ecosystems at a European scale. Wageningen, Alterra, 2006. P. 46.

Reinds G.J., Ilyin I., Groenenberg B.-J., Hettelingh J.-P. Critical and present loads of cadmium, lead and mercury and their exceedances, for Europe and Northern Asia / Eds. J-P. Hettelingh, M. Posch, J. Slootweg. Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe: CCE Status Report. Bilthoven: Coordination Centre for Effects, Netherlands Environmental Assessment Agency, 2008. P. 91–101.

Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russian J. of Ecology. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507.
https://doi.org/10.1134/S1067413614060150

UNECE ICP Forests Programme Coordinating Centre: Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests [Электронный ресурс] // Thünen Institute for Forests Ecosystems. Eberswalde, Germany, 2020.
URL: http://www.icp-forests.org/Manual.htm (дата обращения: 27.09.2024).

World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Vienna, Austria: IUSS, 2022. 236 p.

Zakrzewska M., Klimek B. Trace element concentration in tree leaves and lichen collected along a metal pollution gradient near Olkusz (Soutern Poland) [Электронный ресурс] // Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology. 2018. V. 100. № 2. P. 245–249.
URL: https://doi.org/10.1007/s00128-017-2219-y (дата обращения: 04.05.2023).

The Content of Heavy Metals and Sulfur in Forest Ecosystems in the Pechenganikel Smelter's Zone of Impact Due to the Reduction of Atmospheric Emissions

T. A. Sukhareva*, V. V. Ershov, E. A. Ivanova

Institute of Industrial Ecology Problems of the North, Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 14a, Apatity, Murmansk region, 184209 Russian Federation

**E-mail: t.sukhareva@ksc.ru*

The relevance of the study is determined by the need to study the state of forest ecosystems in conditions of changing anthropogenic pressure and the practical significance of improving the monitoring system for sustainable forest management. The dynamics of the intake of pollutants with atmospheric precipitation, their accumulation in the soil and tree layer (using the example of an edificator species – *Pinus sylvestris* L.) with prolonged anthropogenic impact on forest ecosystems, as well as during the period of a sharp reduction in atmospheric emissions in the impact zone of the Pechenganikel smelter (Nickel village, Murmansk region). The studies were carried out in the period from 1991 to 2021 on the test areas of permanent monitoring plots located in pine forests at various distances from the source of atmospheric emissions (7, 14, 44 km). Between 1991 and 2020, the annual volume of industrial emissions of SO_2, Ni and Cu into the atmosphere decreased. In December 2020, the release of pollutants into the atmosphere practically stopped due to the Pechenganikel metallurgical smelter being shut down. First of all, a sharp reduction in the emissions of pollutants into the atmosphere led to a change in the composition of snow and rainwater, the concentrations of pollutants (Ni, Cu, Co, Pb и Cd) in them approached regional background values. However, the concentrations of heavy metals and sulfur in the soil are still significantly higher than in typical forest ecosystems of the Murmansk region, due to the long period required for soil regeneration and self-purification.

Keywords: atmospheric precipitation, soils, Pinus sylvestris, atmospheric pollution, heavy metals, North taiga forests, Arctic.

Acknowledgements: The work has been carried out in order to State contract of INEP KSC RAS.

REFERENCES

Chernen'kova T.V., Bochkarev Yu.N., Fridrikh M., Bettger T., The impact of natural and anthropogenic factors on radial tree growth on the northern Kola Peninsula, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 7, pp. 759–769. https://doi.org/10.1134/S199542551407004X

Critical loads for sulphur and nitrogen. Report from Skokloster Workshop Skokloster, Sweden, Skokloster, 1988, available at: https://doi.org/10.1007/978-94-009-4003-1_11 (May 04, 2023).

Current state of terrestrial ecosystems in the joint Norwegian, Russian and Finish Border Area in Northern Fennoscandia, Helsinki: Finish Forest Research Institute, 2008, 98 p.

Dauval'ter V.A., Kashulin N.A., Akkumulyatsiya i migratsiya khimicheskikh elementov v arkticheskikh nazemnykh i vodnykh ekosistemakh v zone vliyaniya vybrosov kombinata "Pechenganikel'" (Accumulation and migration of chemical elements in Arctic terrestrial and aquatic ecosystems in the zone of influence of emissions from the Pechenganikel smelter), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2018, No. 3, pp. 31–42.

De Vries W., Banker D.J., Manual for calculating critical load of heavy metals for soils and surface water, *Report of DLO Winland Staring Centre*, Wageningen (The Neterlands), 1996, No. 114, 133 p.

De Vries W., Dobbertin M.H., Solberg S., van Dobben H.F., Schaub M., Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather condition on forest ecosystem in Europe: an overview, Plant and Soil. 2014. V. 380. № 1–2. P. 1–45. available at: https://doi.org/10.1007/s11104-014-2056-2 (May 04, 2023).

Dinamika lesnykh soobshchestv Severo-Zapada Rossii (Dynamics of forest communities in North-western Russia), Saint Petersburg: Izd-vo BIN RAN, 2009, 275 p.

Ershov V.V., Lukina N.V., Danilova M.A. et al., Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the northern tree line subject to

air pollution, *Russian Journal of Ecology*, 2020, No. 4, pp. 319–328. https://doi.org/10.1134/S1067413620040050

Evdokimova G.A., Mozgova N.P., Korneikova M.V., The content and toxicity of heavy metals in soils affected by aerial emissions from the Pechenganikel plant, *Eurasian Soil Science*, 2014, Vol. 47, No. 5, pp. 504–510.

Fedorets N.G., Bakhmet O.N., Medvedeva M.V. et al., *Tyazhelye metally v pochvakh Karelii* (Heavy metals in soils of Karelia), Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2015, 222 p.

Godovoi otchet PAO «GMK "Noril'skii nikel'"» za 2021 god (Annual report of PJSC MMC Norilsk Nickel for 2021), available at: https://www.nornickel.ru/upload/iblock/53b/k7mqjhb1n9o0y8eieu0adzgn3b98z8xg/NN_AR_2021_Book_RUS_26.09.22.pdf (May 04, 2023).

Hale B., Robertson P., Plant community and litter composition in temperate deciduous woodlots along two field gradients of soil Ni, Cu and Co concentrations, *Environmental Pollution*, 2016, Vol. 212, pp. 41–47, available at: https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.01.032 (May 04, 2023).

Isaeva L.G., Sukhareva T.A., Otsenka sostoyaniya zelenykh nasazhdenii v zone vozdeistviya kombinata "Pechenganikel'" (Murmanskaya oblast') (Assessment of the green spaces' state in the impact zone of the Pechenganikel smelter, the Murmansk region), *Vestnik MGTU*, 2021, Vol. 24, No. 1, pp. 97–106.

Kashulina G., Caritat P., Reimann C., Snow and rain chemistry around the "Severonikel" industrial complex, NW Russia: Current status and retrospective analysis, *Atmospheric Environment*, 2014, Vol. 89, pp. 672–682. available at: https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2014.03.008 (May 04, 2023).

Kislotnye osadki i lesnye pochvy (Acid precipitation and forest soils), Apatity: KNTs RAN, 1999, 320 p.

Kol'skaya gorno-metallurgicheskaya kompaniya (promyshlennye ploshchadki "Nikel'" i "Zapolyarnyi"): vliyanie na nazemnye ekosistemy (Kola Mining and Metallurgical Company (industrial sites "Nickel" and "Zapolyarny"): Impact on terrestrial ecosystems), Ryazan: Golos gubernii, 2012, 92 p.

Koptsik G.N., Koptsik S.V., Smirnova I.E., Kudryavtseva A.D., Turbabina K.A., Reaktsiya lesnykh ekosistem na sokrashchenie atmosfernykh promyshlennykh vybrosov v Kol'skoi Subarktike (The response of forest ecosystems to reduction in industrial atmospheric emission in the Kola Subarctic), *Zhurnal obshchei biologii*, 2016, Vol. 77, No. 2, pp. 145–163.

Koptsik G.N., Lukina N.V., Smirnova I.E., The effect of industrial aerial pollution on the composition of soil solutions in podzols, *Eurasian Soil Science*, 2007, No. 2, pp. 203–214.

Koptsik G.N., Ustoichivost' lesnykh pochv k atmosfernomu zagryazneniyu (Resistance of forest soils to air pollution), *Lesovedenie*, 2004, No. 4, pp. 61–71.

Korhola A., Weckstrom J., Nyman M., Predicting the long-term acidification trends in small subarctic lakes using diatoms, *Journal of Applied Ecology*, 1999, No. 36, pp. 1021–1034.

Kowalska A., Astel A., Boczoń A., Polkowska Ż., Atmospheric deposition in coniferous and deciduous tree stands in Poland, *Atmospheric Environment*, 2016, Vol. 133, pp. 145–155, available at: https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2016.03.033 (May 04, 2023).

Kozlov M.V., Barcan V.S., Environmental contamination in the central part of Kola Peninsula: History, documentation and perception, *Ambio*, 2000, Vol. 29, No. 8, pp. 512–517.

Lukina N.V., Nikonov V.V., *Biogeokhimicheskie tsikly v lesakh Severa v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya* (Biogeochemical cycles in the Northern forests subjected to air pollution), Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1996, Part 1, 216 p.

Lukina N.V., Nikonov V.V., Pogloshchenie aerotekhnogennykh zagryaznitelei rasteniyami sosnyakov na severo-zapade Kol'skogo poluostrova (Absorption of aerotechnogenic pollutants by pine forest plants in the north-west of the Kola Peninsula), *Lesovedenie*, 1993, No. 6, pp. 34–41.

Lyanguzova I.V., Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu., Bondarenko M.S., Vozdeistvie pochvennogo zagryazneniya tyazhelymi metallami na napochvennyi pokrov sosnyaka lishainikovo-zelenomoshnogo v usloviyakh polevogo eksperimenta (Influence of soil pollution (heavy metals) on the lichen pine forest soil cover in conditions of field experiment), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universitet, Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2015, No. 3 (27), pp. 74–86.

Methods for Integrated Monitoring in the Nordic Countries, Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 1989, 280 p.

Mikhailova I.N., Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 1, pp. 38–45.

Reinds G.J., Groenenberg J.E., Vrieset W., *Critical Loads of copper, nickel, zinc, arsenic, chromium and selenium for terrestrial ecosystems at a European scale*, Wageningen: Alterra, 2006, 46 p.

Reinds G.J., Ilyin I., Groenenberg B.-J., Hettelingh J.-P., Critical and present loads of cadmium, lead and mercury and their exceedances, for Europe and Northern Asia, In: *Critical load, dynamic modelling and impact assessment in Europe: CCE Status Report*, Bilthoven: Coordination Centre for Effects, Netherlands Environmental Assessment Agency, 2008, pp. 91–101.

Shergina O.V., Mikhailova T.A., Kalugina O.V. Izmenenie biogeokhimicheskikh pokazatelei v sosnovykh lesakh pri tekhnogennom zagryaznenii (Change of biogeochemical indexes in pine forests under technogenic pollution), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 4, pp. 29–38. https://doi.org/10.15372/SJFS20180404

Sokolova T.A., Dronova T.Ya., Artyukhov D.B., Korobova N.L., Pakhomov A.P., Tolpeshta I.I., Polevoe modelirovanie pervykh stadii vzaimodeistviya kislykh osadkov s lesnymi podzolistymi pochvami (Field modeling of the first stages of interaction between acid precipitation and forest podzolic soils), *Pochvovedenie*, 1996, No. 7, pp. 847–856.

Sukhareva T.A., Ershov V.V., Isaeva L.G., Shkondin M.A. Otsenka sostoyaniya severotaezhnykh lesov v usloviyakh snizheniya promyshlennykh vybrosov kombinatom "Severonikel'"(Assessment of the state of the North taiga forests in terms of reducing industrial emissions by the Severonikel), *Tsvetnye metally*, 2020, No. 8, pp. 33–41.

UNECE ICP Forests Programme Coordinating Centre: Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, Eberswalde, Germany: Thünen Institute for Forests Ecosystems, 2020, available at: http://www.icp-forests.org/Manual.htm (September 27, 2024).

Vorobeichik E.L., Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution. 1. A state-of-the-art review, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 1, p. 1–39.

Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Y., Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 8, pp. 977–990.

Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E., Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 6, pp. 498–507. https://doi.org/10.1134/S1067413614060150

World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, Vienna, Austria: IUSS, 2022, 236 p.

Yakhnin E.Ya., Tomilina O.V., Delarov D.A., Atmosfernye vypadeniya tyazhelykh metallov i ikh vliyanie na ekologicheskoe sostoyanie pochv (Atmospheric emissions of heavy metals and their impact on the ecological state of soils), *Ekologicheskaya khimiya*, 1997, Vol. 6, No. 4, pp. 253–259.

Zakrzewska M., Klimek B., Trace element concentration in tree leaves and lichen collected along a metal pollution gradient near Olkusz (Soutern Poland), *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2018, Vol. 100, No. 2, pp. 245–249, available at: https://doi.org/10.1007/s00128-017-2219-y (May 04, 2023).

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 124–135

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 582.475.5:581.44(470.13-924.82)

ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ПОЧКАХ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ ПРИ СМЕНЕ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ФАЗ В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ[1]

© 2025 г. Г. Н. Табаленкова*, Р. В. Малышев, М. С. Атоян

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

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

Поступила в редакцию 17.04.2023 г.
После доработки 19.08.2024 г.
Принята к публикации 15.11.2024 г.

Приведены результаты физиолого-биохимических исследований почек лиственницы сибирской при выращивании в таежной зоне Республики Коми. Показано, что смена фенологического состояния лиственницы сибирской в период покоя и при переходе к вегетации сопровождается значительной перестройкой метаболизма. В осенне-зимний период в почках лиственницы сибирской синтезируется значительное количество криопротекторных соединений, таких как растворимые сахара, растворимый белок, свободные аминокислоты. Установлено высокое содержание в этот период (около 60% суммы всех жирных кислот) ненасыщенных жирных кислот (ЖК), в основном линолевой и олеиновой. С началом сокодвижения отмечалось постепенное увеличение содержания сахаров и растворимого белка с их максимумом в конце апреля. Весной существенно изменялся жирнокислотный состав почек, в значительной степени сократилось содержание ненасыщенных и возросла роль насыщенных ЖК, что свидетельствует об активизации синтаз жирных кислот, конечный продукт действия которых – пальмитиновая кислота. Оводненность почек и доля замерзающей воды к декабрю уменьшились соответственно до 45 и 16%. Низкое содержание воды и наличие значительной доли незамерзающей воды позволяют говорить о формировании вполне достаточной криорезистентности тканей почек лиственницы к низким отрицательным температурам осенне-зимнего периода. Показано, что биохимические изменения в почках при адаптации к низким температурам в первую очередь направлены на изменение состояния воды, при котором ее фазовые переходы становятся относительно безопасными.

Ключевые слова: лиственница сибирская, растворимые углеводы, белок, свободные аминокислоты, жирные кислоты, оводненность, фенологическое состояние.

DOI: 10.31857/S0024114825010102 **EDN:** DROXHD

Подзона средней тайги на европейском северо-востоке России характеризуется умеренно-континентальным климатом с холодной и продолжительной зимой. Частое вторжение арктических масс воздуха сопровождается резкими похолоданиями, при которых температура воздуха может опускаться до –40°С. Начало безморозного периода со средней суточной температурой выше 0°С наступает в середине апреля, а переход через +5°С наблюдается в начале мая. Возврат холодов и заморозки отмечаются вплоть до середины июня. Однако заметное потепление климата в Северном полушарии может довольно сильно влиять на метаболизм древесных растений, скорость прохождения фенофаз, сроки роста и размножения (Alberto et al., 2013). Одним из возможных проявлений такого воздействия является уменьшение глубины зимнего покоя растений, что приводит к преждевременному выходу из состояния покоя в зимнее время при кратковременных оттепелях и усыханию.

Под зимним покоем понимается определенное физиологическое состояние древесных растений, при котором растение способно противостоять низким отрицательным температурам воздуха и почвы. Переход в это состояние происходит осенью при наступлении холодов и сопровождается

[1]Работа выполнена в рамках темы № 122040600021-4.

комплексом структурных и функциональных перестроек, обеспечивающих их сохранение в осенне-зимний период (Sakai, 1979; Туманов, 1979; Feurtado et al., 2004; Duan et al., 2007).

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – крупное хвойное дерево высотой 20–30 м. В отличие от большинства хвойных деревьев, являющихся вечнозелеными породами, лиственница сбрасывает осенью всю свою листву. На севере европейской части России естественные лиственничные леса встречаются в виде отдельных урочищ и куртин, начиная от восточных берегов Онежского озера в Карелии, Белого моря на территории Архангельской области и в Республике Коми. Общая площадь лесов с доминированием лиственницы в Республике Коми составляет около 300 тыс. га (Леса Республики Коми, 1999).

Лиственницы – быстрорастущие, светолюбивые породы, одни из самых морозоустойчивых хвойных растений, переносят морозы до –70°С. Однако молодые побеги могут повреждаться при резком понижении температуры воздуха весной (Паутова, 2011). Особо чувствительны к низким температурам меристематические ткани почек. Это относится даже к такому холодоустойчивому виду, как лиственница сибирская. Оценка состояния покоя, морозостойкости лиственницы сибирской на основе изучения сезонных изменений пигментного комплекса, температуры замерзания воды, оводненности, содержания свободной и связанной воды и ряда биохимических показателей в вегетативных почках представляет теоретический и практический интерес.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в подзоне средней тайги в Республике Коми. Климат территории умеренно-континентальный со средней температурой июля +17.5°С и января –14.2°С. Общее количество осадков составляет 620 мм в год. Вегетационный период длится в среднем 140 дней, с середины мая до конца сентября. В годовой динамике температур в районе исследований четко выражен достаточно продолжительный холодный период, когда преобладают отрицательные температуры и активная жизнедеятельность растений невозможна (по данным гидрометеорологической станции г. Сыктывкара (индекс ВМО 23804), полученным на ресурсе “Расписание погоды” (https://rp5.ru)).

Физиолого-биохимические исследования проводили в 2020–2021 гг. Объектом исследования являлись деревья лиственницы сибирской в возрасте 20 лет, выращенные из семенного материала в питомнике, расположенном в окрестностях г. Сыктывкара. Материалом для исследования являлись боковые почки, расположенные на удлиненных побегах (ауксибластах).

Почки лиственницы сибирской отбирали в конце октября – начале ноября и в конце марта – начале апреля с 10 деревьев, с 20–30 побегов текущего года жизни на высоте 1.5 м. Вегетативная почка состоит из меристематической зачаточной оси, оканчивающейся конусом нарастания, и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси. Наружные листья почки представляют собой специализированные почечные чешуи, выполняющие защитные функции (рисунок).

Определение температуры кристаллизации и доли замерзшей воды в почках проводили на дифференциальном сканирующем калориметре DSC– 60 Shimadzu (Япония). С помощью программного обеспечения для DSC-60 TA 60 Version 1.33 определяли начало фазового перехода “вода – лед”. По площади экзотермического пика с использованием коэффициента удельной теплоты кристаллизации воды (330 Дж/кг) рассчитывали количество воды, претерпевшей фазовый переход.

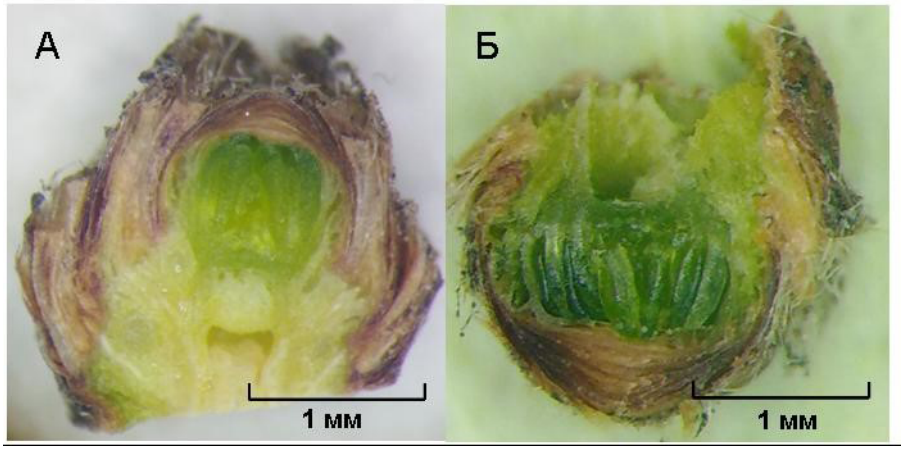


Рис. Вегетативные почки лиственницы сибирской: а – 12.02.2020; б – 01.03.2021.

Оводненность тканей оценивали по разности сырой и сухой массы образцов и выражали в процентах. Полученные количественные значения фракций воды в тканях выражали в долях по отношению к общему содержанию воды (Малышев, 2021).

Для биохимических анализов почки фиксировали жидким азотом и высушивали лиофильно. Содержание фотосинтетических пигментов определяли в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Киото, Япония) при длинах волн 662 и 644 нм – хлорофиллы и 470 нм – каротиноиды.

Растворимые углеводы определяли в лиофильно высушенном материале методом ГЖХ (Михович и др., 2017), общий азот, углерод – с помощью элементного CHNS-O анализатора EA-111 (Италия).

Растворимый белок определяли по M.M. Bradford (1976). В качестве стандарта использовали бычий сывороточный альбумин.

Определение свободных аминокислот проводили на аминокислотном анализаторе AAA-400 (Чехия) в системе литиевых буферов. Идентификацию и количественное содержание аминокислот в исследуемых образцах рассчитывали по результатам разделения стандартной смеси аминокислот.

Жирные кислоты определяли в виде их метиловых эфиров после проведения кислотного метанолиза липидов с последующей этерификацией выделившихся кислот. Количественное определение индивидуальных кислот проводили методом внутреннего стандарта. Погрешность измерения содержания кислот для доверительной вероятности $P = 0.95$ составляет 15–20%. На сегодняшний день существует практика косвенной оценки активности жирнокислотных ацил-липидных мембранных ω9, ω6 и ω3 десатураз, на основании состава жирных кислот мембранных липидов (Романова и др., 2016; Берестовой и др., 2019). Оценку активности мембранных ω9, ω6 и ω3 десатураз, катализирующих введение двойных связей в углеводородные цепи олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3) кислот посредством стеароил- (SRD), олеил- (ORD) и линолеил- (LDR) десатураз, рассчитывали, как описано в работах М.А. Живетьева с соавторами (2011).

Дополнительно нами была проведена оценка глубины покоя побегов лиственницы. Собранные побеги искусственно выводили из состояния покоя в лабораторных условиях (при температуре +24°C и 12-часовом фотопериоде), готовность побегов к росту оценивали по соотношению раскрывшихся и нераскрывшихся почек. Эксперимент проводили в фазе органического покоя (первая половина октября – начало декабря) и в фазе вынужденного покоя (вторая половина февраля). Каждый раз использовали 50–60 побегов. Количество почек на побеге варьировало в диапазоне 18–20 шт. В момент сбора образцов температура воздуха в районе исследования составляла соответственно 2.9, –10, –21.1°C.

Статистическую обработку результатов проводили в среде MS *Excel* 2003 с использованием программы анализа данных AtteStat (версия 12.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для большинства древесных растений характерны периоды покоя, что является не только приспособлением к существованию в неблагоприятных условиях среды, но и необходимым звеном онтогенеза растений, что предотвращает преждевременную инициацию роста весной и повреждения побегов при возврате холодов (Sakai, 1979; Myking, 1998). Различают вынужденный покой, причинами которого являются неблагоприятные условия внешней среды, и глубокий (органический), вызванный эндогенными факторами. Сигналом для вступления древесных растений в состояние органического покоя, который длится примерно до середины зимы, является сокращение длины дня и снижение температуры (Туманов, 1979; Sakai, 1979). Покоящиеся почки характеризуются отсутствием внешних признаков роста, высокой устойчивостью к обезвоживанию и неблагоприятным воздействиям среды, в первую очередь к низким отрицательным температурам.

Лиственница сибирская, по сравнению с другими хвойными и лиственными породами, отличается меньшей глубиной покоя (Пахарькова и др., 2016). Эксперименты по искусственному выведению почек из состояния покоя показали, что почки, отобранные в середине октября и декабря, медленно выходили из состояния глубокого органического покоя. Через месяц количество раскрывшихся почек составляло соответственно около 30%, 50%. Почки, отобранные в феврале, проявили функциональную активность уже через 3 суток, процент раскрывшихся почек составил свыше 55%, что говорит о вынужденном покое. Наши данные подтверждают исследования Н.В. Пахарьковой с соавт. (2013), свидетельствующие, что в условиях Красноярского края клетки феллодермы лиственницы сибирской в феврале проявляют фотосинтетическую активность в благоприятных температурных условиях через 3 суток.

Для оценки состояния пигментного комплекса в почках и его способности к восстановлению фотосинтетической активности была прослежена динамика содержания суммы хлорофиллов $a + b$ и каротиноидов. Содержание пигментов в зимующих почках до начала марта изменяется незначительно (табл. 1).

Таблица 1. Сезонная динамика содержания пигментов в вегетативных почках лиственницы сибирской, мг/г сухой массы

Дата	Хлорофилл *a+b*	Хлорофилл *a/b*	Сумма каротиноидов	Хлорофилл/ каротиноиды
12.12.2020	0.256 ± 0.039	1.71 ± 0.35	0.093 ± 0.004	2.75 ± 0.15
01.03.2021	0.271 ± 0.059	1.56 ± 0.50	0.092 ± 0.012	2.94 ± 0.27
23.03.2021	0.299 ± 0.019	2.24 ± 0.15	0.142 ± 0.010	2.10 ± 0.10
26.04.2021	0.721 ± 0.041	2.95 ± 0.09	0.249 ± 0.019	2.89 ± 0.09

Вероятно, это связано с тем, что растения в это время находятся в состоянии вынужденного покоя, выход из которого сдерживают только низкие температуры. В конце марта количество хлорофиллов несколько увеличивается, достигая максимума к концу апреля. Наблюдаемое весеннее повышение содержания зеленых пигментов в почках отражает начало возобновления синтетических процессов и формирование полноценного фотосинтетического аппарата. Следует отметить, значительное увеличение в конце марта и особенно в апреле содержания в почках каротиноидов, которые являются важными составляющими комплексной системы защитных механизмов и помогают избегать фотоингибирования в условиях отрицательных температур (Oguist, Huner, 2003; Маслова и др., 2009). Возможно, максимальное содержание каротиноидов в почках связано с высокой инсоляцией, наблюдаемой в этот период, и защитной функцией каротиноидов формирующегося фотосинтетического аппарата от деструкции.

Процесс перехода растений в состояние глубокого покоя сопровождается комплексом структурных и функциональных перестроек, обеспечивающих их сохранение в осенне-зимний период. Состояние покоя является не только способом успешной перезимовки, но и необходимым условием для прохождения физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих дальнейший рост, жизнеспособность и успешность следующей вегетации. Содержание в почках лиственницы сибирской общего азота и углерода при перезимовке изменялось несущественно и варьировало в пределах азота 13, углерода – около 500 мг/г сухой массы (табл. 2).

Снижение активности метаболических процессов в осенний период сопровождается образованием ряда соединений, необходимых для сохранения клеточных структур при действии низких температур (Алаудинова и др., 2010, 2017). К числу таких соединений относятся растворимые углеводы. Как криопротекторы, они во многом обуславливают устойчивость растений к низким температурам (Трунова, 2007). Анализ данных показал, что на стадии глубокого покоя (декабрь) почки лиственницы сибирской содержали до 30% сахаров (табл. 2), моносахариды – глюкозу, фруктозу, маннопиранозу, а дисахариды – сахарозу и туранозу.

К началу марта содержание сахаров, по сравнению с декабрем, снижалось в 1.5 раза, при этом фракционный состав сахаров не изменялся. К концу марта с началом сокодвижения отмечалось постепенное увеличение сахаров с максимумом их содержания в конце апреля.

Сезонная динамика содержания растворимого белка имела сходство с динамикой растворимых

Таблица 2. Содержание растворимых сахаров и белков, азота и углерода в вегетативных почках лиственницы сибирской, мг/г сухой массы

Дата	Сумма сахаров	Растворимый белок	Азот	Углерод
12.12.2020	295.0 ± 26.5	10.9 ± 0.8	12.9 ± 1.5	495 ± 15
01.03.2020	182.0 ± 33.7	5.4 ± 0.6	–	–
23.03.2021	190.5 ± 28.6	9.4 ± 0.9	13.3 ± 1.5	497 ± 17
26.04.2020	656.8 ± 83.7	19.3 ± 1.3	–	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

сахаров (табл. 2). Согласно нашим данным, на стадии глубокого покоя (декабрь) почки лиственницы сибирской содержали до 11 мг растворимого белка (табл. 2). Затем на стадии вынужденного покоя (начало марта) отмечалось значительное снижение его количества по сравнению с периодом глубокого покоя. К концу марта на фоне отсутствия видимых признаков роста наблюдалось достоверное накопление в почках растворимого белка с максимумом его содержания в конце апреля.

Одними из наиболее широко распространенных в высших растениях метаболитов, обладающих полифункциональным биологическим эффектом, являются свободные аминокислоты (АК). Образуясь в процессе фотосинтеза или в результате синтетической деятельности корней, они в дальнейшем участвуют в разнообразных биохимических процессах. Свободные АК обладают также осмопротекторными свойствами. В почках лиственницы сибирской было обнаружено два амида и 24 свободных АК, из них 13 в концентрациях менее 1% суммы всех аминокислот. В состав свободных АК входили 4 непротеиногенные: γ-аминомасляная, цистатионин, орнитин, β-аланин. Их доля в составе свободных аминокислот составляла 1.6–2.3%. В составе свободных АК доминируют 5 соединений, среднее содержание которых превышает 2% суммы: серин, аргинин, глютаминовая кислота, аспарагин и глютамин (табл. 3).

Доля аспарагиновой и глютаминовой кислот, треонина, пролина, γ-аминомасляной кислоты, аргинина составляла более 1%, глицина, аланина, валина, лизина, изолейцина, лейцина, тирозина, орнитина, фенилаланина — менее 1% от суммы аминокислот. Цистатионин, метионин, цистеин, гидроксилизин обнаружены в следовых количествах. Нужно отметить высокую долю в почках амидов аспарагина и особенно глютамина, которые играют важную роль в качестве резерва дикарбоновых кислот, необходимых для осуществления реакций ферментативного переаминирования.

В период глубокого покоя сумма свободных аминокислот составляла 9558 мкг/г сухой массы. При переходе в состояние вынужденного покоя (февраль – март) сумма свободных аминокислот уменьшилась в 4 раза на фоне увеличения количества в почках растворимого белка. В этот период снизилась доля дикарбоновых кислот и их амидов. Возможно, это обусловлено использованием их для биосинтеза пролина *de novo* по глутаматсинтетазному пути (Roosens et al., 1999; Епринцев и др., 2011). Это подтверждается увеличением почти в 20 раз доли пролина, одного из самых широко распространенных в высших растениях метаболитов, обладающих полифункциональным биологическим эффектом, способным значительно уменьшать повреждающее действие низких температур (Кузнецов, Шевякова, 1999). Кроме того, следует отметить в почках высокую долю аргинина (11–14%), самой богатой по содержанию в молекуле азота аминокислоты. Показано, что высокая доля аргинина обеспечивает азотом синтез аминокислот, амидов и возобновление синтеза белка и нуклеиновых кислот в весенний период. Кроме того, благодаря способности аргинина замедлять гидролиз белков, он препятствует распаду в период покоя запасных и защитных белков до наступления благоприятных для роста условий (Durzan, 2009).

Важное значение на протяжении всего жизненного цикла растений, в том числе и при адаптации

Таблица 3. Содержание свободных аминокислот в вегетативных почках лиственницы сибирской

Аминокислоты	мкг/г сухой массы,		% от суммы АК	
	декабрь	март	декабрь	март
Аспарагиновая	146	14	1.5	0,6
Треонин	143	6	1.5	0,3
Серин	481	26	5.0	1.1
Аспарагин	381	58	4.0	2.4
Глютаминовая	561	57	5.9	2.4
Глютамин	5 936	1115	62.1	46.7
Пролин	168	527	1.7	22.1
γ-аминомасляная	142	30	1.5	1.2
Аргинин	1069	338	11.2	14.2
Сумма аминокислот	9 558	2 386	100	100

Примечание. Показаны аминокислоты, содержание которых больше 1%.

к абиотическим и биотическим стрессорам, имеет метаболизм жирных кислот (ЖК) (Нохсоров и др., 2015; Li-Beisson et al., 2016). При всем многообразии ЖК в почках высших растений доминирующими являются насыщенная пальмитиновая ЖК (С16:0) и две ненасыщенные – олеиновая (С18:1) и линолевая (С18:2). Насыщенной стеариновой ЖК (С18:0) в растениях содержится немного, а кислоты от С20 до С24 присутствуют не всегда и также в небольших количествах. Жирнокислотный состав почек лиственницы сибирской включал 14 ЖК. Среди ненасыщенных ЖК преобладают линолевая (С18:2) и олеиновая (С18:1) кислоты, среди насыщенных – пальмитиновая (С16:0), бегеновая (С22:0) (табл. 4). Также высокое содержание отмечалось для арахиновой (С20:0), лигноцериновой (С24:0), линоленовой (С18:3) кислот.

Ранее было показано (Алаудинова, Миронов, 2009), что для лиственницы характерно повышенное содержание длинноцепочечных (С ⩾ 20) ЖК. Было отмечено (Макаренко и др., 2014), что С20:0 и С22:0 присутствуют в фотосинтезирующих тканях практически всех голосеменных, в отличие от покрытосеменных растений. По нашим данным, среди этой группы ЖК в почках лиственницы сибирской преобладала бегеновая (С22:0).

Было показано (Берестовой и др., 2019), что снижение температуры приводит к уменьшению текучести мембраны. Для поддержания определенного уровня их текучести необходимы ненасыщенные ЖК, поскольку температура их фазового перехода значительно ниже физиологических значений (Los et al., 2013). Как показал анализ жирнокислотного состава почек лиственницы сибирской, осенью и зимой в них около 60% суммы всех ЖК

Таблица 4. Жирнокислотный состав вегетативных почек лиственницы сибирской, % общего содержания жирных кислот

Жирные кислоты		Октябрь	Февраль	Март	Апрель
Лауриновая	С12:0	0.4	0.2	–	–
Миристиновая	С14:0	0.6	1.2	1.7	1.7
Пальмитиновая	С16:0	20.0	11.8	23.1	34.0
Стеариновая	С18:0	2.9	1.5	2.7	3.5
Арахиновая	С20:0	10.8	3.1	8.6	3.6
Бегеновая	С22:0	3.5	14.6	23.6	8.8
Лигноцериновая	С24:0	0	10.1	7.1	3.1
НЖК, % суммы		**38.2**	**42.4**	**66.8**	**54.7**
Пентадекановая	С15:0	0	0.2	0	0
Пальмитолеиновая	С16:1	1.1	0.8	0.4	0.3
Маргариновая	С17:0	–	4.7	0.7	0.7
Олеиновая	С18:1(9)	21.4	14.2	11.1	7.7
Вакценовая	С18:1(11)	4.0	2.7	2.2	0.8
Линолевая	С18:2(trans)	28.8	29.6	15.6	23.7
Линоленовая	С18:3	6.5	5.3	3.2	12.1
ННЖК, % суммы		**61.8**	**57.6**	**33.2**	**45.3**
НЖК/ ННЖК		0.6	0.7	2.0	1.2
SDR ω9		0.88	0.90	0.80	0.69
ODR ω6		0.62	0.71	0.63	0.82
LDR ω3		0.18	0.15	0.17	0.34

приходилось на ненасыщенные кислоты, в основном на линолевую (C18:2) и олеиновую (табл. 4). Более высокое содержание ненасыщенных ЖК в осенне-зимний период связано с тем, что ненасыщенные ЖК (олеиновая, линолевая, линоленовая) имеют более низкую температуру плавления и содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких положительных температурах. Повышение температуры весной вызывало гидрогенизацию двойных связей ЖК (Алаудинова и др., 2009), и, как следствие, набухание почек сопровождалось снижением в весенний период содержания ненасыщенных ЖК и увеличением содержание насыщенных ЖК, особенно пальмитиновой (C16:0) – до 34% суммы ЖК. Содержание пальмитиновой кислоты (C16:0) значительно превосходило стеариновую (C18:0) (табл. 4). Этот факт свидетельствует о том, что с пробуждением почек активизируются синтазы жирных кислот, конечный продукт действия которых – пальмитиновая кислота (C16:0) (Алаудинова, Миронов, 2009). Соотношение НЖК/ ННЖК составляло в осенне-зимний период 0.6–0.7 и значительно (до 2) увеличивалось весной. Увеличение содержания НЖК совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов и каротиноидов

Известно, что в повышении степени ненасыщенности ЖК определяющую роль играют ферменты – десатуразы, функцией которых является образование двойных связей в углеводородных цепях ЖК липидов (Лось, 2001, 2014; Los, Murata, 2004; Верещагин, 2007). Об их активности можно судить по коэффициентам стеароил-десатуразного (SDR), олеоил-десатуразного (ODR) и линолеил-десатуразного (LDR) отношений. В почках лиственницы сибирской SDR находится в пределах 0.69–0.90. При этом максимальное значение SDR приходится на осенне-зимний и ранневесенний периоды и снижается с повышением температуры в апреле. Высокие значения стеароил-десатуразного отношения в этот период можно объяснить тем, что гены, кодирующие SDR, активируются низкими температурами (Алаудинова, Миронов, 2009). Обратную динамику имеют олеоил-десатуразные (ODR) отношения. Самые низкие значения ODR отмечаются в осенне-зимний и ранневесенний периоды при высоких значениях олеиновой кислоты (табл. 4) и увеличиваются в набухающих почках лиственницы сибирской. Линолеил-десатуразные (LDR) отношения были низкими на протяжении октября – марта (0.15–0.18), резко возрастали при набухании почек в апреле, что свидетельствует об экспрессии генов ω3-ацил-липидной десатуразы, ответственной за синтез линоленовой кислоты (Алаудинова, Миронов, 2009), содержание которой увеличилось почти в 4 раза.

Основными причинами гибели клетки при низких отрицательных температурах является льдообразование, в результате чего происходит обезвоживание и механическое повреждение клеточных структур кристаллами льда. Поэтому последствия воздействия низких отрицательных температур в значительной степени зависят от общей оводненности тканей растения и содержания свободной и связанной воды. Наибольшей оводненностью почки лиственницы сибирской характеризовались в октябре (0.78 г H_2O/г сухой массы), что объясняется достаточно теплой погодой и большим количеством дождей в этот период. С установлением отрицательных температур воздуха в ноябре и до начала весны оводненность почек снижалась (табл. 5) и повышалась только с середины апреля.

Сохранение жизнеспособности растений при действии низких температур связано с изменением содержания внутриклеточной воды. Доля несвязанной (замерзающей) воды постепенно снижалась с 32% в октябре до 15% в декабре с последующим увеличением в марте и апреле.

Оценка температуры замерзания воды показала, что температура фазового перехода “вода–лед” в ноябре была около –8.0 ± 0.3°C, в марте–апреле величина этого показателя изменялась незначительно и составляла около –9 С. По мнению ряда авторов (Алаудинова и др., 2007), при оводненности тканей почек 50% и менее они способны без существенных повреждений выдерживать понижение температуры до –35°C. Основываясь на полученных нами данных, можно полагать, что благодаря низкой оводненности и способности сохранять существенную долю содержащейся в почках воды в переохлажденном

Таблица 5. Состояние воды в вегетативных почках лиственницы сибирской

Месяц	Оводненность, % сырой массы	Доля замерзающей воды, % общего содержания	Температура фазового перехода “вода–лед”, °C
Октябрь	78.6 ± 5.3	32.4 ± 9.7	–8.7 ± 0.5
Ноябрь	47.7 ± 4.0	22.2 ± 3.2	–7.9 ± 0.3
Декабрь	44.6 ± 3.1	15.7 ± 3.2	–6.6 ± 0.2
Март	39.3 ± 6.0	23.6 ± 3.5	–8.7 ± 0.4
Апрель	58.5 ± 3.3	34.5 ± 6.5	–8.7 ± 1.5

состоянии к началу зимнего периода, ткани почек лиственницы обладают существенным потенциалом устойчивости к повреждению низкими отрицательными температурами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В годовой динамике температур в районе исследований четко выражен достаточно продолжительный холодный период, когда преобладают отрицательные температуры и активная жизнедеятельность растений невозможна. Смена фенологического состояния лиственницы сибирской в период покоя и при переходе к вегетации сопровождается значительной перестройкой метаболизма. В осенне-зимний период в почках лиственницы сибирской синтезируется значительное количество криопротекторных соединений. Так, содержание сахаров в период глубокого покоя (декабрь) составляло около 30%, около 11 мг/г растворимого белка и 9.5 мг/г сухой массы свободных аминокислот. Увеличение концентрации растворимых белков и свободных аминокислот в почках позволяет снизить риск повреждения клеточных структур низкими отрицательными температурами в зимний период растений. Высокое содержание (около 60% суммы всех жирных кислот) ненасыщенных жирных кислот, в основном линолевой и олеиновой, объясняется более низкой температурой их плавления, а содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких температурах. К концу марта с началом сокодвижения отмечалось постепенное увеличение содержания сахаров и растворимого белка с их максимумом в конце апреля. Существенные изменения наблюдали в жирнокислотном составе почек. В значительной степени сократилось содержание ненасыщенных ЖК и возросла роль насыщенных ЖК, что свидетельствует об активизации синтаз жирных кислот, конечный продукт действия которых – пальмитиновая кислота.

Необходимо отметить, что в проблеме криорезистентности и сохранении жизнеспособности при низких температурах большую роль играет водный баланс. На фоне общего комплекса биохимических изменений в почках лиственницы сибирской в период осени–весны содержание воды в тканях почек претерпевало существенные изменения. К ноябрю нами отмечено снижение как общей оводненности тканей до 50%, так и доли несвязанной воды. Низкое содержание воды и наличие существенной доли незамерзающей воды позволяет утверждать о формировании вполне достаточной криорезистентности тканей почек лиственницы сибирской к низким отрицательным температурам осенне-зимнего периода. Очевидно, что биохимические изменения в клетках при адаптации к низким температурам в первую очередь направлены на изменение состояния воды, при котором ее фазовые переходы становятся относительно безопасными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и ее распределение в клетках // Хвойные бореальной зоны. XXIV. № 4–5. 2007. С. 487–491.

Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 2. Особенности метаболизма жирных кислот фосфолипидов меристем *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 71–76.

Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Миронов П.В. Водорастворимые вещества меристем почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L.: содержание, состав и свойства при формировании состояния низкотемпературной устойчивости // Сибирский экологический журнал. 2010. № 2. С. 227–333.

Алаудинова Е.В., Миронов П.В., Тарнопольская В.В., Сировецкая Д.В. Низкомолекулярные углеводы вегетативных органов лиственницы сибирской // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: мат-лы VII Всероссийской конференции с международным участием. Барнаул, 24–28 апреля 2017. С. 43–45.

Архив погоды в г. Сыктывкаре [Электронный ресурс] // rp5.ru Расписание погоды.
URL: https://rp5.ru/ (дата обращения: 10.03.2023).

Верещагин А.Г. Липиды в жизни растений. М.: Наука, 2007. 78 с.

Берестовой М.А., Павленко О.С., Голденкова-Павлова И.В. Десатуразы жирных кислот растений: роль в жизнедеятельности растений и биотехнологический потенциал // Успехи современной биологий. 2019. Т. 139. № 4. С. 338–351.

Епринцев А.Т., Федорина О.С., Бессмельцева Ю.С. Реакция малатдегидрогеназной системы мезофилла и обкладки кукурузы на солевой стресс // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 3. С. 384–390.

Живетьев М.А., Граскова И.А., Дударева Л.В. и др. Динамика сезонных изменений жирнокислотнго состава, степени ненасыщенности жирных кислот и активности ацил-липидных десатураз в тканях некоторых лекарственных растений, произрастающих в условиях Предбайкалья // Химия растительного сырья. 2011. № 4. С. 223–230.

Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 2. С. 321–336.

Леса Республика Коми / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. С. 87–90.

Лось Д.А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163–198.

Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот. М.: Научный мир, 2014. С. 18–30.

Макаренко С.П., Коненкина Т.А., Суворова Г.Г., Оскорбина М.В. Сезонные изменения жирнокислотного состава липидов хвои *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 1. С. 129–134.

Малышев Р.В. Определение свободной и связанной воды в растительных тканях с различным осмотическим давлением, сравнительный анализ метода высушивания над водоотнимающей средой и дифференциальной сканирующей калориметрии // Успехи современной биологии. 2021. Т 141. № 2. С. 164–171.

Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 672–681.

Михович Ж.Э., Пунегов В.В., Груздев И.В., Рубан Г.А., Зайнуллина К.С. Биохимическая характеристика свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.) при культивировании на севере // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19. № 2. С. 478–481.

Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А. и др. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии // Вестник БГСХА им. В.Р. Филиппова. 2015. Т. 38. № 1. С. 127–134.

Паутова Н.В. Особенности фенологического развития и адаптации лиственницы сибирской в условиях европейского Северо-Востока // Известия Самарского научного центра РАН. 2011 Т. 13 № 1. С. 1020–1023.

Пахарькова Н.В., Гетте И.Г., Андреева Е.Б., Сорокина Г.А. Особенности перехода в состояние зимнего покоя голосеменных и покрытосеменных древесных растений // Вестник КрасГАУ. 2013. № 6. С. 186–191.

Пахарькова Н.В., Михальчук Я.П., Андреева Е.Б. Влияние температурного фактора на зимний покой хвойных на территории заповедника “Столбы” // Вестник КрасГАУ. 2016. № 6. С. 9–14.

Романова И.М., Живетьев М.А., Дудаева Л.В., Граскова И.А. Динамика жирнокислотного состава и активности ацил-липидных десатураз в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в Иркутской области // Химия растительного сырья. 2016. № 2. С. 61.

Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука, 2007. 54 с.

Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 352 с.

Alberto F.J., Aitken S.N., Alia R. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations // Global Change Biology. 2013. V. 19. № 6. P. 1645–1661.

Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Berninger F. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata* // J. of Experimental Botany. 2007. V. 58. № 11. P. 302–305.

Durzan D.J. Arginine, scurvy, and Jacques Cartier's “tree of life” // J. of Ethnobiology and Ethnomedicine. 2009. № 5. P. 5. https://doi.org/10.1186/1746-4269-5-5

Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J. et al. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism // Planta. 2004. V. 218. № 4. P. 630–639.

Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. V. 72. № 1–2. P. 248.

Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J. Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications // Lipids in Plant and Algae Development. 2016. V. 1. P. 1–18.

Los D.A., Murata N. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals // Biochim Biophys Acta. 2004. № 1–2. P. 142–157.

Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions // Photosynthesis Research. 2013. № 2–3. P. 489–509.

Myking T. Interrelation between respiration and dormancy in buds of three hardwood species with different chilling requirements for dormancy release // Tress. 1998. V. 12. № 4. P. 224–229. https://doi.org/10.S004680050144

Oguist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants // Annual Review of Plant Biology. 2003. V. 54. № 1. P. 329–355.

Roosens N.H., Willen R., Li Y. et al. Proline metabolism in the wild-type and in a salt-tolerant mutant of Nicotiana plumbaginifolia studied by 13 C-nuclear magnetic resonance imaging // Plant Physiology. 1999. V. 121. P. 1290.

Sakai A. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds // Plant and Cell Physiology. 1979. V. 20. № 7. P. 1381.

Changes in Physiological and Biochemical Parameters in the Kidneys of Siberian Larch during the Change of Phenological Phases in the Middle Taiga of the Komi Republic

G. N. Tabalenkova*, R. V. Malyshev, M. S. Atojan

Institute of Biology Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

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

The paper includes the results of physiological and biochemical studies of *L. sibirica* vegetative buds in the taiga zone of the Komi Republic (Russia). The change in the phenological state of *L. sibirica* during the dormancy period and the transition to vegetative period is accompanied by a significant alteration of metabolism. In the autumn-winter period, the buds of *L. sibirica* synthesise a large amount of cryoprotective compounds such as soluble sugars, soluble protein and free amino acids. During this period, the buds also contain a considerable quantity of unsaturated fatty acids (about 60% of the sum of all fatty acids), mainly linoleic and oleic fatty acids. The beginning of the sap flow period is marked by a gradual increase in content of sugars and soluble proteins which reach tmaximum values towards the end of April. The fatty acid composition of the buds changed significantly. The content of the unsaturated FAs decreased significantly and the one of the saturated FAs increased, indicating the activation of a fatty acid synthase, the final product of which is palmitic acid. The water content and the share of freezing water in buds decreases to 45% and 16%, respectively, in December. The low water content and the presence of a significant fraction of non-freezing water allows us to be certain about the development of quite sufficient cryo-resistance in larch bud tissues against low negative temperatures in the autumn-winter period. The biochemical changes in the buds adapting to low temperatures are primarily aimed at changing the state of water whereby its phase transitions become relatively safe.

Keywords: Larix sibirica, soluble carbohydrates, protein, free amino acids, fatty acids, water content, phenological state.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the project No. 122040600021-4.

REFERENCES

Alaudinova E.V., Mironov P.V., Lipidy meristem lesoobrazuyushchikh khvoinykh porod tsentral'noi Sibiri v usloviyakh nizkotemperaturnoi adaptatsii. 2. Osobennosti metabolizma zhirnykh kislot fosfolipidov meristem *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. (Lipids of meristems of forest-forming coniferous species of central Siberia under conditions of low-temperature adaptation. 2. Features of metabolism of fatty acids of phospholipids of meristems of *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L.), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2009, No. 2, pp. 71–76.

Alaudinova E.V., Mironov P.V., Tarnopol'skaya V.V., Sirovetskaya D.V., Nizkomolekulyarnye uglevody vegetativnykh organov listvennitsy sibirskoi (Low-molecular carbohydrates of vegetative organs of Siberian larch), *Novye dostizheniya v khimii i khimicheskoi tekhnologii rastitel'nogo syr'ya* (New achievements in chemistry and chemical technology of plant raw materials), Proc. of the VII All-Russian Conf. with international participation, Barnaul, April 24–28, 2017, Barnaul, pp. 43–45.

Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V., Sezonnye izmeneniya soderzhaniya vody v meristematicheskikh tkanyakh pochek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. i ee raspredelenie v kletkakh (Seasonal changes in water content in meristematic tissues of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. buds and its distribution in cells), *Khvoinye boreal'noi zony*, XXIV, No. 4–5, 2007, pp. 487–491.

Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V., Vodorastvorimye veshchestva meristem pochek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L.: soderzhanie, sostav i svoistva pri formirovanii sostoyaniya nizkotemperaturnoi ustoichivosti (Water-soluble Substances of Bud Meristem of *Picea obovata* L. and *Pinus sólvestris* L.: Concentrations, Composition and Properties During the Formation of the State of Low-Temperature Stability), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2010, No. 2, pp. 227–333.

Alberto F.J., Aitken S.N., Alia R., Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations, *Global Change Biology*, 2013, Vol. 19, No. 6, pp. 1645–1661.

Arkhiv pogody v g. Syktyvkare (Past weather in Syktyvkar), available at: https://rp5.ru/ (March 10, 2023).

Berestovoi M.A., Pavlenko O.S., Goldenkova-Pavlova I.V., Desaturazy zhirnykh kislot rastenii: rol' v zhiznedeyatel'nosti rastenii i biotekhnologicheskii potentsial (Plant fatty acid desaturases: role in the life of plants and biotechnological potential), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2019, Vol. 139, No. 4, pp. 338–351.

Bradford M.M., A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding, *Analytical Biochemistry*, 1976, Vol. 72, No. 1–2, p. 248.

Duan B., Yang Y., Lu Y. et al., Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*, *J. of Experimental Botany*, 2007, Vol. 58, No. 11, pp. 302–305.

Durzan D.J., Arginine, scurvy, and Jacques Cartier's "tree of life", *J. of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 2009, No. 5, p. 5. https://doi.org/10.1186/1746-4269-5-5

Eprintsev A.T., Fedorina O.S., Bessmeltseva Y.S., Response of the malate dehydrogenase system of maize mesophyll and bundle sheath to salt stress, *Russian J. of Plant Physiology*, 2011, Vol. 58, No. 3, pp. 448–453.

Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J. et al., Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism, *Planta*, 2004, Vol. 218, No. 4, pp. 630–639.

Kuznetsov V.V., Shevyakova N.I., Prolin pri stresse: Biologicheskaya rol', metabolizm regulyatsiya (Proline under stress: biological role, metabolism, and regulation), *Fiziologiya rastenii*, 1999, Vol. 46, No. 2, pp. 274–289.

Lesa Respublika Komi (Forests of Komi Republic), Moscow: Dizain. Informatsiya. Kartografiya, 1999, pp. 87–90.

Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J., Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications, *Lipids in Plant and Algae Development*, 2016, Vol. 1, pp. 1–18.

Los' D.A., *Desaturazy zhirnykh kislot* (Fatty acid desaturases), Moscow: Nauchnyi mir, 2014, pp. 18–30.

Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I., Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions, *Photosynthesis Research*, 2013, No. 2–3, pp. 489–509.

Los D.A., Murata N., Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals, *Biochim Biophys Acta*, 2004, No. 1–2, pp. 142–157.

Los' D.A., Struktura, regulyatsiya ekspressii i funktsionirovanie desaturaz zhirnykh kislot (Structure, regulation of expression and function of fatty acid desaturases), *Uspekhi biologicheskoi khimii*, 2001, Vol. 41, pp. 163–198.

Makarenko S.P., Konenkina T.A., Suvorova G.G., Oskorbina M.V., Seasonal changes in the fatty acid composition of *Pinus sylvestris* needle lipids, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2014, Vol. 61, No. 1, pp. 119–123.

Malyshev R.V., Opredelenie svobodnoi i svyazannoi vody v rastitel'nykh tkanyakh s razlichnym osmoticheskim davleniem, sravnitel'nyi analiz metoda vysushivaniya nad vodootnimayushchei sredoi i differentsial'noi skaniruyushchei kalorimetrii (Definitions of Free and Bound Water in Plants, a Comparative Analysis of the Drying Method over a Dewatering Agent and Differential Scanning Calorimetry), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2021, Vol. 141, No. 2, pp. 164–171.

Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A., Bubolo L.S., Zubkova E.K., Seasonal structural and functional changes in the photosynthetic apparatus of evergreen conifers, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, Vol. 56, No. 5, pp. 607–615.

Mikhovich Zh.E., Punegov V.V., Gruzdev I.V., Ruban G.A., Zainullina K.S., Biokhimicheskaya kharakteristika sverbigi vostochnoi (*Bunias orientalis* L.) pri kul'tivirovanii na severe (Biochemical characteristic of *Bunias orientalis* L. plants at cultivation in the north), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2017, Vol. 19, No. 2, pp. 478–481.

Myking T., Interrelation between respiration and dormancy in buds of three hardwood species with different chilling requirements for dormancy release, *Tress*, 1998, Vol. 12, No. 4, pp. 224–229. https://doi.org/10.S004680050144

Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Chepalov V.A. et al., Svobodnye zhirnye kisloty i adaptatsiya organizmov k kholodnomu klimatu Yakutii (Free fatty acids and adaptation of organisms to the cold climate of Yakutia), *Vestnik BGSKhA im. V.R. Filippova*, 2015, Vol. 38, No. 1, pp. 127–134.

Oguist G., Huner N.P.A., Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants, *Annual Review of Plant Biology*, 2003, Vol. 54, No. 1, pp. 329–355.

Pakharkova N.V., Gette I.G., Andreeva E.B., Sorokina G.A., Osobennosti perekhoda v sostoyanie zimnego pokoya golosemennykh i pokrytosemennykh drevesnykh rastenii (The peculiarities of winter dormancy state transition of gymnosperm and angiosperm arboreal plants), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 6 (81), pp. 186–191.

Pakhar'kova N.V., Mikhal'chuk Ya.P., Andreeva E.B., Vliyanie temperaturnogo faktora na zimnii pokoi khvoinykh na territorii zapovednika "Stolby" (The influence of temperature factor on winter coniferous' dormancy in the reserve "Stolby"), *Vestnik KrasGAU*, 2016, No. 6, pp. 9–14.

Pautova N.V., Osobennosti fenologicheskogo razvitiya i adaptatsii listvennitsy sibirskoi v usloviyakh evropeiskogo Severo-Vostoka (Features of phenological development and adaptation of Siberian larch in the conditions of European Northeast), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2011, Vol. 13, No. 1, pp. 1020–1023.

Romanova I.M., Zhivet'ev M.A., Dudaeva L.V., Graskova I.A., Dinamika zhirnokislotnogo sostava i aktivnosti

atsil-lipidnykh desaturaz v khvoe *Pinus sylvestris* L., proizrastayushchei v Irkutskoi oblasti (Variation of fatty acid composition and activity of acyl-lipid desaturases of *Pinus sylvestris* L. needles, growing in the Irkutsk region), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2016, No. 2, p. 61.

Roosens N.H., Willen R., Li Y. et al., Proline metabolism in the wild-type and in a salt-tolerant mutant of *Nicotiana plumbaginifolia* studied by 13 C-nuclear magnetic resonance imaging, *Plant Physiology*, 1999, Vol. 121, p. 1290.

Sakai A., Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds, *Plant and Cell Physiology*, 1979, Vol. 20, No. 7, p. 1381.

Trunova T.I., *Rastenie i nizkotemperaturnyi stress* (Plant and low temperature stress), Moscow: Nauka, 2007, 54 p.

Tumanov I.I., *Fiziologiya zakalivaniya i morozostoikosti rastenii* (Physiology of hardening and frost resistance of plants), Moscow: Nauka, 1979, 350 p.

Vereshchagin A.G., *Lipidy v zhizni rastenii* (Lipids in the life of plants), Moscow: Nauka, 2007, 78 p.

Zhivet'ev M.A., Graskova I.A., Dudareva L.V. et al. Dinamika sezonnykh izmenenii zhirnokislotngo sostava, stepeni nenasyshchennosti zhirnykh kislot i aktivnosti atsil-lipidnykh desaturaz v tkanyakh nekotorykh lekarstvennykh rastenii, proizrastayushchikh v usloviyakh Predbaikal'ya (Dynamics of seasonal changes in fatty acid composition, degree of unsaturation of fatty acids and activity of acyl-lipid desaturases in tissues of some medicinal plants growing in the conditions of the Cis-Baikal region), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2011, No. 4, pp. 223–230.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2025, № 1, с. 136–144

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Litter Production and Decomposition in Dry Forests of East Nusa Tenggara, Indonesia

© 2025 г. A. A. Almulqu[a], *, D. Suratman[b], M. Halkis[c], M. Patabang[d], E. Renoat[a], F. X. Dako[a], A. Hafid[e]

[a]Department of Forestry, State Agricultural Polytechnic of Kupang, East Nusa Tenggara, Indonesia
[b]Department of Mathematics Education, Faculty of Teacher Training and Education, University of Tanjungpura, West Kalimantan, Indonesia
[c]Defence University, West Java, Indonesia
[d]Bogor Agricultural University, West Java, Indonesia
[e]Faculty of Forestry, University of Tadulako, Central Sulawesi, Indonesia

*E-mail: ahmadalmulqu@yahoo.com

Received February 21, 2022
Revised September 20, 2024
Accepted November 15, 2024

This 12-month long study explores the litterfall production and decomposition at four different sites in tropical dry forests of East Nusa Tenggara, Indonesia. The total litterfall, leaf litter and branch litter production values were found to be significantly different ($p < 0.05$) at all sites. The production of total litterfall, leaf litter, and branch litter was greater in Binafun (2778.125 $g \cdot m^{-2} \cdot year^{-1}$ and 2453.125 $g \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$) and Bonmuti (300.437 $g \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$). The annual mean litterfall decomposition rate followed the order of Binafun < Letkole < Bonmuti < Oelbanu ($p < 0.05$), which positively correlated with the monthly mean precipitation, mean humidity, and mean temperature. The turnover rate calculation indicated that the forest floor was replaced every year with a turnover time of 1.083 years.

Keyword: decomposition, dry forest, litterfall, turnover.

DOI: 10.31857/S0024114825010112 **EDN:** DRLPZC

Analysis of litterfall production and decomposition is important for understanding the cycling of nutrients in forest ecosystems (Giweta, 2020). All natural forest ecosystems depend on the cycling of nutrients to meet nutritional demands of growing plants (Grierson, Adams, 1999; Chakravarty et al., 2019). The nutrients are primarily transferred as leaves and other plant parts fall to the ground as litter, where they are subsequently leached by percolating water and decomposed by live organisms (Eaton et al., 1973). Litterfall represents the key process of transferring nutrients from aboveground biomass to the soil. The changes in litter nutrient concentration over time decisively affect plant nutrition (Vitousek, 1984). Litterfall is a large transitional nutrient bank that may interfere with the species composition, structure, and dynamics in communities and plays a key role in transfer of energy among trophic levels (Facelli, Pickett, 1991).

According to Aber et al. (1991) and González et al. (2020), litter production and decomposition are fundamental ecosystem processes and play key roles in the cycling of nutrients, in particular the turnover of carbon and nutrients in terrestrial ecosystems. Litter accumulation has profound implications in the cycling of nutrients at plantations. The fertility of soils under plantations can only be maintained or sustained for fairly long periods due to the plantations' capacity of recycling nutrients back into the soil via litterfall production and decomposition (Muoghalu, Odiwe, 2011).

In tropical forest ecosystems with nutrient-poor soils, litterfall production and decomposition processes are particularly important for the nutrient budget (Sundarapandian, Swamy, 1999). Determining the decomposition rate makes it possible to assess the humification process that involves conversion of biomass into humic substances that are relatively resistant to microbial decomposition and have a long turnover time. This is one of the pedogenic processes in carbon sequestration (Lal et al., 2003). Several studies have compared the litterfall in monocultures to the litterfall in natural forests (Yang et al., 2004), temperate and subtropical regions (Fekete et al., 2016; Huang et al., 2018; Nonghuloo et al., 2020), in the Neotropics (Capellesso et al. 2016, González-Rodríguez et al. 2019) and South Asia (Ahirwal et al. 2021). However, natural

forests generally have a more complex stand structure and differ in demographic dynamics, so it is difficult to infer effects of tree species richness by comparison with planted monocultures alone (Yang and Luo 2011).

How these processes work in tropical dry forests is relatively poorly known; in particular, there are no known published studies on litterfall production and decomposition in the tropical forests of East Nusa Tenggara, Indonesia. This study helps to address this gap by providing an analysis of litterfall production and decomposition rates at 4 sites of Mutis Timau Protected Forest Management Unit, a region representative of Mutis mountain conditions. Therefore, the present study is aimed at: (1) investigating the monthly variations of litter production in a tropical dry forest in the province of East Nusa Tenggara, Indonesia; (2) understanding the variations of litter decomposition; and (3) analyzing the litter decomposition rates of total litterfall, leaf litter, and branch litter of Mutis Timau Protected Forest Management Unit in East Nusa Tenggara, Indonesia.

MATERIAL AND METHODS

The study was carried out at the Mutis Timau Protected Forest Management Unit (Mutis Timau PFMU) which is covered by Kupang regency, Timor Tengah Selatan regency, and Timor Tengah Utara regency (90°20'00" – 90°45'10" S and 123°42'30" – 124°20'00" E) in Eastern Indonesia (Fig. 1). The data for this study was collected from 4 dry forest research sites named Binafun, Bonmuti, Letkole, and Oelbanu; each research site consists of two 10.000 m² plots. A detailed description of the research sites is shown in Table 1.

The research sites represent the dry forests of East Nusa Tenggara, Indonesia, whereas the surrounding areas are the wettest areas on the island of Timor where it rains almost every month with the highest frequency of rainfall occurring from November to July, temperatures ranging between 14–29°C with possible decrease of up to 9°C under extreme conditions. High-speed winds occur from November to March. About 71% area are hilly (15–30% slope) to mountainous (>30% slope). The high-intensity rainfall (2000–3000 mm·yr^{-1}) can be observed during the rainy season (Fisher et al., 1999; Kuswanto et al., 2021).

Eight traps were placed at every site in Binafun, Bonmuti, Letkole, and Oelbanu. Litterfall was collected every month from all traps in the course of a year. Litterfall was sorted into two categories: leaf litter and branch litter. The monthly litter production (g·m^{-2}) was calculated for every plot. Branch and leaf litter decomposition was studied using the standard litter-bag technique (Falconer et al., 1933). One hundred grams of dry mass consisting of leaf and branch litter were collected in litter bags and randomly placed on the soil surface. In total, we collected 48 bags of leaf litter and 48 bags of branch litter. Four litter bags per month were brought back to the laboratory. To get the constant weight, the collected litter was oven-dried at 80°C for 48 hours.

The annual decomposition quotient (*KL*) was calculated for leaf and branch litter using the formula (1):

$$KL = \frac{l}{X}, \quad (1)$$

where *l* means the annual litter input to the forest floor and *X* means the average standing crop of litter (Olson, 1963).

The decomposition constant of each species' leaf litter was calculated using the formula (2):

$$K_t = -\ln\frac{X_t}{X_0}, \quad (2)$$

where K_t means a constant of overall fractional loss rate, X_0 means the original mass, and X_t means the mass remaining at time *t* (Olson, 1963).

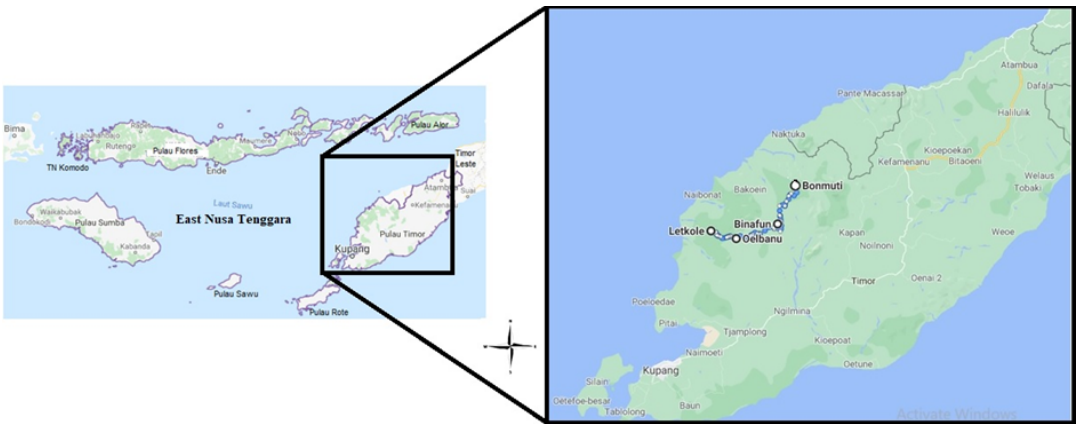


Fig. 1. Research site location.

Table 1. Research site description

Indicator	Village			
	Binafun	**Bonmuti**	**Letkole**	**Oelbanu**
District	Amfoang Tengah	Amfoang Tengah	Amfoang Barat Daya	Amfoang Selatan
Long S	09°39'12.22"	09°37'46.50"	09°41'02.62"	09°42'28.59"
Latitude E	124°01'421.16"	124°91'27.92"	123°48'	123°53'04.82"
Geology[a]	Mixed volcanic and limestone rock	Mixed volcanic and limestone rock	Mixed volcanic and limestone rock	Mixed volcanic and limestone rock
Rainfall[b], mm·yr^{-1}	1301	1405	1203	1254
Temperature[b], °C	24.1	21.4	26.4	25.3
Slope, °	0–14	0–26	0–10	0–12
Elevation, m	513–635	631–1007	122–125	310–636
Driest month[b]	September (5 mm)	August (12 mm)	September (3 mm)	September (4 mm)
Wettest month[b]	January (280 mm)	January (263 mm)	January (307 mm)	January (301 mm)
Highest temperature[b]	25.4°C (November)	22.7°C (November)	27.6°C (November)	26.6°C (November)
Lowest temperature[b]	22.6°C (July)	19.7°C (July)	25.0°C (July)	23.9°C (July)
Dry periods	June–October	June–September	May–October	May–October
Rain periods	December–May	October–May	September–April	December–April
Density, stem·ha^{-1}	285.5	249	524.5	355.5
Basal area, m^2·ha^{-1}	27.53	12.295	21.135	18.93
Species richness	7.995	4.655	9.995	4.935
Number of species based on DBH size:				
4.5–11.5 cm	22	16	36	36
11.5–18.5 cm	19	15	22	22
18.5–25.5 cm	30	33	53	74
25.5 cm	11	6	18	23

Note: [a)] Fisher et al. (1999), [b)] BPS (2016).

The turnover rate (K) of litter was calculated indirectly according to Olson (1963) using the formula (3):

$$K = \frac{A}{A+F}, \quad (3)$$

where: A is the annual increment of litter, i.e. annual litterfall and F is the annual averages across months.

Turnover time (t) is the reciprocal of the turnover rate $t = \frac{1}{K}$.

The monthly total litterfall, leaf litter and branch litter production, annual variation of litter production, and the weight of litter remaining for twelve months at the research sites were analyzed using a one-way ANOVA, and the means were compared with the Tukey HSD test at a 5% probability level.

RESULTS AND DISCUSSION

In this study, litterfall production at the research sites varied from 360 to 2778.125 g·m^{-2}·yr^{-1} (Figs. 2–5). Monthly total litterfall, leaf litter and branch litter production values were significantly different ($p < 0.05$) at all sites. The greatest total litterfall, leaf litter and branch litter production values were recorded in Binafun (2778.125 g·m^{-2}·yr^{-1} and 2453.125 g·m^{-2}·yr^{-1}) and Bonmuti (300.437 g·m^{-2}·yr^{-1}) whereas the lowest total litterfall, leaf litter and branch litter production values of 360 g·m^{-2}·yr^{-1}, 229.687 g·m^{-2}·yr^{-1} and 102 g·m^{-2}·yr^{-1} were recorded in Letkole and Bonmuti.

The litterfall occurred throughout the year; most of the litter fell between June and October with only

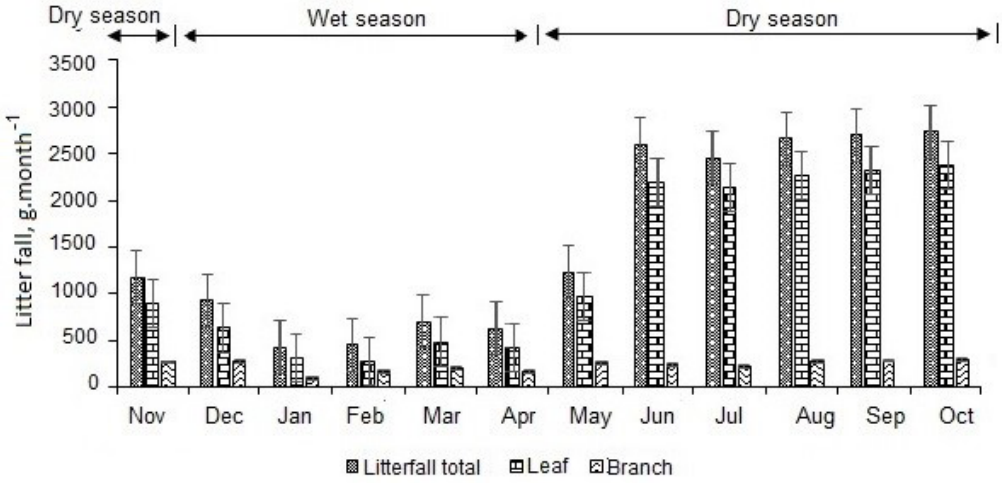


Fig. 2. Monthly litterfall in the dry forest of Binafun.

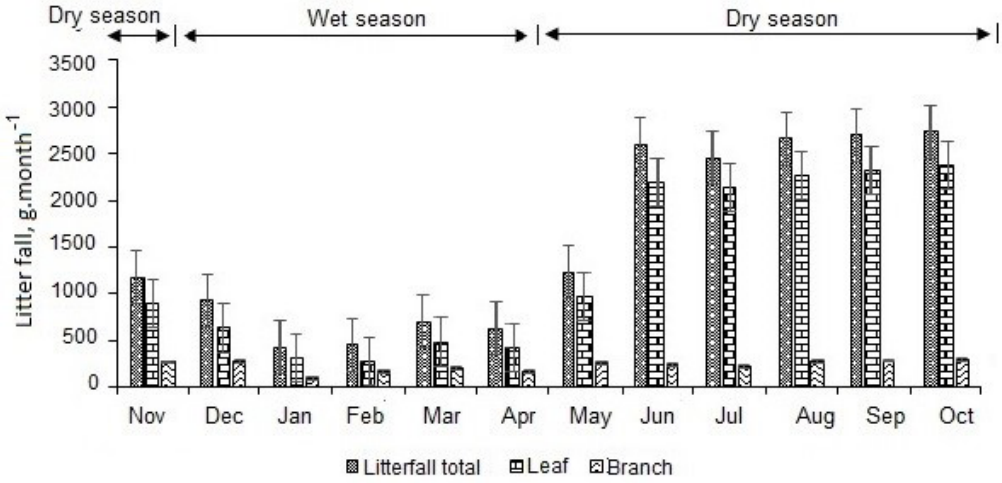


Fig. 3. Monthly litterfall in the dry forest of Bonmuti.

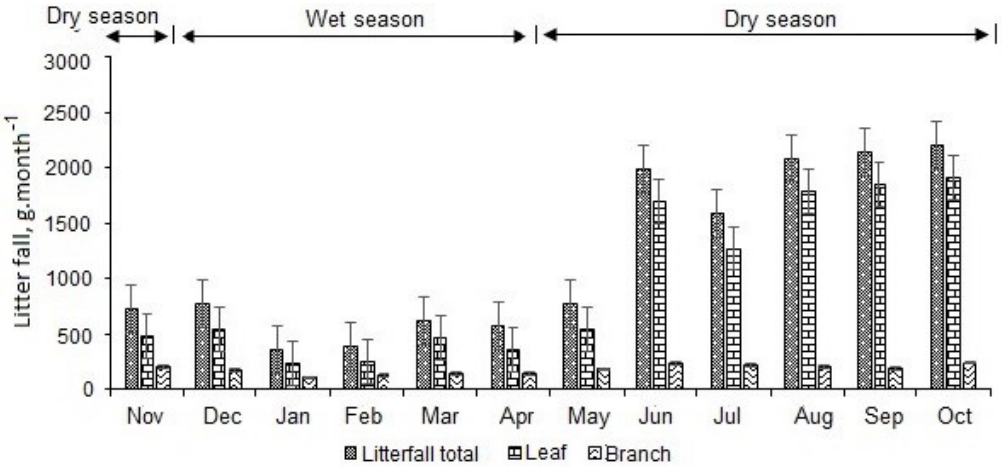


Fig. 4. Monthly litterfall in the dry forest of Letkole.

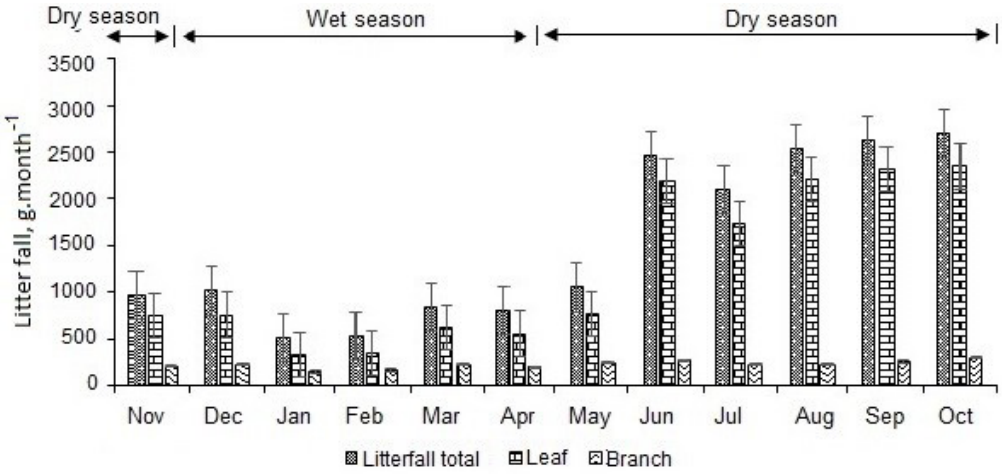


Fig. 5. Monthly litterfall in the dry forest of Oelbanu.

a small fraction of it falling between November and May for each research site. At all research sites, the higher peak occurred in the dry season (September – October) and the minor peak also occurred in the middle-late rain season (January – February). Leaf litter and branch litter values showed similar seasonal patterns compared to the total litterfall (Figs. 2–5).

The annual variation of litter production during the 1-year period was different among the four forest sites (Table 2). The lowest annual mean leaf and branch litter value was found in Letkole (950.4 g·ha^{-1}·yr^{-1} and 181.4 g·ha^{-1}·yr^{-1}) (Table 2). Correspondingly, the ratio of maximum to minimum leaf litter and total litter over the 1-year period showed the same order of Binafun (9.3 and 6.7) > Bonmuti (8.3 and 6.4) > Letkole (8.3 and 6.4) > Oelbanu (7.0 and 5.0), and Bonmuti (2.9) > Letkole (2.2) > Binafun (2.1) > Oelbanu (2.0) for branch litter. The annual variation of litterfall components varied among the research sites. The greatest coefficient of variation for leaf litter (69.5%), branch litter (24.3%), and total litter (61.4%) was found in Letkole, Bonmuti, and Letkole, respectively (Table 2).

The litter weight remaining during the 12-month incubation had a significantly different pattern among research sites ($p < 0.05$). The decrease rate of the mass remaining in Oelbanu was faster than in Binafun, Bonmuti, and Letkole during the time, particularly in December, January, February, April, May, June, September, and October (Fig. 6).

The rates of total litterfall, leaf litter and branch litter decomposition ranged between 0.5 and 43.1 g·month^{-1}, with the highest (leaf) and lowest (branch) litter decomposition in Oelbanu. In general, leaf litter showed the higher average decomposition rate than branch litter (Table 3).

In the present study, monthly mean litter decomposition components positively correlated

Table 2. Annual mean litterfall and its components (g·ha^{-1}·yr^{-1}) averaged over the 12-month study period

Research sites and indicators	Leaf	Branch	Total
Binafun			
Mean, g·ha^{-1}·yr^{-1}	1 258.4	218.6	1 477.0
Fraction, %	88.9	11.1	100
Coefficients of variation, %	67.8	19.9	59.7
Ratio (max/min)	9.4	2.1	6.8
Bonmuti			
Mean, g·ha^{-1}·yr^{-1}	1 275.4	231.2	1 506.7
Fraction, %	88.8	11.2	100
Coefficients of variation, %	67.1	24.3	59.3
Ratio (max/min)	8.4	2.9	6.5
Letkole			
Mean, g·ha^{-1}·yr^{-1}	950.4	181.4	1 131.8
Fraction, %	88.8	11.2	100
Coefficients of variation, %	69.5	22.9	61.4
Ratio (max/min)	8.3	2.3	6.4
Oelbanu			
Mean, g·ha^{-1}·yr^{-1}	1 243.1	222.5	1 465.6
Fraction, %	88.8	11.2	100
Coefficients of variation, %	64.0	18.2	56.5
Ratio (max/min)	7.0	2.0	5.5

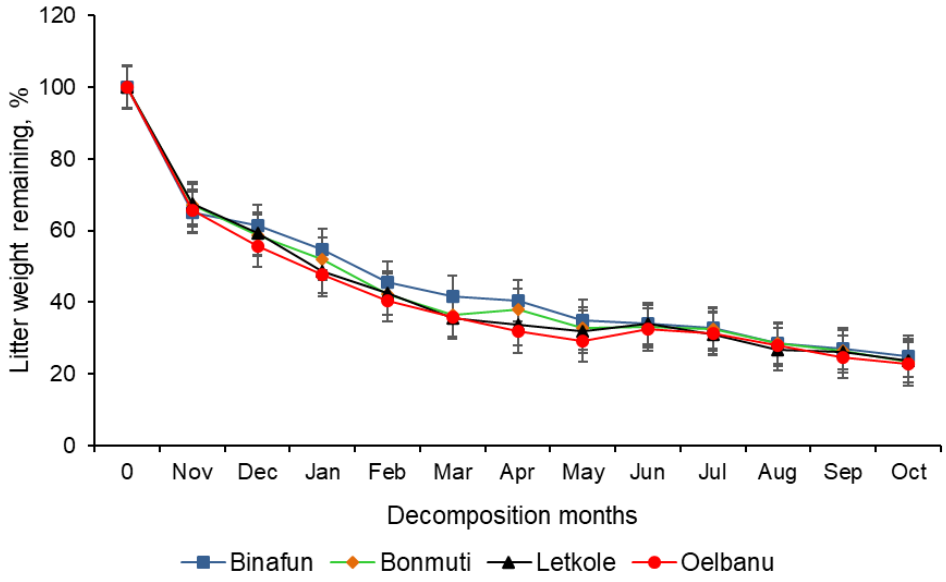


Fig. 6. Percentage of litterfall mass remaining.

Table 3. Litter decomposition rate (g·month^{-1}) at all research sites and litter components

Research site and litter components	Month											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Binafun												
Leaf	41.9	20.6	12.4	7.8	5.7	4.6	3.5	3.0	2.5	1.9	1.7	1.5
Branch	23.1	9.2	3.0	2.0	2.6	2.1	1.5	1.3	1.1	0.9	0.8	0.6
Total	65.0	29.8	15.4	9.8	8.3	6.7	5	4.3	3.6	2.8	2.5	2.1
Bonmuti												
Leaf	42.5	19.5	11.7	7.8	5.0	4.2	3.3	2.9	2.5	2.0	1.7	1.4
Branch	24.5	9.6	3.1	1.7	2.3	2.1	1.4	1.2	1.1	0.9	0.7	0.6
Total	67.0	29.1	14.8	9.5	7.3	6.3	4.7	4.1	3.6	2.9	2.4	2.0
Letkole												
Leaf	42.9	19.1	11.2	7.4	4.9	3.8	3.1	2.9	2.4	1.8	1.7	1.4
Branch	21.7	8.4	1.3	1.1	2.1	1.8	1.4	1.3	1.1	0.9	0.7	0.6
Total	64.6	27.5	12.5	8.5	7.0	5.6	4.5	4.2	3.5	2.7	2.4	2.0
Oelbanu												
Leaf	43.1	18.5	10.7	7.4	5.0	3.5	2.6	2.7	2.3	1.9	1.6	1.4
Branch	21.0	9.0	2.4	1.6	2.0	1.8	1.6	1.4	1.1	0.9	0.7	0.5
Total	64.1	27.5	13.1	9.0	7.0	5.3	4.2	4.1	3.4	2.8	2.3	1.9

The annual mean decomposition quotient (*KL*) of the leaf and branch litter in Oelbanu (1.4 ± 0.8 and 1.5 ± 0.8) was significantly higher than that of the leaf and branch litter at other sites (Table 4). The turnover rate calculation indicated that about 75.2% (Binafun), 76.5 % (Bonmuti), 76.3% (Letkole) and 77.2% (Oelbanu) of the forest floor was replaced every year with a turnover time of 1.08 years.

Table 4. Annual decomposition quotient (KL) for leaf, branch, and total litter components

Litter components	Annual decomposition quotient			
	Binafun	Bonmuti	Letkole	Oelbanu
Leaf	1.3 ± 0.8	1.3 ± 0.8	1.3 ± 0.8	1.4 ± 0.8
Branch	1.5 ± 0.7	1.5 ± 0.7	1.5 ± 0.7	1.5 ± 0.8
Total	2.8 ± 1.6	2.8 ± 1.6	2.8 ± 1.6	2.8 ± 1.5

Table 5. Pearson's correlation coefficient (*r*) between coefficients of mean climatic variables and monthly mean litter decomposition components measured at all research sites

Research sites and indicators	Monthly mean precipitation, mm	Monthly mean humidity, %	Monthly mean temperature, °C
Binafun			
Leaf	0.603**	0.611**	0.489*
Branch	0.496*	0.511*	0.494*
Total	0.565*	0.576*	0.493*
Bonmuti			
Leaf	0.570*	0.537*	0.441*
Branch	0.357*	0.352*	0.499*
Total	0.492*	0.470*	0.468*
Letkole			
Leaf	0.525*	0.510*	0.474*
Branch	0.345*	0.394*	0.469*
Total	0.458*	0.468*	0.475*
Oelbanu			
Leaf	0.508*	0.493*	0.454*
Branch	0.331*	0.361*	0.438*
Total	0.451*	0.452*	0.454*

Note: *$p < 0.05$; **$p < 0.01$; ***$p < 0.001$; ns > 0.05 (not significant).

with the monthly mean precipitation, monthly mean humidity, and monthly mean temperature (Table 5). Specifically, leaf litter in Binafun showed strong positive correlations with monthly mean precipitation (0.603) and monthly mean humidity (0.611).

The litterfall in this study was the highest from June to October, and about 70% of total litterfall occurred during said period. The same marked seasonality in the amount of litterfall that was the highest during the dry season and lowest during the rainy season, which was reported for *T. cacao* plantations in Malaysia (Ling, 1986) and India (Sreekala et al. 2001), a secondary rain forest in Nigeria (Odiwe, Muoghalu, 2003), West Africa tropical rain forests (John, 1973) and three types of land in the Bengkulu protection forest in Indonesia (Apriyanto et al., 2021).

In Letkole, our results do not correlate with the conclusion drawn by Stohlgren (1988), Starr et al. (2005), Goma-Tchimbakala and Bernhard-Reversat (2006). According to Stohlgren (1988), the annual litterfall can be predicted by a function derived from the individual tree basal area and live crown ratio. Litterfall production in natural forests is strongly influenced by the stand basal area, age structure, stem volume, latitude, season, and climatic factor (Starr et al., 2005; Goma-Tchimbakala, Bernhard-Reversat, 2006). Litterfall production in natural forests (13.67 $t \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$) is higher than in primary forests of Ghana (8 $t \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$) (Owusu-Sekyere et al., 2006).

The present results can be explained by annual cycles of moisture and temperature. Leaf litter would occur to avoid seasonal moisture and temperature stress during the dry season (Hardiwinoto et al., 1996). As mentioned above, the annual litterfall in the dry dipterocarp forest occurred in the dry season because trees had to adapt to the dry air by shedding their leaves to reduce evaporation, so the amount of litterfall in this period is high. Pascal (1988) also reported that heavy leaf litter occurred during the dry season in the evergreen forests of Attappadi, Western Ghats, and India. This pattern can be explained by annual cycles of moisture and temperature. In the wet period which has high moisture content in the air, the trees do not need to reduce evaporation, so the amount of litterfall is low (Hanpattanakit, Chidthaisong, 2012). In addition, water stress could cause the production of abscisic acid in the foliage of plants which could stimulate senescence of leaves and other parts (Landsberg, Gower, 1997).

Previous studies have shown that several factors, such as nutrient availability and temperature, may affect litter decomposition (Webster, Benfield, 1986). Our results are similar to those previously found. Many authors have concluded that decomposition rates vary as a function of temperature, moisture, and quality of litterfall material, as indicated by nutrient concentration and lignin content in the structural tissues (Garkoti, Singh, 1995). Studies have shown that litter decomposition positively correlated with high N and P concentrations and negatively correlated with high lignin and tannins levels in the litter (Aerts, 1997). High nutrient concentrations positively affect fungal and bacterial colonization, while lignin and tannins inhibit microbial growth (Webster, Benfield, 1986). The high cellulose and lignin content contribute to reducing the rate of litter decomposition because of the difficulty of breaking down the carbon bonds (Fioretto et al., 2005). Litter decomposition is often negatively related to its initial lignin content (Vivanco, Austin, 2008).

The turnover time of litter mass in the present study (1.08 years) is higher than in tropical broadleaf semi-deciduous forests (0.37 years), tropical broadleaf deciduous forests (0.94 years) (Brown, Lugo, 1982) but much lower than that in tropical broadleaf evergreen forests (2.41 years) (Vogt et al., 1986). The decomposition rates obtained in our study (0.54–1.46) are relatively low yet fall within the upper range of decomposition rates previously recorded for tropical rainforests (1.0–3.3) (Anderson, Swift, 1983).

CONCLUSION

It can be concluded that the Binafun forest had the higher litterfall production than Bonmuti, Letkole, and Oelbanu forests. The litterfall production at the research sites were influenced by climatic factors. Leaf litter showed a major contribution to the total litterfall, as found by many authors for tropical forests. Decomposition rates were strongly affected by precipitation, humidity, and temperature, which may be driven by decomposers being more active at high temperatures.

REFERENCES

Aber J.D., Melillo J.M., Nadelhoffer K.J., Paster J., Boone R.D. Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems // Ecology Application. 1991. V. 1. P. 303–315. https://doi.org/10.2307/1941759

Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship // Oikos. 1997. V. 79. P. 439–449.

Ahirwal J., Saha P., Nath A., Nath A.J., Deb S., Sahoo U.K. 2021. Forests litter dynamics and environmental patterns in the Indian Himalayan region // Forest Ecology and Management. 2021. V. 499. Paper 119612.

Anderson J.M., Swift M.J. 1983. Decomposition in tropical forests // Sutton S.L., Whitmore T.C., Chadwick A.C. (Eds). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Oxford: Blackwell Scientific, 2003. P. 287–309.

Apriyanto E., Hidayat F., Nugroho P.B.A., Tarigan I. 2021. Litterfall production and decomposition in three types of land use in Bengkulu protection forest // Planta Tropika: J. Agrosains. 2021. V. 9. P. 35–41. https://doi.org/10.18196/pt.v9i1.4019

BPS 2016. Kupang Regency in figures. BPS – Statistics of Kupang Regency. Kupang. 284 p. (in Indonesian).

Brown S., Lugo A.E. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle // Biotropica. 1982. V. 14. P. 61–187.

Capellesso E.S., Scrovonski K.L., Zanin E.M. et al. Effects of forest structure on litter production, soil chemical composition and litter-soil interactions // Acta Botanica Brasilica. 2016. V. 30. P. 329–335.

Chakravarty S., Rai P., Pala N.A., Vineeta V., Shukla G. Litter production and decomposition in tropical forest // Bhadouria R., Tripathi S., Srivastava P., Singh P. (Eds). Handbook of Research on the Conservation and Restoration of Tropical Dry Forests. Hershey PA USA: IGI Global, 2019. 465 p.

Eaton J.S., Likens G.E., Bormann F.H. Throughfall and stemflow chemistry in a northern hardwood forest // Journal of Ecology. 1973. V. 61. P. 495–508.

Facelli J.M., Pickett S.T.A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure // The Botanical Review. 1991. V. 57. P. 1–32. https://doi.org/10.1007/BF02858763

Falconer G.J., Wright J.W., Beall H.W. The decomposition of certain types of fresh litter under field conditions // American Journal of Botany. 1933. V. 20. P. 196–203.

Fekete I., Varga C., Biró B. et al. The effects of litter production and litter depth on soil microclimate in a central European deciduous forest // Plant Soil. 2016. V. 398. P. 291–300.

Fioretto A., Di Nardo C., Papa S., Fuggi A. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem // Soil Biology and Biochemistry. 2005. V. 37. P. 1083–1091. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.11.007

Fisher L., Moeliono I., Wodicka S. The Nusa Tenggara uplands, Indonesia: Multiple-site lessons in conflict management. Chapter 3 // Buckles D (Ed.). Cultivating Peace: Conflict and Collaboration in Natural Resource Management. International Development Research Centre and World Bank, 1999. P. 1–12.

Garkoti S.C., Singh S.P. Forest floor mass, litterfall and nutrient return in Central Himalayan high altitude forests // Plant Ecology. 1995. V. 120. P. 33–48. https://doi.org/10.1007/BF00033456

Giweta M. Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review // J. of Ecology and Environment. 2020. V. 44. P. 1–9. https://doi.org/10.1186/s41610-020-0151-2

Goma-Tchimbakala J., Bernhard-Reversat F. Comparison of litter dynamics in three plantations of an indigenous timber-tree species (*Terminalia superba*) and a natural tropical forest in Mayombe, Congo // Forest Ecology and Management. 2006. V. 229. P. 304–313. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.009

González-Rodríguez H., López-Hernández J.M., Ramírez-Lozano R.G. et al. Litterfall deposition and nutrient return in pine-oak forests and scrublands in northeastern Mexico // Madera y Bosques. 2019. V. 25. Paper e2531514.

González I., Sixto H., Rodríguez-Soalleiro R., Oliveira N. Nutrient contribution of litterfall in a short rotation plantation of pure or mixed plots of *Populus alba* L. and *Robinia pseudoacacia* L. // Forests. 2020. V. 11. Paper 1133.

Grierson P.F., Addams M.A. Nutrient cycling and growth in forest ecosystems of south western Australia: Relevance to agricultural landscapes // Agroforestry Systems. 1999. V. 45. P. 215–244. https://doi.org/10.1023/A:1006267604313

Hanpattanakit P., Chidthaisong A. Litter production and decomposition in dry dipterocarp forest and their responses to climatic factors // GMSARN International Journal. 2012. V. 6. P. 169–174.

Hardiwinoto S., Arianto D., Okimori Y. Litter production and nutrient input of logged over forest in the tropical rain forest of Jambi, Sumatra // Proceeding of the FORTPOP' 96: Tropical Forestry in the 21st century. Kasetsart University, Bangkok, 1996. P. 48–58.

Huang Y., Ma K., Niklaus P.A., Schmid B. Leaf-litter overyielding in a forest biodiversity experiment in subtropical China // Forest Ecosystems. 2018. V. 5. P. 1–9.

John D.M. Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa // Oikos. 1973. V. 24. P. 430–435. https://doi.org/10.2307/3543819

Kuswanto H., Puspa A.W., Ahmad I.S., Hibatullah F. 2021. Drought analysis in East Nusa Tenggara (Indonesia) using regional frequency analysis // Hindawi: The Scientific World J.. 2021. P. 1–10. https://doi.org/10.1155/2021/6626102

Lal R., Follet R.F., Kimble J.M. Achieving soil carbon sequestration in the United States: A challenge to the policy makers // Soil Science. 2003. V. 168). P. 827–845. https://doi.org/10.1097/01.ss.0000106407.84926.6b

Landsberg J.J., Gower S.T. Applications of Physiological Ecology to Forest Management. New York: Academic Press, 1997. 354 p.

Ling A.H. Litter production and nutrient cycling in mature cocoa plantation on island soils of Peninsular Malaysia // Puushparajah E., Chew P.S. (Eds). Proceedings of the International Conference on Cocoa and Coconuts, Kuala Lumpur. Kuala Lumpur: Incorporated Society of Planters, 1986. P. 451–465.

Muoghalu J.I., Odiwe A.I. Litter production and decomposition in cacao (*Theobroma cacao*) and kolanut (*Cola nitida*) plantation, Kuala Lumpur // Ecotropica. 2011.: V. 17. P. 79–90.

Nonghuloo I.M., Kharbhih S., Suchiang B.R. et al. Production, decomposition and nutrient contents of litter in subtropical broadleaved forest surpass those in coniferous forest, Meghalaya // Tropical Ecology. 2020. V. 61. P. 5–12.

Odiwe A.I., Muoghalu J.I. 2003. Litterfall dynamics and forest floor litter as influenced by fire in a secondary lowland rain forest in Nigeria // Tropical Ecology. 2003. V. 44. P. 243–251.

Olson J.S. Energy Storage and Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems // Ecology. 1963. V. 44. P. 322–331. https://doi.org/10.2307/1932179

Owusu-Sekyere E., Cobbina J., Wakatsuki T. Nutrient cycling in primary, secondary forests and cacao plantation in the Ashanti Region, Ghana // West Africa J. of Applied Ecology. 2006. V. 9. P. 10–18. https://doi.org/10.4314/wajae.v9i1.45680

Pascal J.-P. 1988. Wet Evergreen Forests of the Western Ghats of India: Ecology, Structure, Floristic Composition and Succession. Travaux de la section scientifique et technique no 20 bis, Institut Français de Pondichéry, Inde. 345 p.

Sreekala N.V., Mercy G.P.S., John R., Nair R.V. Seasonal variation in elemental composition of cocoa litter under shaded and open conditions // J. of Tropical Agriculture. 2001. V. 39. P. 186–189.

Starr M., Saarsalmi A., Hokkanen T., Merilä P., Helmisaari H.S. Models of litterfall production for Scots pine (Pinus sylvestris L.) in Finland using stand, site and climate factors // Forest Ecology Management. 2005. V. 205. P. 215–225. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.047

Stohlgren T.J. Litter dynamics in two Sierran mixed conifer forests. I. Litterfall and decomposition rates // Canadian J. of Forest Research. 1988. V. 18. P. 1127–1135. https://doi.org/10.1139/x88-174

Sundarapandian S.M., Swamy P.S. 1999. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India // Forest Ecology and Management. 1999. V. 123. P. 231–244. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00062-6

Vitousek P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests // Ecology. 1984. V. 65. P. 285–298. https://doi.org/10.2307/1939481

Vivanco L., Austin A.T. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina // J. of Ecology. 2008. V. 96. P. 727–736. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01393.x

Vogt K.A., Grier C.C., Vogt D.J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests // Advances in Ecological Research. 1986. V. 15. P. 303–377. https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60122-1

Webster J.R., Benfield E.F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems // Annual Review of Ecology and Systematics. 1986. V. 17. P. 567–594. https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003031

Yang Y.H., Luo Y.Q. Carbon: Nitrogen stoichiometry in forest ecosystems during stand development // Global Ecology and Biogeography. 2011. V. 20. P. 354–361. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00602.x

Yang Y.S., Guo J.F., Chen G.S. et al. 2004. Litterfall, nutrient return, and leaf-litter decomposition in four plantations compared with a natural forest in subtropical China // Annal of Forest Science. 2004. V. 61. P. 465–476. https://doi.org/10.1051/forest:2004040

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЗА 2024 ГОД

Автор(ы), название	Номер	Стр.
Ананин А.А. См. Ананина Т.Л., Ананин А.А.	4	412–420
Ананина Т.Л., Ананин А.А. Циклические процессы в популяциях жужелицы моховика короткокрылого в Северном Прибайкалье	4	412–420
Андреев А.В. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Бабий К.А. См. Голованова Е.В. и др.	4	349–365
Бажа С.Н. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Безуглова О.С. См. Корбань В.А. и др.	1	60–69
Белоусова А.П. Влияние ландшафтных условий на динамику зарастания лесом бывших сельскохозяйственных угодий Пермского края.	1	43–51
Беляева Е.А. См. Молчанов А.Г., Беляева Е.А.	2	163–172
Бенедиктова А.И. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533
Биганова С.Г. См. Сухоруких Ю.И., Биганова С.Г.	5	511–518
Бобкова К.С., Лиханова Н.В. Круговорот элементов минерального питания в коренном среднетаежном долгомошно-сфагновом ельнике Республики Коми	1	3–15
Богатырев Л.Г., Кузнецов В.А., Телеснина В.М., Семенюк О.В., Бенедиктова А.И., Земсков Ф.И., Карпухин М.М., Демин В.В. Комплексный подход к изучению лесной подстилки хвойных и хвойно-широколиственных лесов	5	519–533
Богданов Е.А. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Богоутдинов Д.З. См. Гирсова Н.В. и др.	2	214–220
Борников А.В. См. Усольцев В.А. и др.	2	141–153
Брынцев В.А. См. Мерзленко М.Д. и др.	1	38–42
Быховец С.С. См. Шанин В.Н. и др.	2	126–140
Валяева Н.А. См. Вомперский С.Э. и др.	2	115–125
Вомперский С.Э., Сирин А.А., Глухова Т.В., Цыганова О.П., Валяева Н.А. Оценка пула углерода болот по субъектам Российской Федерации	2	115–125
Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е., Нестеркова Д.В., Золотарев М.П., Созонтов А.Н. Роль крупных древесных остатков в выживании почвенной макрофауны на загрязненных металлами территориях Среднего Урала	4	297–320
Вшивкова Т.С. Беспозвоночные – деструкторы листового опада в лесных водотоках Дальнего Востока России	4	421–446
Габитова А.А. См. Ишбирдина Л.М. и др.	3	265–274
Гарбарук Д.К. См. Углянец А.В., Гарбарук Д.К.	5	534–544
Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Оценка распространения субэндемичных видов дождевых червей горных лесов Северо-Западного Кавказа при различных сценариях климатических изменений	4	321–332
Гераськина А.П. См. Шевченко Н.Е., Гераськина А.П.	5	462–478
Гирсова Н.В., Богоутдинов Д.З., Молчанов А.Г., Кастальева Т.Б. Обнаружение фитоплазмы группы 16SrXXI в сосне обыкновенной и сосне горной. С. 214-220.	2	214–220
Глазунов Ю.Б., Коротков С.А., Лежнев Д.В., Титовец А.В. Формирование сосняков сложных в Серебряноборском опытном лесничестве	6	595–603

Глухова Т.В. См. Вомперский С.Э. и др.	2	115–125
Глухова Т.В. См. Егоров А.А., Глухова Т.В.	6	617–625
Глухова Т.В. См. Покоева М.В. и др.	3	247–254
Глухова Т.В. См. Стороженко В.Г., Глухова Т.В.	5	449–461
Глушко С.Г. См. Прохоренко Н.Б. и др.	2	173–186
Голованова Е.В., Романчук Р.Р., Щербаков В.Е., Князев С.Ю., Бабий К.А. Распространение и численность европейских видов дождевых червей в лесах Прииртышья	4	349–365
Горбов С.Н. См. Корбань В.А. и др.	1	60–69
Горбунова В.Д., Менщиков С.Л. Связь химического состава листьев березы повислой с жизненным состоянием древостоя в градиенте загрязнения комбината «Карабашмедь»	3	275–284
Гребенников М.Е. См. Воробейчик Е.Л. и др.	4	297–320
Гудзенко Е.О. См. Корбань В.А. и др.	1	60–69
Гульбе Я.И. См. Стороженко В.Г., Гульбе Я.И.	2	154–162
Данжалова Е.В. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Демин В.В. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533
Дробышев Ю.И. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Егоров А.А., Глухова Т.В. Изменение структуры древостоя на осушенном болоте за 50 лет на Западнодвинском лесоболотном стационаре в Тверской области	6	617–625
Елекешева М.М. См. Сапанов М.К. и др.	6	626–639
Епанчинцева А.П. См. Лихенко Н.Н. и др.	1	52–59
Ермаков А.И. См. Воробейчик Е.Л. и др.	4	297–320
Ермолов С.А. Структура комплексов дождевых червей лесного валежника лесостепного Приобья в умеренный и засушливый летние сезоны	4	384–397
Есюнин С.Л. См. Хобракова Л.Ц. и др.	4	398–411
Замолодчиков Д.Г. История лесоклиматических проектов в России	3	285–290
Земсков Ф.И. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533
Золотарев М.П. См. Воробейчик Е.Л. и др.	4	297–320
Иванов А.В. См. Марченко А.А., Иванов А.В.	5	500–510
Ишбирдина Л.М., Тимерьянов А.Ш., Одинцов Г.Е., Габитова А.А. Флора лесополос с березой повислой в окрестностях города Уфы	3	265–274
Калаев В.Н. См. Корниенко В.О., Калаев В.Н.	1	70–78
Капица Е.А. См. Корепин А.А. и др.	1	26–37
Капица Е.А. См. Ромашкин И.В. и др.	5	553–575
Капко Т.Н. См. Лихенко Н.Н. и др.	1	52–59
Каплина Н.Ф. Долгопериодные колебания радиального прироста и жизненного остояния дуба черешчатого в Теллермановских дубравах	6	604–616
Карпухин М.М. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533

Кастальева Т.Б. См. Гирсова Н.В. и др.	2	214–220
Керимова И.Г. См. Рапопорт И.Б. и др.	4	333–348
Кикеева А.В., Ромашкин И.В., Крышень А.М. Распределение подроста ели обыкновенной в коренных среднетаежных ельниках	3	233–246
Ким-Кашменская М.Н. Влияние ландшафта и климата на численность дождевых червей в лесных экосистемах юго-востока Западной Сибири	4	366–383
Князев С.Ю. См. Голованова Е.В. и др.	4	349–365
Ковалева Н.М. См. Собачкин Р.С., Ковалева Н.М.	2	187–196
Коженкова А.А. См. Мерзленко М.Д. и др.	1	38–42
Комарова Т.А. См. Прохоренко Н.Б. и др.	2	173–186
Корбань В.А., Сальник Н.В., Горбов С.Н., Тагивердиев С.С., Скрипников П.Н., Безуглова О.С., Гудзенко Е.О. Сравнительная оценка древесных пород как биогеохимических индикаторов накопления тяжелых металлов в черноземах миграционно-сегрегационных питомников Ботанического сада Южного федерального университета	1	160–69
Корепин А.А., Капица Е.А., Шорохов А.А., Шорохова Е.В. С. Полувековая динамика коренных и производных древостоев в резервате “Вепсский лес”	1	26–37
Корниенко В.О., Калаев В.Н. Механическая устойчивость можжевельника виргинского в условиях степной зоны Восточно-Европейской равнины	1	70–78
Коротков С.А. См. Глазунов Ю.Б. и др.	6	595–603
Котельников Н.А. См. Сапанов М.К. и др.	6	626–639
Крышень А.М. См. Кикеева А.В. и др.	3	233–246
Кузнецов В.А. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533
Кулаков В.Ю. См. Штепа Е.Н. и др.	3	255–264
Кутявин И.Н. См.Манов А.В., Кутявин И.Н.	5	479–491
Лежнев Д.В. См. Глазунов Ю.Б. и др.	6	595–603
Липатникова С.В. См. Скопин А.Е., Липатникова С.В.	5	576–588
Лиханова Н.В. См. Бобкова К.С., Лиханова Н.В.	1	3–15
Лихенко И.Е. См. Лихенко Н.Н. и др.	1	52–59
Лихенко Н.Н., Капко Т.Н., Епанчинцева А.П., Лихенко И.Е. Естественное возобновление клена остролистного в условиях лесостепи Приобья	1	52–59
Манов А.В., Кутявин И.Н. Структурная организация коренных притундровых ельников в бассейне реки Печоры на северо-западе Республики Коми	5	479–491
Марченко А.А., Иванов А.В. Влияние вариаций температуры и городского “острова тепла” на сезонное развитие древесных растений юга Приморья	5	500–510
Менщиков С.Л. См. Горбунова В.Д., Менщиков С.Л.	3	275–284
Мерзленко М.Д., Брынцев В.А., Коженкова А.А. Диагностика роста и производительности деревьев в культурах ели Европейской Смоленско-Московской возвышенности	1	38–42
Молчанов А.Г. Интенсивность фотосинтеза саженцев ели, сосны и дуба под пологом леса и на открытом участке в разных условиях водообеспечения	6	648–659

Молчанов А.Г., Беляева Е.А. Влияние недостатка водообеспечения на фотосинтез саженцев ели, сосны и дуба	2	163–172
Молчанов А.Г. См. Гирсова Н.В. и др.	2	214–220
Мучник Е.Э. Лихенологические исследования в Серебряноборском опытном лесничестве	6	660–670
Невзорова Т.А. Обзор методологий реализации лесных климатических проектов	1	86–100
Нестеркова Д.В. См. Воробейчик Е.Л. и др.	4	297–320
Нешатаев В.Ю., Тетюхин С.В. Анализ сопряженности древесных пород и типов лесорастительных условий с гранулометрическим составом почвообразующих пород в Лисинском лесничестве Ленинградской области	3	223–232
Никерова К.М. См. Ромашкин И.В. и др.	5	553–575
Одинцов Г.Е. См. Ишбирдина Л.М. и др.	3	265–274
Петухов И.А. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Плюха Н.И. См. Усольцев В.А. и др.	2	141–153
Покоева М.В., Глухова Т.В., Сирин А.А. Отпад деревьев в осушенных сосняках кустарничково-сфагновых после торфяного пожара	3	247–254
Припутина И.В. См. Шанин В.Н. и др.	2	126–140
Прохоренко Н.Б., Комарова Т.А., Глушко С.Г. Постпирогенные сукцессии в дубово-кедровых лимонниково-лещинных лесах Сихотэ-Алиня	2	173–186
Рапопорт И.Б., Шеховцов С.В., Снеговая Н.Ю., Керимова И.Г. Дождевые черви гирканских лесов Азербайджана	4	333–348
Романчук Р.Р. См. Голованова Е.В. и др.	4	349–365
Ромашкин И.В., Капица Е.А., Никерова К.М., Шорохова Е.М. Динамика некоторых макроэлементов при разложении валежа в старовозрастном среднетаежном ельнике заповедника “Кивач”	5	553–575
Ромашкин И.В. См. Кикеева А.В. и др.	3	233–246
Рубцов В.В., Уткина И.А. Изучение насекомых-филлофагов в дубравах Теллермановского лесного массива	6	671–685
Рудых С.Г. См. Хобракова Л.Ц. и др.	4	398–411
Рупышев Ю.А., Бажа С.Н., Андреев А.В., Богданов Е.А., Данжалова Е.В., Дробышев Ю.И., Петухов И.А., Хадбаатар С. Рекреационный потенциал лесов зеленой зоны города Улан-Батора	2	197–213
Сапанов М.К., Сиземская М.Л., Котельников Н.А., Елекешева М.М. Влияние природно-климатических факторов на состояние и сохранность интродуцентов дендрария Джаныбекского стационара	6	626–639
Семенюк О.В. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533
Сиземская М.Л. См. Сапанов М.К. и др.	6	626–639
Сирин А.А. См. Вомперский С.Э. и др.	2	115–125
Сирин А.А. См. Покоева М.В. и др.	3	247–254
Скопин А.Е., Липатникова С.В. Влияние мочи лося европейского на химический профиль почвы в таежной экосистеме	5	576–588
Скрипников П.Н. См. Корбань В.А. и др.	1	60–69
Смирнова Ольга Всеволодовна (к 85-летию со дня рождения)	5	589–590

Снеговая Н.Ю. См. Рапопорт И.Б. и др.	4	333–348
Собачкин Р.С., Ковалева Н.М. Влияние периодичности низовых пожаров на запас лесных горючих материалов средневозрастных сосняков в лесостепи Красноярского края	2	187–196
Созонтов А.Н. См. Воробейчик Е.Л. и др.	4	297–320
Солодовников А.Н. Начальная деструкция хвои в подстилках сосняков брусничных заповедника “Кивач”	5	545–552
Стороженко В.Г. Баланс биомассы древесных фракций коренных ельников тайги Европейской России	1	15–25
Стороженко В.Г., Глухова Т.В. Структура сосновых древостоев и торфяных залежей на мезотрофных болотах Западнодвинского района Тверской области	5	449–461
Стороженко В.Г., Гульбе Я.И. Соотношение объемов стволовой древесины и валежа в коренных ельниках таежной зоны Европейской части России	2	154–162
Стороженко В.Г., Чеботарев П.А., Чеботарева В.В. Отбор климатипов дуба черешчатого для лесовосстановления в Теллермановском опытном лесничестве	6	640–647
Сухоруких Ю.И., Биганова С.Г. Критерии отбора плюсовых насаждений с малым числом деревьев	5	511–518
Таривердиев С.С. См. Корбань В.А. и др.	1	60–69
Тебенькова Д.Н. См. Шанин В.Н. и др.	2	126–140
Телеснина В.М. См. Богатырев Л.Г. и др.	5	519–533
Тимерьянов А.Ш. См. Ишбирдина Л.М. и др.	3	265–274
Тетюхин С.В. См. Нешатаев В.Ю., Тетюхин С.В.	3	223–232
Титовец А.В. См. Глазунов Ю.Б. и др.	6	595–603
Углянец А.В., Гарбарук Д.К. Запасы лесных подстилок в дубовых лесах белорусского сектора зоны отчуждения Чернобыльской атомной электростанции	5	534–544
Уразова А.Ф. См. Усольцев В.А. и др.	2	141–153
Усольцев В.А., Цепордей И.С., Уразова А.Ф., Борников А.В., Плюха Н.И. Моделирование и сравнительный анализ толщины коры лесообразующих пород	2	141–153
Уткина И.А. См Рубцов В.В., Уткина И.А.	6	671–685
Фролов П.В. См. Шанин В.Н. и др.	2	126–140
Хадбаатар С. См. Рупышев Ю.А. и др.	2	197–213
Хобракова Л.Ц., Рудых С.Г., Есюнин С.Л. Герпетобионтные беспозвоночные ильмовников Западного Забайкалья	4	398–411
Цепордей И.С. См. Усольцев В.А. и др.	2	141–153
Цыганова О.П. См. Вомперский С.Э. и др.	2	115–125
Чеботарев П.А. См. Стороженко В.Г. и др.	6	640–647
Чеботарева В.В. См. Стороженко В.Г. и др.	6	640–647
Чумаченко С.И. См. Шанин В.Н. и др.	2	126–140
Чураков Б.П., Чураков Р.А. Встречаемость дубового и ложного дубового трутовиков в порослевых дубовых древостоях Ульяновской области	1	101–107
Чураков Б.П., Чураков Р.А. Естественное семенное возобновление дуба черешчатого в древостоях Ульяновской области	5	492–499

Чураков Р.А. См. Чураков Б.П., Чураков Р.А.	1	101–107
Чураков Р.А. См. Чураков Б.П., Чураков Р.А.	5	492–499
Шанин В.Н., Припутина И.В., Фролов П.В., Тебенькова Д.Н., Быховец С.С., Чумаченко С.И. Прогнозные оценки стока углерода в лесах южного Подмосковья при разных сценариях лесопользования	2	126–140
Шевченко Н.Е. См. Гераськина А.П., Шевченко Н.Е.	4	321–332
Шевченко Н.Е., Гераськина А.П. Видовое и структурное разнообразие растительности и комплексов дождевых червей широколиственных лесов долины реки Уруп на Северо-Западном Кавказе	5	462–478
Шеховцов С.В. См. Рапопорт И.Б. и др.	4	333–348
Шешницан С.С. См. Штепа Е.Н. и др.	3	255–264
Шорохов А.А. См. Корепин А.А. и др.	1	26–37
Шорохова Е.В. См. Корепин А.А. и др.	1	26–37
Шорохова Е.В. См. Ромашкин И.В. и др.	5	553–575
Штепа Е.Н., Шешницан С.С., Кулаков В.Ю. Депонирование углерода и продуцирование кислорода в культурах дуба Майкопского лесничества Республики Адыгеи	3	255–264
Щербаков В.Е. См. Голованова Е.В. и др.	4	349–465
Nigatu M. Population structure and phenological patterns of *Milicia excelsa* in moist evergreen afromontane forests of southwestern Ethiopia	1	79–85
Алфавитный указатель за 2023 г.	1	108–112
X Всероссийская научная конференция с международным участием “Актуальные вопросы теории и практики лесного почвоведения”	3	291–294
80 лет Институту лесоведения РАН	6	593–594