

ISSN 0024-1148

Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2023



ЛЕСОВЕДЕНИЕ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2023

Оригинальные статьи

Возрастные изменения в структуре надземной фитомассы лесообразующих видов Евразии <i>В. А. Усольцев, И. С. Цепордей</i>	563
Структура древостоев сосны на катене от бора до олиготрофного болота <i>В. Г. Стороженко, Т. В. Глухова</i>	577
Динамика структуры и состояния древесного яруса среднетаежных коренных ельников предгорий Северного Урала <i>А. В. Манов, И. Н. Кутявин</i>	587
Рост и структурные особенности хвои пихты сибирской на северо-востоке Европейской части России <i>Н. В. Герлинг, С. И. Тарасов</i>	596
Биологические свойства семян кедра сибирского <i>И. Н. Третьякова</i>	608
Синтаксономическое разнообразие и состояние защитных лесных насаждений Мясниковского района Ростовской области <i>Т. А. Соколова</i>	617
Видовое и структурное разнообразие хвойно-широколиственных лесов бассейна реки Пшехи на Северо-Западном Кавказе <i>Н. Е. Шевченко, А. П. Гераскина</i>	637
Оценка негативного воздействия карантинного вредителя кружевница дубовой на Западном Кавказе <i>А. Р. Бибин, О. Г. Белоус, Н. Б. Платонова</i>	655

Обзорные статьи

Подходы к секвестрации углерода в климатических проектах <i>С. А. Некрасов</i>	663
---	-----

Краткие сообщения

Ландшафтно-планировочная организация парка “Северный лес” г. Воронежа <i>Н. П. Карташова, Е. Н. Кулакова</i>	675
Оценка усилий отрыва шишек лиственницы, сосны и кедра <i>С. Н. Орловский, А. И. Карнаухов</i>	685
Photosynthesis of widespread lichen species in pine forests of Central Siberia <i>D. A. Polosukhina, A. V. Makhnykina, V. E. Aryasov, D. V. Trusov, and A. S. Prokushkin</i>	690

Некролог

Цельникер Юдифь Львовна (1921–2023)	697
-------------------------------------	-----

CONTENTS

No. 6, 2023

Original Articles

- Age-Related Changes in the Ratios of the Components of Aboveground Phytomass of Forest-Forming Species of Eurasia
V. A. Usoltsev and I. S. Tsepordey 563
- Structural Features of Pine Catena Stands: from Forest to Oligotrophic Bog
V. G. Storozhenko and T. V. Glukhova 577
- Tree Storey Structure and Condition Dynamics in Middle-Taiga Native Spruce Forests of the Northern Ural Foothills
A. V. Manov and I. N. Kutyavin 587
- Siberian Fir Needles Growth and Structural Features Studied in the North-East of the European Russia
N. V. Gerling and S. I. Tarasov 596
- Biological Properties of the Siberian Pine's Seeds
I. N. Tretyakova 608
- Syntaxonomical Diversity and Overall Condition of Protective Forest Plantations in the Myasnikovsky District of the Rostov Region
T. A. Sokolova 617
- Species and Structural Diversity of Coniferous-Broadleaved Mixed Forests of the Pshekha River, North-Western Caucasus
N. E. Shevchenko and A. P. Geraskina 637
- Assessment of the Negative Impact of the Quarantine Pest Oak Lace Bug in the Western Caucasus
A. R. Bibin, O. G. Belous, and N. B. Platonova 655

Overviews

- Approaches to the Carbon Sequestration in Climatic Projects
S. A. Nekrasov 663

Short Communications

- Landscape Planning Organisation of the "Severny Les" Park of Voronezh
N. P. Kartashova and E. N. Kulakova 675
- Assessing the Amount of Force Necessary to Pick off Cones from Siberian Larch, Scots Pine and Siberian Pine Trees
S. N. Orlovskiy and A. I. Karnaukhov 685
- Photosynthesis of Widespread Lichen Species in Pine Forests of Central Siberia
D. A. Polosukhina, A. V. Makhnykina, V. E. Aryasov, D. V. Trusov, and A. S. Prokushkin 690

Obituary

- Tselniker Yudit Lvovna (1921–2023) 697
-

УДК 630*182.5

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ЕВРАЗИИ¹

© 2023 г. В. А. Усольцев^{a, b, *}, И. С. Цепордей^a

^aБотанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

^bУральский государственный лесотехнический университет,
ул. Сибирский тракт, д. 37, Екатеринбург, 620100 Россия

*E-mail: usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 24.03.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Оценка фитомассы как важнейшей характеристики лесных экосистем играет ключевую роль в мониторинге глобального углеродного цикла и оценке состояния лесов. Для того, чтобы вид достиг оптимальной продуктивности на уровне растения, должна быть обеспечена пропорциональность между функциями и фитомассой его компонентов. Теория оптимального распределения фитомасс предполагает, что растения адаптируют размеры своих органов не только к внешней среде, но и к физиологической деятельности различных тканей. Согласно названной теории установлено, что долевое участие компонента в общей фитомассе (т.е. относительная фитомасса компонента) не является постоянным: если в спелых насаждениях наибольшая доля фитомассы приходится на ствол, а наименьшая на ассимиляционный аппарат, то у сеянцев наибольшая доля фитомассы приходится не на ствол, а на ассимиляционные органы. С целью установления возраста, при котором происходит смена названных трендов, использована авторская база данных о фитомассе деревьев лесобразующих родов как совокупностей викарирующих видов Евразии. Разработаны модели изменения относительных фитомасс для четырех хвойных и четырех лиственных лесобразующих родов в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы. Их вклады в объяснение изменчивости относительных фитомасс компонентов составили соответственно 57–60% и 40–43%. Установлено, что с возрастом положительная зависимость относительной фитомассы ствола от величины надземной фитомассы сменяется на отрицательную, а отрицательная зависимость относительной фитомассы ветвей сменяется на положительную. Отрицательная зависимость относительной массы хвои (листья) от величины надземной фитомассы к возрасту спелости нивелируется. Установлены возрасты смены положительной или отрицательной зависимости относительной фитомассы компонентов от надземной фитомассы противоположной зависимостью в исследованном возрастном диапазоне. Однако возрасты смены трендов сильно варьируют у разных родов, и необходимы дальнейшие исследования как по уточнению возрастов названной смены, так и по выяснению причин столь существенного их варьирования. Полученные результаты показали, что относительные фитомассы компонентов изменяются с возрастом и величиной фитомассы в их взаимодействии, т.е. имеет место синергизм двух факторов.

Ключевые слова: аллометрические модели, теория оптимального распределения фитомасс, доли компонентов в надземной фитомассе, зависимость относительной фитомассы от надземной фитомассы, смена знака зависимости с возрастом.

DOI: 10.31857/S0024114823060116, **EDN:** EHRIEL

Оценка фитомассы как важнейшей характеристики лесных экосистем играет ключевую роль в мониторинге глобального углеродного цикла и оценке состояния лесов (Zamolodchikov et al., 2005; Замолодчиков и др., 2011; Miner et al., 2014). В связи с необходимостью повышения способности лесов к депонированию углерода и достижения углеродной нейтральности в мире необходи-

мо оптимизировать схему пространственного распределения и темпорального изменения различных компонентов фитомассы в масштабе конкретных древесных видов и в конечном итоге создать адекватную модель оценки фитомассы лесов (Deng et al., 2023). Мониторинг и оценка лесной фитомассы — важная часть современных исследований лесных экосистем, которая, являясь основой для выявления закономерностей взаимодействий между лесом и компонентами окру-

¹ Работа выполнена по государственному заданию Ботанического сада УрО РАН.

жающей среды, имеет большое значение для изучения фиксации, потребления, распределения, накопления и трансформации веществ и энергии в лесных экосистемах (Fang et al., 2001; Deng et al., 2023). Повышение точности оценки лесной фитомассы имеет важное значение для моделирования углеродного бюджета лесных экосистем (Kurz et al., 1996), регистрации изменений в глобальном балансе углерода (Замолотчиков и др., 2011; Le Toan et al., 2011), прогнозирования роста лесов (Fang et al., 2014) и разработки стратегий устойчивого ведения лесного хозяйства (van Breugel et al., 2011; Deng et al., 2023).

Органы растения выполняют несколько специфических функций. Листья обеспечивают продуктами фотосинтеза, стволы и ветви создают благоприятную световую среду для листьев и транспортируют воду и элементы питания, а корни обеспечивают дерево водой и питательными веществами и скрепляют его с почвогрунтом. Для того чтобы вид достиг оптимальной продуктивности на уровне всего растения, должна быть обеспечена определенная пропорциональность между этими функциями, поскольку все они необходимы для роста и репродукции. Эта пропорциональность зависит в том числе от относительного количества фитомассы в упомянутых органах (Poorter et al., 2012).

Существует известное вертикальное распределение фитомассы дерева по различным органам (компонентам, фракциям) (Вомперский, Уткин, 1986; Усольцев, 2013). Деревья распределяют фитомассу между различными органами в ответ на ограничение ресурсов, и их физиологическая активность определяется эволюционной стратегией, помогающей им адаптироваться к различным условиям местопроизрастания (Potkay et al., 2021; Deng et al., 2023). В этой связи распределение фитомассы в компонентах деревьев оказывает значительное влияние на их продуктивность, определяя ее пространственное распределение и накопление углерода в лесных сообществах (Agathokleous et al., 2019; Deng et al., 2023). Теория оптимального распределения масс (theory of optimal mass partitioning) предполагает, что фитомасса распределяется в приоритетном порядке на строительство органов растения, ответственных за потребление наиболее ограниченного ресурса (Thornley, 1972; Bloom et al., 1985; McCarthy, Enquist, 2007; Poorter et al., 2012, 2015; Delerue et al., 2022). Это приводит к более высокой массовой доле побегов и листьев в затененных лесных средах и более высокой доле корней в средах с ограниченным количеством питательных веществ или воды (Tateno et al., 2004; McCarthy, Enquist, 2007; Poorter et al., 2012; Delerue et al., 2022).

Таким образом, четкое понимание структуры распределения и изменения фитомассы в различ-

ных органах имеет важное значение для построения адекватных моделей оценки лесной фитомассы (Poorter et al., 2012; Комаров и др., 2017; Deng et al., 2023). В настоящее время выполнен ряд исследований пространственного распределения лесной фитомассы на местном, региональном, международном и глобальном уровнях (Brown et al., 1999; Mitchard et al., 2013; Pan et al., 2013; Poorter et al., 2015; Verkerk et al., 2019). Установлено, что распределение фитомассы в различных компонентах зависит от видовой принадлежности (Усольцев, 2016), возраста и размера растения (Dolezal et al., 2021), густоты древостоя (Усольцев и др., 1979; Усольцев, 1987), степени освещенности (Lu et al., 2018), количества осадков (Lie et al., 2018), эдафических условий (Усольцев, 1985; Wang et al., 2022; Deng et al., 2023), географического положения (Усольцев, 2016) и климатических изменений (Lapenis et al., 2005). Отношение массы листьев к общей фитомассе определяет «порог смертности», ниже которого дерево погибает, и чем крупнее дерево, тем ниже пороговое значение (Комаров и др., 2007, 2015). Однако имеющиеся результаты авторов фрагментарны, не связаны в единую систему, и причины, обуславливающие подобную фрагментарность, остаются плохо изученными (Deng et al., 2023).

В связи с изложенным представляют интерес две концептуальные закономерности изменения долевого участия компонентов в фитомассе дерева: (1) в связи с возрастом деревьев и (2) в связи с изменением их размера.

В отношении закономерности (1) было установлено, что у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и пихты китайской (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) с увеличением как возраста, так и высоты деревьев, доля массы стволов в общей или надземной фитомассе увеличивается, а доля массы хвои и ветвей снижается (Hu et al., 2020; Deng et al., 2023). Совместное влияние возраста и размера дерева на доленое участие компонентов фитомассы не исследовалось.

Закономерность (2) связана с теорией оптимального распределения масс, которая является краеугольным камнем некоторых теорий в области экологии и эволюции растений (Grime, 1979; Tilman, 1988). Согласно теории оптимального распределения масс, растения адаптируют размеры своих органов не только к внешней среде, но и к физиологической деятельности различных тканей, изменяющейся с увеличением размера и возраста растений (Poorter et al., 2015). На обширном эмпирическом материале в количестве около 11 тыс. определений 1200 видов сосудистых растений установлено, что аллометрическая связь того или иного компонента фитомассы с общей фитомассой сосудистых растений не является посто-

янной. Соответственно, не является постоянным долевое участие компонента в общей фитомассе, а связано оно как с величиной общей фитомассы растения, так и с возрастом: эта связь положительная для относительной массы ствола и отрицательная для относительной массы ассимиляционных органов и корней (Poorter et al., 2012, 2015; Dolezal et al., 2021). Совместное влияние возраста и размера дерева на долевое участие компонентов фитомассы не исследовалось.

Таким образом, согласно двум вышеупомянутым концептуальным закономерностям изменения относительной доли компонентов в общей фитомассе растений исследуемые связи анализировались либо с возрастом, либо с размером (фитомассой) дерева, тесно коррелирующими между собой. Поскольку коэффициент корреляции варьировал от 0.80 (Deng et al., 2023) до 0.97 (Hu et al., 2020), названные две независимые переменные не были ортогональными (Налимов, 1971), и при подобных схемах планирования эксперимента построить устойчивую модель распределения фитомасс компонентов одновременно в связи с возрастом и величиной общей фитомассы невозможно (Ott, 1993).

Исходя из теории оптимального распределения масс, Х. Поортер с соавт. (Poorter et al., 2015) высказали предположение, что соотношение масс листовой, ствола и корней стабильно лишь для раннего онтогенеза, но по мере увеличения возраста протекают его непрерывные изменения: доля массы ствола возрастает, а доля массы листовой и корней снижается. Если в соответствии с теорией оптимального распределения масс (Poorter et al., 2012, 2015) и принципом максимальной экологической полезности (Суховольский, 1996, 1997; Суховольский, Иванова, 2013) в спелых насаждениях наибольшая доля фитомассы приходится на ствол, а наименьшая — на ассимиляционный аппарат (Poorter et al., 2015; Комаров и др., 2017), то у сеянцев порядок иной, а именно наибольшая доля фитомассы приходится не на ствол, а на хвою (Стаканов, 1990; Фрейберг и др., 1998; Якимов и др., 2004; Воробьев, Хамитов, 2015; Острошенко и др., 2015; Мухортов, Антропова, 2019; Мамаев, Жемкова, 2019; Оплетаев и др., 2021). Это означает, что на каком-то возрастном этапе происходит смена порядка ранжирования компонентов фитомассы. А.С. Комаров с соавт. (2017) полагают, что установление возраста, при котором происходит смена названных ранжирований, является приоритетным направлением дальнейших исследований в плане развития теории оптимального распределения фитомасс.

Постановка цели исследования. Переменные, включаемые в регрессионную модель в качестве объясняющих варьирование отклика (зависимой переменной), не могут быть независимыми, т.к.

их ортогональность может обеспечиваться только в рукотворных (технических) экспериментах. Парадокс в том, что, согласно основному (теоретическому) требованию к регрессионной модели, объясняющие переменные (факторы) не должны быть коррелированы, в противном случае модель неустойчива. Но природа не признает ортогональности, в ней все факторы взаимосвязаны. Поэтому разработчику экспериментальной модели приходится проходить “по лезвию ножа” между обеспечением минимальной мультиколлинеарности и получением исходного массива данных в рамках приемлемых затрат времени и средств. Минимальная мультиколлинеарность может быть обеспечена корректным качественным (содержательным) анализом исходных с целью их структуризации, необходимости проведения которого уделяли большое внимание В.В. Налимов (1971), Е.М. Четыркин (1977) и И.Я. Лица (1980). А поскольку строгих алгоритмов содержательного анализа не существует, то получается, что моделированию нельзя научить, и поэтому математическое моделирование — это искусство применения логики и математики (Налимов, 1971; Мак-Лоун, 1979), а не просто умение запускать стандартную программу. Поэтому экспериментатору приходится переходить “с гладкой дороги нереальных предположений, произвольных критериев и абстрактных результатов ...на каменистый путь реальных проблем” (Налимов, 1971, с. 68). По мнению Е.М. Четыркина (1977), если подчиняться всем формальным требованиям, предъявляемым к регрессионному анализу, то от применения “большинства его методов придется отказаться и довольствоваться достаточно скудным инструментарием” (с. 11).

Наличие авторской базы данных о фитомассе деревьев Евразии (Usoltsev, 2020) позволило на основе содержательного анализа сформировать матрицу исходных данных в соответствии с принципом планирования пассивного эксперимента (Налимов, 1971), позволяющим обеспечить если не полную ортогональность действующих факторов, то максимально приблизить исходную схему к ортогональности. Согласно нашей схеме пассивного эксперимента, для основных лесообразующих видов подобраны возрастные градиенты относительных масс компонентов. В этих возрастных градиентах для каждой возрастной группы подобраны градиенты относительных масс, сопряженных с изменением фитомассы (и размера) деревьев. Подобная псевдо-ортогональная матрица распределения относительных масс компонентов как по возрасту дерева, так и по величине фитомассы дает возможность проанализировать влияние на относительную фитомассу не только возраста и величины фитомассы в отдельности, но и их совместного эффекта.

Поскольку данных о фитомассе корней в 6–10 раз меньше, чем данных о компонентах надзем-

Таблица 1. Характеристика исходных данных о 5914 модельных деревьях

№	Род (подрод)	Виды	Число наблюдений	Диапазоны исходных значений анализируемых показателей				
				A	P_f	P_b	P_s	P_a
1	<i>Pinus</i> L.	<i>P. sylvestris</i> L., <i>P. massoniana</i> Lamb., <i>P. kesiya</i> R. ex. G., <i>P. densiflora</i> S. et Z., <i>P. thunbergii</i> Parl.	1718	4–430	0.002–62.2	0.001–256	0.02–1781	0.04–2045
2	<i>Picea</i> L.	<i>P. abies</i> (L.) Karst., <i>P. obovata</i> L., <i>P. schrenkiana</i> F. et M., <i>P. jezoensis</i> S. et Z.	1014	10–250	0.02–305	0.02–662	0.03–4122	0.08–5089
3	<i>Abies</i> Mill.	<i>A. sibirica</i> L., <i>A. alba</i> Mill., <i>A. nephrolepis</i> Maxim., <i>A. holophylla</i> Maxim., <i>A. sachalinensis</i> Mast., <i>A. veitchii</i> Lindl.	383	9–227	0.02–100	0.07–235	0.14–2133	0.22–2468
4	<i>Larix</i> Mill.	<i>L. decidua</i> Mill., <i>L. cajanderi</i> Mayr., <i>L. leptolepis</i> Gord.,	162	9–424	0.04–23.4	0.1–142	0.4–1204	0.7–1338
5	<i>Betula</i> L.	<i>B. alba</i> L., <i>B. platyphylla</i> Suk., <i>B. costata</i> Trautv., <i>B. dahurica</i> Pall.	1495	4–195	0.004–23.3	0.01–228	0.02–740	0.03–950
6	<i>Populus</i> L.	<i>P. tremula</i> L., <i>P. nigra</i> L., <i>P. davidiana</i> Dode	426	6–103	0.01–18.0	0.01–347	0.06–525	0.1–830
7	<i>Tilia</i> L.	<i>T. cordata</i> Mill., <i>T. amurensis</i> Rupr., <i>T. mandshurica</i> Rupr. & Maxim., <i>T. parvifolia</i> Ehrh.	395	10–141	0.01–14.1	0.04–113	0.23–532	0.28–572
8	<i>Fagus</i> L.	<i>F. sylvatica</i> L., <i>F. crenata</i> Blume	321	8–233	0.008–87.9	0.01–1637	0.07–3442	0.09–4741

* Примечание. A — возраст дерева, лет; P_f , P_b , P_s , P_a — фитомасса соответственно листы (хвои), ветвей, ствола и надземная в абсолютно сухом состоянии, кг.

ной фитомассы (Usoltsev, 2020), анализ связей относительных масс компонентов с общей фитомассой дерева, включающей массу корней, сильно ограничил бы объем исходных данных и, соответственно, — диапазоны варьирования как возраста, так и фитомассы деревьев. Это затруднило бы или исключило возможность построения устойчивой модели зависимости относительных масс от возраста и фитомассы деревьев (Усольцев, 2004). Поэтому наш анализ выполнен в связи с надземной, а не общей фитомассой. С целью получения более широких диапазонов независимых переменных и, следовательно, — более устойчивых взаимосвязей наш анализ выполнен не на уровне видов, а на уровне родов как совокупностей викарирующих видов в их евразийских ареалах.

Таким образом, целью нашего исследования было:

— разработать модели изменения долевого участия стволов, ветвей и ассимилирующих органов в надземной фитомассе деревьев (далее — относительных фитомасс) лесообразующих родов Евразии

в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы в их взаимодействии;

— установить возраст, при котором происходит смена той или иной зависимости относительной фитомассы компонента от величины надземной фитомассы на противоположную у исследуемых древесных родов;

— оценить вклад возраста и величины надземной фитомассы в объяснение изменчивости относительных фитомасс.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Из упомянутой авторской базы данных о фитомассе деревьев Евразии (Usoltsev, 2020) было взято 5914 модельных деревьев, характеристика которых дана в табл. 1.

Инициаторы теории адаптивного распределения масс (Poorter et al., 2015) анализировали три вида зависимости относительных фитомасс (P_f/P_t , P_s/P_t и P_r/P_t) от общей массы растения (P_t) в двойных логарифмических координатах, а именно отношения массы хвои к общей (P_f/P_t)

($R^2 = 0.78$), отношения массы ствола к общей (P_s/P_i) ($R^2 = 0.87$) и отношения массы корней к общей (P_r/P_i) ($R^2 = 0.21$). По причине вышеобозначенных обстоятельств мы отказались от использования показателя общей фитомассы в пользу надземной (P_a), и в нашем исследовании выполнен анализ относительных фитомасс P_f/P_a , P_b/P_a и P_s/P_a в зависимости от надземной массы растения (P_a). Выше было высказано предположение (Poorter et al., 2015), что соотношение масс листы, ствола и корней стабильно лишь для раннего онтогенеза, но по мере увеличения возраста протекают его непрерывные изменения: доля массы ствола возрастает, а доля массы листы и корней снижается. Поэтому зависимости относительных фитомасс от надземной фитомассы мы дополнили переменной возраста дерева (в соответствии с выполненным содержательным анализом).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании данных табл. 1 рассчитаны регрессионные модели, имеющие общий вид:

$$\ln(P_i/P_a) = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln P_a + a_3 (\ln A)(\ln P_a), \quad (1)$$

где P_i — фитомасса i -го компонента (соответственно P_f , P_b и P_s); $(\ln A)(\ln P_a)$ — комбинированная независимая переменная (Мауринь и др., 1977), учитывающая совместный эффект возраста дерева и величины его надземной фитомассы. Необходимо отметить, что математическая корректность исследования относительных фитомасс подвергалась критике, поскольку фитомасса того или иного компонента (фракции) присутствует как в числителе, так и (как составляющая) в знаменателе (Müller et al., 2000). Тем не менее концепция адаптивного распределения масс биологически ясна и хорошо обоснована в теории роста растений (Evans, 1972; Garnier, 1991; Poorter et al., 2012, 2015; Dolezal et al., 2021).

Характеристика полученных расчетом моделей дана в табл. 2. Свободный член моделей скорректирован на логарифмическую трансформацию (Baskerville, 1972).

Как было показано в контексте теории оптимального распределения масс (Poorter et al., 2012, 2015; Dolezal et al., 2021), связи относительных фитомасс ствола (P_s/P_a) и ассимиляционных органов (P_f/P_a) с величиной фитомассы имеют противоположные знаки. Согласно полученным результатам (табл. 2), регрессионные коэффициенты a_1 , a_2 и a_3 при независимых переменных моделей (1) для ствола, с одной стороны, и для листы (хвои) и ветвей — с другой, имеют противоположные знаки. Это означает, что связи относительных фитомасс ствола (P_s/P_a) и компонентов кроны (P_f/P_a) и

(P_b/P_a) с надземной фитомассой (P_a) имеют противоположный характер. В 3D-интерпретации они представляют в координатах “относительная фитомасса—возраст—надземная фитомасса” “зеркально-противоположные” пропеллерообразные поверхности, подобные тем, что ранее были нами показаны для распределений надземной и подземной фитомассы древостоев в координатах “фитомасса—температура—осадки” (Усольцев, Цепордей, 2022).

Наличие пропеллерообразного характера названных зависимостей определяется статистически значимым уровнем комбинированной переменной $(\ln A)(\ln P_a)$. В наших моделях (1) коэффициент a_3 при переменной $(\ln A)(\ln P_a)$ значим на уровне вероятности $p < 0.001$. Исключение составили значения t -критерия коэффициента a_3 относительных масс листы (хвои) и ветвей для лиственницы (*Larix*), липы (*Tilia*) и бука (*Fagus*), достоверные на уровне вероятности $p < 0.05$. Регрессионные коэффициенты a_1 при переменной $(\ln A)$ и a_2 при переменной $(\ln P_a)$ также оказались значимы на уровне вероятности $p < 0.001$. Исключение составили значения t -критерия коэффициента a_2 для относительной фитомассы листы липы и ветвей осины (*Populus*), достоверные на уровне вероятности $p < 0.01$, а также для относительной фитомассы ветвей сосны и бука, значимые на уровне вероятности $p < 0.05$.

Несмотря на достаточно высокий уровень значимости большинства регрессионных коэффициентов моделей (1), по данным табл. 2 можно видеть, что значения коэффициентов детерминации для некоторых относительных фитомасс довольно низки. В целом способность независимых переменных модели (1) объяснять изменчивость относительных фитомасс существенно ниже, чем способность таксационных показателей деревьев объяснять изменчивость абсолютных значений фитомассы. Например, для массы хвои, ветвей и стволов в степных сосняках коэффициенты детерминации составили в разных типах леса соответственно 0.90–0.94, 0.92–0.97 и 0.95–0.99 (Усольцев, 1985). Был сделан вывод: “чем ниже парная связь между показателями массы фракций, тем в большей мере отношения этих показателей определяются эколого-ценотическими, онтогенетическими и другими характеристиками деревьев” (Усольцев, 1985, с. 109). Поскольку нет статистических критериев недостаточности или достаточности той или иной величины коэффициента детерминации, мы считаем, что статистическая значимость абсолютного большинства коэффициентов регрессии на уровне вероятности $p < 0.001$ дает достаточную надежду на воспроизводимость наших моделей. Известно, что если две независимые переменные тесно коррелированы, то одна из них отсеивается в процессе расчета, и в конечную модель входят

Таблица 2. Характеристика моделей (1)

Зависимая переменная	Регрессионные коэффициенты моделей				$adjR^{2*}$	SE^*
	a_0	a_1	a_2	a_3		
<i>Pinus</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.2366	−0.7484	−0.2012	0.0329	0.555	0.49
$\ln(P_b/P_a)$	−0.5763	−0.5765	−0.0665	0.0479	0.118	0.51
$\ln(P_s/P_a)$	−0.7780	0.1645	0.0629	−0.0178	0.312	0.10
<i>Picea</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.8887	−0.6227	−0.3194	0.0467	0.631	0.39
$\ln(P_b/P_a)$	−0.2552	−0.2740	−0.3148	0.0425	0.321	0.53
$\ln(P_s/P_a)$	−2.2530	0.4354	0.3136	−0.0658	0.649	0.17
<i>Abies</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	1.3563	−0.7345	−0.4351	0.0747	0.667	0.36
$\ln(P_b/P_a)$	−0.4554	−0.2745	−0.3953	0.0709	0.267	0.38
$\ln(P_s/P_a)$	−2.0346	0.3690	0.3351	−0.0683	0.639	0.15
<i>Larix</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.2662	−0.5699	−0.5399	0.0631	0.587	0.49
$\ln(P_b/P_a)$	0.3919	−0.3993	−0.3741	0.0523	0.415	0.40
$\ln(P_s/P_a)$	−1.3684	0.2201	0.2116	−0.0370	0.527	0.13
<i>Betula</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	−1.2360	−0.4404	−0.3356	0.0487	0.379	0.58
$\ln(P_b/P_a)$	−0.9159	−0.4141	−0.2417	0.0872	0.649	0.46
$\ln(P_s/P_a)$	−0.6497	0.1422	0.1002	−0.0292	0.224	0.09
<i>Populus</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	0.8526	−1.3072	−0.3666	0.1138	0.603	0.44
$\ln(P_b/P_a)$	1.0473	−1.1452	−0.1828	0.1162	0.267	0.42
$\ln(P_s/P_a)$	−0.9380	0.2587	0.0575	−0.0263	0.374	0.08
<i>Tilia</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	−1.3422	−0.5888	−0.3728	0.0792	0.172	0.57
$\ln(P_b/P_a)$	3.0672	−1.4927	−0.8320	0.2448	0.218	0.60
$\ln(P_s/P_a)$	−1.8338	0.4624	0.3104	−0.0846	0.472	0.11
<i>Fagus</i>						
$\ln(P_f/P_a)$	−0.7523	−0.6171	−0.3018	0.0393	0.684	0.40
$\ln(P_b/P_a)$	−0.6561	−0.3566	−0.1541	0.0522	0.040	0.49
$\ln(P_s/P_a)$	−0.6404	0.1169	0.0676	−0.0180	0.105	0.11

* Примечание. $adjR^2$ — коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE — стандартная ошибка модели.

лишь переменные, коэффициенты регрессии которых статистически значимы. Различие коэффициентов детерминации между родами и в пределах рода между относительными фитомассами объясняется разной структурой и разным уровнем влияния неучтенных в моделях факторов, но никак не разным уровнем мультиколлинеарности независимых переменных.

Представление 3D-моделей (1) по всем компонентам и родам довольно громоздко, и мы огра-

ничиваемся геометрической интерпретацией зависимости каждой из относительных фитомасс от возраста и величины надземной фитомассы на примере берез (*Betula*) (рис. 1).

На рис. 1 видно, что возраст, при котором происходит смена трендов относительных фитомасс компонентов, разнесен по возрастному градиенту, т.е. у каждого компонента есть свой возраст смены названных трендов: по относительной фитомассе листвы — в диапазоне от 100 до 120 лет

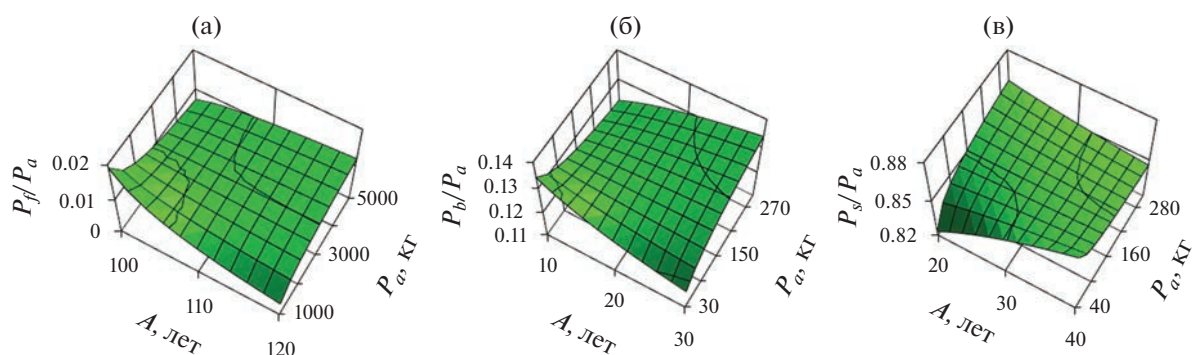


Рис. 1. Расчетные изменения относительных фитомасс *Betula L.* в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы.

(рис. 1а), по ветвям — в диапазоне от 10 до 30 лет (рис. 1б) и по стволу — в диапазоне от 20 до 40 лет (рис. 1в). Если в начале каждого из названных возрастных диапазонов происходит снижение относительных масс листьев и ветвей по мере увеличения надземной фитомассы дерева, то в его конце закономерность меняется на обратную, и происходит увеличение относительных масс по мере увеличения надземной фитомассы. Упомянутая выше зеркальность относительных масс кроны и ствола видна при сопоставлении рис. 1а, 1б и рис. 1в: сказанное выше о смене трендов относительных масс кроны повторяется для относительных масс ствола, но с обратным знаком.

Когда мы смотрим на рис. 1а, 1б вдоль градиента возрастов по оси абсцисс, то видим на предельных значениях возраста две оптимальные ситуации. Одна соответствует наименьшему значению фитомассы и наименьшему значению возраста, соответственно 0.02 для (P_b/P_a) и 0.134 для (P_b/P_a); вторая соответствует наибольшему значению фитомассы и наибольшему значению возраста, соответственно 0.01 для (P_b/P_a) и 0.13 для (P_b/P_a). На противоположных концах пропеллерообразных поверхностей мы видим две pessимальные ситуации. Аналогичная картина наблюдается для относительной массы ствола, но с обратным знаком (рис. 1в).

Сравнительный визуальный анализ зависимости относительных фитомасс от величины надземной фитомассы для всех родов мы выполняем при предельных значениях возраста деревьев, а именно при возрастах 4–5 и 100–300 лет (рис. 2). Мы видим, что роды сильно различаются по величине каждой из относительных фитомасс, но в то же время можно наблюдать, как положительная связь относительной фитомассы ствола в возрасте 4–5 лет сменяется отрицательной связью к возрасту 100–300 лет (рис. 2). Для относительной фитомассы ветвей закономерность носит противоположный характер: отрицательная связь с надземной фитомассой в молодом возрасте сменяется положительной связью в спелом. Связь

относительной фитомассы листьев (хвои) с величиной надземной фитомассы в молодом возрасте повторяет аналогичную закономерность для относительной массы ветвей. Однако к возрасту 100–300 лет она “не успевает” смениться на противоположную закономерность, и можно предположить, что именно в этом предельном возрасте может происходить смена отрицательного тренда на положительный.

Модели (1) далее были протабулированы по задаваемым значениям возраста и надземной фитомассы, и из полученной таблицы для каждого рода и каждого компонента взяты значения возраста, при котором происходит смена положительного тренда отрицательным для относительной массы ствола и смена отрицательных трендов положительными для относительных масс листьев (хвои) и ветвей. Результаты сведены в табл. 3.

Очевидно, что возрасты смены названных трендов довольно сильно варьируют у разных родов: по показателю относительной массы ветвей — от 4 до 120 лет и по показателю относительной массы ствола — от 10 до 135 лет. По показателю относи-

Таблица 3. Возрасты смены положительных зависимостей относительных масс стволов от надземной фитомассы отрицательными и отрицательных зависимостей относительных масс листьев (хвои) и ветвей положительными

Род (вид)	P_b/P_a	P_b/P_a	P_s/P_a
<i>Pinus</i>	110	4	35
<i>Picea</i>	100	120	115
<i>Abies</i>	100	120	130
<i>Larix</i>	120	120	135
<i>Betula</i>	110	15	30
<i>Populus</i>	25	5	10
<i>Tilia</i>	100	30	40
<i>Fagus</i>	100	20	45
$M \pm \sigma$	95.6 ± 29.5	54.3 ± 55.1	67.5 ± 50.4

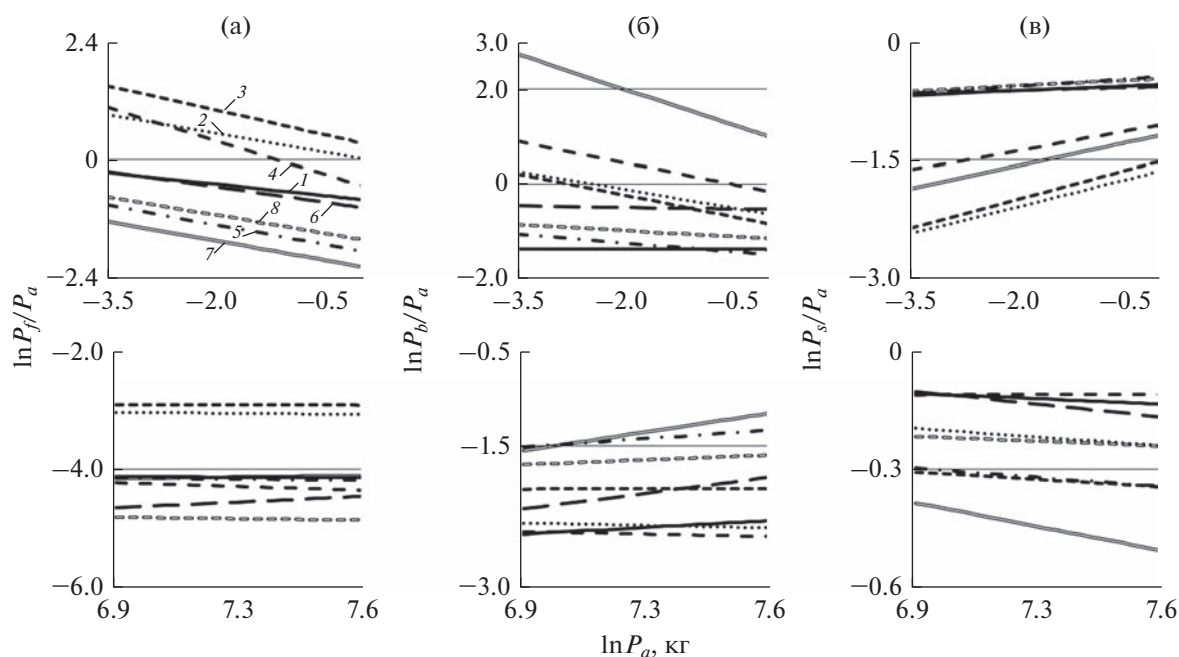


Рис. 2. Зависимости относительных массы хвои (листья) (а), ветвей (б) и ствола (в) от величины надземной фитомассы в возрасте 4–5 (вверху) и 100–300 лет (внизу) для восьми лесообразующих родов Евразии. 1 – *Pinus*; 2 – *Picea*; 3 – *Abies*; 4 – *Larix*; 5 – *Betula*; 6 – *Populus*; 7 – *Tilia*; 8 – *Fagus*.

тельной массы листвы (хвои) возраст смены трендов ограничивается 100–120 годами у всех родов, за исключением осины. По причине столь значительных различий родов по величине возраста смены трендов средние для всех родов возрасты оказываются статистически незначимыми.

Таким образом, установлены возрасты смены положительной связи относительной фитомассы стволов с надземной фитомассой отрицательной связью в исследованном возрастном диапазоне и возрасты смены отрицательной связи относительных массы хвои (листья) и ветвей с надземной фитомассой положительной связью. Однако названные возрасты сильно варьируют у разных родов, и необходимы дальнейшие исследования как по уточнению возрастов смены трендов, так и по выяснению причин столь существенного их варьирования.

Анализ вкладов независимых переменных в объяснение изменчивости зависимых переменных показал, что различия названных вкладов в объяснение изменчивости относительных фитомасс ассимиляционного аппарата и стволов между хвойными и лиственными невелики. Несколько большие различия хвойных и лиственных по названным вкладам установлены в объяснение изменчивости доли ветвей. В целом вклады возраста и величины надземной фитомассы в объяснение изменчивости относительных фитомасс компонентов составили соответственно 57–60 и 40–43% (табл. 4).

ВЫВОДЫ

1. На основе авторской базы данных о фитомассе деревьев лесообразующих родов Евразии разработаны модели изменения долевого участия стволов, ветвей и ассимилирующих органов в надземной фитомассе деревьев (относительных фитомасс) для четырех хвойных и четырех лиственных лесообразующих родов Евразии в связи с возрастом и величиной надземной фитомассы в их взаимодействии. Высокий уровень значимости большинства регрессионных коэффициентов моделей позволяет надеяться на воспроизводимость полученных закономерностей, несмотря на в основном низкие значения коэффициентов детерминации. Это подтверждается также всеобщим характером моделей для всех родов.

2. Для учета совместного влияния возраста и величины надземной фитомассы на относительные фитомассы компонентов в аллометрическую модель введена комбинированная переменная как произведение возраста и величины надземной фитомассы в логарифмической трансформации. Вследствие высокого уровня статистической значимости комбинированной переменной геометрическая интерпретация модели показала наличие для каждого рода пропеллерообразных 3D-поверхностей в координатах “относительная фитомасса–возраст–надземная фитомасса”, и эти поверхности для относительных фитомасс хвои (листья) и ветвей, с одной стороны, и стволов – с другой, зеркально противоположны. Это означа-

Таблица 4. Вклады независимых переменных в объяснение изменчивости зависимой переменной, %

Зависимые переменные	Хвойные		Лиственные	
	Независимые переменные			
	$\ln A$	$\ln P_a$	$\ln A$	$\ln P_a$
	<i>Pinus</i>		<i>Betula</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	71.4	28.6	51.5	48.5
$\ln(P_b/P_a)$	77.0	23.0	55.3	44.7
$\ln(P_s/P_a)$	63.0	37.0	52.6	47.4
	<i>Picea</i>		<i>Populus</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	61.4	38.6	66.3	33.7
$\ln(P_b/P_a)$	45.0	55.0	72.9	27.1
$\ln(P_s/P_a)$	53.6	46.4	69.0	31.0
	<i>Abies</i>		<i>Tilia</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	57.7	42.3	56.5	43.5
$\ln(P_b/P_a)$	41.3	58.7	57.9	42.1
$\ln(P_s/P_a)$	49.3	50.7	54.6	45.4
	<i>Larix</i>		<i>Fagus</i>	
$\ln(P_f/P_a)$	56.0	44.0	59.6	40.4
$\ln(P_b/P_a)$	55.8	44.2	59.7	40.3
$\ln(P_s/P_a)$	55.0	45.0	55.5	44.5
	Итого по хвойным		Итого по лиственным	
$\ln(P_f/P_a)$	61.6 ± 6.9	38.4 ± 6.9	58.5 ± 6.2	41.5 ± 6.2
$\ln(P_b/P_a)$	54.8 ± 16.0	45.2 ± 16.0	61.5 ± 7.8	38.6 ± 7.8
$\ln(P_s/P_a)$	55.2 ± 5.7	44.8 ± 5.7	57.9 ± 7.5	42.1 ± 7.5
	Всего			
$\ln(P_f/P_a)$	60.1 ± 6.3	40.0 ± 6.3	—	—
$\ln(P_b/P_a)$	58.1 ± 12.2	41.9 ± 12.2	—	—
$\ln(P_s/P_a)$	56.6 ± 6.3	43.4 ± 6.3	—	—

ет, что с возрастом положительная зависимость относительной фитомассы ствола от величины надземной фитомассы сменяется на отрицательную, а отрицательная зависимость относительной фитомассы ветвей сменяется на положительную. Отрицательная зависимость относительной массы хвои (листвы) от величины надземной фитомассы к возрасту спелости становится незначимой, т.е. названная связь нивелируется.

3. Установлены возрасты смены положительной связи относительной фитомассы стволов с надземной фитомассой отрицательной связью в исследованном возрастном диапазоне и возрасты смены отрицательной связи относительных массы хвои (листвы) и ветвей с надземной фитомассой положительной связью. Однако названные возрасты сильно варьируют у разных родов, и необходимы дальнейшие исследования как по уточнению возрастов смены трендов, так и по выяснению причин столь существенного их

варьирования. Одной из причин может быть отсутствие в исходных материалах данных о фитомассе семянцев.

4. Вклады возраста и величины надземной фитомассы в объяснение изменчивости относительных фитомасс компонентов составили соответственно 57–60 и 40–43%.

5. Согласно теории адаптивного распределения масс, растения регулируют относительные значения компонентов их фитомассы в соответствии с экзо- и эндогенными факторами, опосредованными аллометрическими связями фитомасс либо с возрастом, либо с размером (фитомассой) растения. Полученные результаты показали, что относительные фитомассы изменяются с возрастом и фитомассой дерева одновременно, причем возраст и фитомасса дерева влияют на соотношение (распределение) относительных фитомасс во взаимодействии, что означает наличие синергизма факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вомперский С.Э., Уткин А.И. Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М.: Наука, 1986. 262 с.
- Воробьев В.Н., Хамитов Р.С. Влияние состояния филотаксиса на показатели роста семян кедров сибирского // Вестник ИРГСХА. 2015. № 69. С. 46–52.
- Замолотчиков Д.Г., Грабовский В.И., Краев Г.Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16–28.
- Комаров А.С., Гинжур Л.К., Шанин В.Н., Быховец С.С., Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Манов А.В., Осипов А.Ф. Особенности распределения биомассы бореальных видов деревьев по фракциям // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 6. С. 76–84.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С., Припутина И.В., Шанин В.Н., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Воздействие осинового плантации с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент // Математическая биология и биоинформатика. 2015. Т. 10. № 2. С. 398–415.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Надпорожская А.С., Припутина И.В. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Лиена И.Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.
- Мак-Лоун Р.Р. Математическое моделирование — искусство применения математики // Математическое моделирование. М.: Мир, 1979. С. 9–20.
- Мамаев А.А., Жемкова Е.С. Влияние субстратов на рост семян сосны горной с закрытой корневой системой в Ботаническом саду-институте ПГТУ // Международный журнал гуманитарных и естественных наук. 2019. № 1. С. 112–114.
- Мауриль А.М., Лиена И.Я., Дрике А.Я., Поспелова Г.Е. Прогнозирование плодородия древесных растений // Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука, 1977. С. 50–53.
- Мухоморов Д.И., Антропова А.В. Рост и развитие семян сосны обыкновенной в контейнерах при использовании субстратов различной плотности сложения // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. 2019. № 5. С. 42–53.
- Налимов В.В. Теория эксперимента. М.: Наука, 1971. 208 с.
- Оплетаев А.С., Залесов С.В., Башегуров К.А., Осипенко А.Е., Жигулин Е.В. Влияние способа полива на рост и фитомассу семян лиственницы Сукачева (*Larix Sukaczewii* Dyl.) // Международный научно-исследовательский журнал. 2021. № 11 (113). Ч. 1. С. 160–165.
- Острошенко В.В., Острошенко Л.Ю., Острошенко В.Ю. Влияние корневой подкормки стимуляторами роста одно-двулетних семян пихты почкочешуйной на их дальнейший рост // Вестник КрасГАУ. 2015. № 10. С. 160–167.
- Стаканов В.Д. Распределение органического вещества в различных частях деревьев сосны обыкновенной // Лесоведение. 1990. № 4. С. 25–32.
- Суховольский В.Г. Распределение фитомассы деревьев по фракциям и оценка биопродуктивности деревьев и насаждений // Лесоведение. 1996. № 1. С. 30–40.
- Суховольский В.Г. Свободная конкуренция фракций дерева за ресурсы и аллометрические соотношения // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. № 5. С. 80–88.
- Суховольский В.Г., Иванова Ю.Д. Оценка чистой первичной продукции лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям // Лесоведение. 2013. № 5. С. 20–28.
- Усольцев В.А. Вертикально-фракционная структура фитомассы деревьев. Исследование закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 603 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2771>
- Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Усольцев В.А. О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах // Лесная таксация и лесоустройство. 2004. № 1 (33). С. 49–55.
- Усольцев В.А. Ресурсы надземной фитомассы березы при густоте, отличающейся от густоты нормальных древостоев // Нормативы для таксации лесов Казахстана. Книга 2. Ч. 1. Алма-Ата: Кайнар, 1987. С. 139–142.
- Усольцев В.А. Фитомасса модельных деревьев лесобразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 336 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>
- Усольцев В.А., Макаренко А.А., Аткин А.С. Закономерности формирования надземной фитомассы сосны в Северном Казахстане в связи с густотой // Лесоведение. 1979. № 5. С. 3–12.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Отношение подземной биомассы к надземной лесобразующих видов Евразии в градиентах температур и осадков // Биосфера. 2022. Т. 14. № 3. С. 158–179.
- Фрейберг И.А., Ермакова М.В., Стеценко С.К. Модификации морфологии и фитомассы семян сосны обыкновенной под влиянием пестицидов // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 1998. № 20. С. 166–170.
- Четыркин Е.М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977. 200 с.
- Якимов Н.И., Поплавская Л.Ф., Сероглазова Л.М. Влияние состава субстрата на рост и развитие семян сосны с закрытой корневой системой // Труды Белорусского государственного технологического университета. Серия 1. Лесное хозяйство. 2004. Вып. 12. С. 189–192.
- Agathokleous E., Belz R., Kitao M., Koike T., Calabrese E. Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective // Journal of Forestry Research. 2019. V. 30. № 5. P. 1569–1580.
- Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. V. 2. P. 49–53.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A. Resource limitations in plants — an economic analogy // Annual Review of Ecology and Systematics. 1985. V. 16. № 1. P. 363–392.
- Brown S.L., Schroeder P., Kern J.S. Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA // Forest Ecology and Management. 1999. V. 123. № 1. P. 81–90.

- Delerue F., Scattolin M., Atteia O., Cohen G.J.V., Franceschi M., Mench M.* Biomass partitioning of plants under soil pollution stress // *Communications Biology*. 2022. V. 5. № 1. Article 365.
<https://doi.org/10.1038/s42003-022-03307-x>
- Deng C., Ma F., Xu X., Zhu B., Tao J., Li Q.* Allocation patterns and temporal dynamics of Chinese fir biomass in Hunan Province, China // *Forests*. 2023. V. 14. Article 286.
<https://doi.org/10.3390/f14020286>
- Dolezal J., Jandova V., Macek M., Liancourt P.* Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold // *Functional Ecology*. 2021. V. 35. № 1. P. 32–42.
- Evans G.C.* The quantitative analysis of plant growth. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 1972. 734 p.
- Fang J., Chen A., Peng C., Zhao S., Ci L.* Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998 // *Science*. 2001. V. 292. P. 2320–2322.
- Fang J., Guo Z., Hu H., Kato T., Muraoka H., Son Y.* Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth // *Global Change Biology*. 2014. V. 20. P. 2019–2030.
- Garnier E.* Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants // *Trends in Ecology and Evolution*. 1991. V. 6. P. 126–131.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, New York, 1979. 222 p.
- Hu M., Lehtonen A., Minunno F., Makela A.* Age effect on tree structure and biomass allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) // *Annals of Forest Science*. 2020. V. 77. Article 90.
- Kurz W.A., Beukema S.J., Apps M.J.* Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. V. 26. № 11. P. 1973–1979.
- Lapenis A., Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Aiyer A.* Acclimation of Russian forests to recent changes in climate // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 1–13.
- Le Toan T., Quegan S., Davidson M., Balzter H., Paillou P., Papathanassiou K., Plummer S., Rocca F., Saatchi S., Shugart H., Ulander L.* The biomass mission: Mapping global forest biomass to better understand the terrestrial carbon cycle // *Remote Sensing of Environment*. 2011. V. 115. P. 2850–2860.
- Lu D., Wang G., Yan Q., Gao T., Zhu J.* Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China? // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 429. P. 351–362.
- Lie Z., Xue L., Jacobs D.* Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests // *Scientific Reports*. 2018. V. 8. Article 10536.
- Mccarthy M.C., Enquist B.J.* Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation // *Functional Ecology*. 2007. V. 21. P. 713–720.
- Miner R., Abt R., Bowyer J., Buford M., Malmsheimer R., O'Laughlin J., Oneil E., Sedjo R., Skog K.* Forest carbon accounting considerations in US bioenergy policy // *Journal of Forestry*. 2014. V. 112. P. 591–606.
- Mitchard E.T., Saatchi S.S., Baccini A., Asner G.P., Goetz S.J., Harris N.L., Brown S.* Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: A comparison of pan-tropical maps // *Carbon Balance and Management*. 2013. V. 8. Article 10.
- Müller I., Schmid B., Weiner J.* The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2000. V. 3. № 2. P. 115–127.
- Ott R.L.* An introduction to statistical methods and data analysis. Duxbury press, California, 1993. 132 p.
- Pan Y., Birdsey R., Phillips O., Jackson R.* The structure, distribution, and biomass of the world's forests // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2013. V. 44. № 1. P. 593–622.
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control // *New Phytologist*. 2012. V. 193. № 1. P. 30–50.
- Poorter H., Jagodzinski A., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V., Buckley T., Reich P., Sack L.* How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents // *New Phytologist*. 2015. V. 208. № 3. P. 736–749.
- Potkay A., Trugman A., Wang Y., Venturas M., Anderegg W., Mattos C., Fan Y.* Coupled whole-tree optimality and xylem hydraulics explain dynamic biomass partitioning // *New Phytologist*. 2021. V. 230. № 6. P. 2226–2245.
- Tateno R., Hishi T., Takeda H.* Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen // *Forest Ecology and Management*. 2004. V. 193. № 3. P. 297–306.
- Thornley J.H.M.* A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants // *Annals of Botany*. 1972. V. 36. № 2. P. 431–441.
- Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1988. 360 p.
- Usoltsev V.A.* Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>
- Van Breugel M., Ransijn J., Craven D., Bongers F., Hall J.* Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 262. № 8. P. 1648–1657.
- Verkerk P., Fitzgerald J., Datta P., Dees M., Hengeveld G., Lindner M., Zudin S.* Spatial distribution of the potential forest biomass availability in Europe // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6. Article 5.
- Wang X., Huang X., Wang Y., Yu P., Guo J.* Impacts of site conditions and stand structure on the biomass allocation of single trees in larch plantations of Liupan Mountains of Northwest China // *Forests*. 2022. V. 13. № 2. Article 177.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N., Chestnykh O.V.* Dynamics of carbon pools and fluxes in Russia's forest lands // *Russian Journal of Ecology*. 2005. V. 36. № 5. P. 291–301.
<https://doi.org/10.1007/s11184-005-0076-0>

Age-Related Changes in the Ratios of the Components of Aboveground Phytomass of Forest-Forming Species of Eurasia

V. A. Usoltsev^{1, 2, *} and I. S. Tsepordey¹

¹Botanical Garden, Ural Branch of RAS, 8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia

²Ural State Forest Engineering University, Sibirskiy Trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia

*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

The assessment of phytomass, as the most important characteristic of forest ecosystems, plays a key role in monitoring the global carbon cycle and assessing the state of forests. In order for the species to achieve optimal productivity at the plant level, some proportionality between the functions and phytomass of its components must be ensured. The theory of optimal phytomass partitioning suggests that plants adapt the size of their organs not only to the external environment, but also to the physiological activity of various tissues. According to this theory, it has been established that the share of the component in the total phytomass (i.e., the relative phytomass of the component) is not constant: if in mature trees the largest share of phytomass falls on the stem and the smallest on the assimilation apparatus, then in seedlings the largest share of phytomass falls not on the stem, but on the assimilation organs. In order to establish the age at which the aforementioned trends change, the author's database on the phytomass of trees belonging to the forest-forming genera of Eurasia was used. Models of changes in relative phytomasses for four coniferous and four deciduous forest-forming genera have been developed in relation to the age and the aboveground phytomass. Their contributions to the explanation of the variability of relative phytomass components amounted to 57–60 and 40–43%, respectively. It is established that with age the positive dependence of the relative phytomass of the stem upon the aboveground phytomass is replaced by a negative one, and the negative dependence of the relative phytomass of the branches is replaced by a positive one. The negative dependence of the relative foliage mass upon the aboveground phytomass by the age of maturity is leveled. The ages of the change of the positive or negative dependence of the relative phytomass of the components upon the aboveground phytomass by the opposite dependence in the studied age range have been established. However, the ages of the change of these rankings vary greatly in different genera, and further research is needed both to clarify the ages of the named shift and to clarify the reasons for such a significant variation. The obtained results showed that the relative phytomasses of the components change with age and phytomass in their interaction, i.e. there is a synergy of factors.

Keywords: allometric models, the theory of optimal mass distribution, the proportion of components in the aboveground phytomass, dependence of relative phytomass upon aboveground phytomass, change of the sign of the dependence with age.

Acknowledgements: The study has been carried out in accordance with the State contract with the UB RAS Botanical Garden.

REFERENCES

- Agathokleous E., Belz R., Kitao M., Koike T., Calabrese E., Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective, *Journal of Forestry Research*, 2019, Vol. 30, No. 5, pp. 1569–1580.
- Baskerville G.L., Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass, *Canadian Journal of Forest Research*, 1972, Vol. 2, pp. 49–53.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A., Resource limitations in plants – an economic analogy, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, Vol. 16, No. 1, pp. 363–392.
- Brown S.L., Schroeder P., Kern J.S., Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA, *Forest Ecology and Management*, 1999, Vol. 123, No. 1, pp. 81–90.
- Chetyrkin E.M., *Statisticheskie metody prognozirovaniya* (Statistical forecasting methods), Moscow: Statistika, 1977, 200 p.
- Delerue F., Scattolin M., Atteia O., Cohen G.J.V., Franceschi M., Mench M., Biomass partitioning of plants under soil pollution stress, *Communications Biology*, 2022, Vol. 5, No. 1, Article 365. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03307-x>
- Deng C., Ma F., Xu X., Zhu B., Tao J., Li Q., Allocation patterns and temporal dynamics of Chinese fir biomass in Hunan Province, China, *Forests*, 2023, Vol. 14, Article 286. DOI: <https://doi.org/10.3390/f14020286>
- Dolezal J., Jandova V., Macek M., Liancourt P., Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold, *Functional Ecology*, 2021, Vol. 35, No. 1, pp. 32–42.
- Evans G.C., *The quantitative analysis of plant growth*, Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 1972. 734 p.
- Fang J., Chen A., Peng C., Zhao S., Ci L., Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998, *Science*, 2001, Vol. 292, pp. 2320–2322.
- Fang J., Guo Z., Hu H., Kato T., Muraoka H., Son Y., Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth, *Global Change Biology*, 2014, Vol. 20, pp. 2019–2030.
- Freiberg I.A., Ermakova M.V., Stetsenko S.K., Modifikatsii morfologii i fitomassy seyantsev sosny obyknovЕННОй pod vliyaniem pestitsidov (Modifications of the morphology

- and phytomass of Scots pine seedlings under the influence of pesticides), *Lesnaya Urala i khozyaistvo v nikh*, 1998, Ekaterinburg, No. 20, pp. 166–170.
- Garnier E., Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants, *Trends in Ecology and Evolution*, 1991, Vol. 6, pp. 126–131.
- Grime J.P., *Plant strategies and vegetation processes*, John Wiley & Sons, New York, 1979. 222 p.
- Hu M., Lehtonen A., Minunno F., Makela A., Age effect on tree structure and biomass allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.), *Annals of Forest Science*, 2020, Vol. 77, Article 90.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Bykhovets S.S., Pripulina I.V., Shanin V.N., Vidyagina E.O., Lebedev V.G., Shestibratov K.A., Vozdeistvie osinovykh plantatsii s korotkim oborotom rubki na biologicheskii krugovorot ugleroda i azota v lesakh boreal'noi zony: model'nyi eksperiment (Effects of the Aspen Short-Rotation Plantation on the C and N Biological Cycles in Boreal Forests: The Model Experiment), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2015, Vol. 10, pp. 398–415.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Nadporozhskaya A.S., Pripulina I.V., *Modelirovanie dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh*. (Modeling the dynamics of organic matter in forest ecosystems), Moscow: Nauka, 2007, 380 p.
- Komarov A.S., Ginzul L.K., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Bobkova K.S., Kuznetsov M.A., Manov A.V., Osipov A.F., Osobennosti raspredeleniya biomassy boreal'nykh vidov derev'ev po fraktsiyam (The specific features of biomass distribution among compartments for boreal tree species), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2017, No. 6, pp. 76–84.
- Kurz W.A., Beukema S.J., Apps M.J., Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector, *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, Vol. 26, No. 11, pp. 1973–1979.
- Lapenis A., Shvidenko A., Schepaschenko D., Nilsson S., Aiyer A., Acclimation of Russian forests to recent changes in climate, *Global Change Biology*, 2005, Vol. 11, pp. 1–13.
- Le Toan T., Quegan S., Davidson M., Balzer H., Paillou P., Papathanassiou K., Plummer S., Rocca F., Saatchi S., Shugart H., Ulander L., The biomass mission: Mapping global forest biomass to better understand the terrestrial carbon cycle, *Remote Sensing of Environment*, 2011, Vol. 115, pp. 2850–2860.
- Lie Z., Xue L., Jacobs D., Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests, *Scientific Reports*, 2018, Vol. 8, Article 10536.
- Liepa I.Y., *Dinamika drevesnykh zapasov: prognozirovanie i ekologiya* (Dynamics of wood stocks: forecasting and ecology), Riga: Zinatne, 1980, 170 p.
- Lu D., Wang G., Yan Q., Gao T., Zhu J., Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China?, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 429, pp. 351–362.
- Mak-Loun R.R., *Matematicheskoe modelirovanie – iskusstvo primeneniya matematiki* (Mathematical modeling – the art of applying mathematics), In: *Matematicheskoe modelirovanie* (Mathematical modeling), Moscow: Mir, 1979, pp. 9–20.
- Mamaev A.A., Zhemkova E.S., Vliyanie substratov na rost seyantsev sosny gornoj s zakrytoj kornevoj sistemoy v Botanicheskom sadu-institute PGU (The influence of substrates on the growth of container seedlings of mountain pine in Botanical Garden Institute of Volga state university of technology), *Mezhdunarodnyi zhurnal gumanitarnykh i estestvennykh nauk*, 2019, No. 1, pp. 112–114.
- Maurin' A.M., Liepa I.Y., Drike A.Y., Pospelova G.E., Prognozirovanie plodonosheniya drevesnykh rastenii (Forecasting the fruiting of woody plants), In: *Optimizatsiya ispol'zovaniya i vosproizvodstva lesov SSSR* (Optimization of the use and reproduction of forests in the USSR), Moscow: Nauka, 1977, pp. 50–53.
- Mccarthy M.C., Enquist B.J., Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation, *Functional Ecology*, 2007, Vol. 21, pp. 713–720.
- Miner R., Abt R., Bowyer J., Buford M., Malmsheimer R., O'Laughlin J., Oneil E., Sedjo R., Skog K., Forest carbon accounting considerations in US bioenergy policy, *Journal of Forestry*, 2014, Vol. 112, pp. 591–606.
- Mitchard E.T., Saatchi S.S., Baccini A., Asner G.P., Goetz S.J., Harris N.L., Brown S., Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: A comparison of pan-tropical maps, *Carbon Balance and Management*, 2013, Vol. 8, Article 10.
- Mukhortov D.I., Antropova A.V., Rost i razvitie seyantsev sosny obyknovnoy v konteynerakh pri ispol'zovanii substratov razlichnoi plotnosti slozheniya (Growth and development of the containerized seedlings of Scots pine using the substrates of various bulk density), *Lesnye ekosistemy v usloviyakh izmeneniya klimata: biologicheskaya produktivnost' i distantsionnyi monitoring*, 2019, No. 5, pp. 42–53.
- Müller I., Schmid B., Weiner J., The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, Vol. 3, No. 2, pp. 115–127.
- Nalimov V.V., *Teoriya eksperimenta* (Theory of experiment), Moscow: Nauka, 1971, 208 p.
- Opletaev A.S., Zalesov S.V., Bashegurov K.A., Osipenko A.E., Zhigulin, E.V., Vliyanie sposoba poliva na rost i fitomassu seyantsev listvennitsy Sukacheva (*Larix sukaczewii* Dyl.) (The effect of the irrigation method on growth and phytomass of the Sukachev's larch seedlings (*Larix sukaczewii* Dyl.)), *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, 2021, No. 11 (113), Part 1, pp. 160–165.
- Ostroschenko V.V., Ostroschenko L.Y., Ostroschenko V.Y., Vliyanie kornevoj podkormki stimulyatorami rosta odnodvuletnikh seyantsev pikhty pochkocheshuinoy na ikh dal'neishii rost (The influence of the root additional fertilizing by the growth stimulants of the annual-biennial Khingam fir seedlings on their following growth), *Vestnik KrasGAU*, 2015, No. 10, pp. 160–167.
- Ott R.L., *An introduction to statistical methods and data analysis*, Duxbury press, California, 1993. 132 p.
- Pan Y., Birdsey R., Phillips O., Jackson R., The structure, distribution, and biomass of the world's forests, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2013, Vol. 44, No. 1, pp. 593–622.
- Poorter H., Jagodzinski A., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V., Buckley T., Reich P., Sack L., How does biomass distribution change with size and differ

- among species? An analysis for 1200 plant species from five continents, *New Phytologist*, 2015, Vol. 208, No. 3, pp. 736–749.
- Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L., Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control, *New Phytologist*, 2012, Vol. 193, No. 1, pp. 30–50.
- Potkay A., Trugman A., Wang Y., Venturas M., Anderegg W., Mattos C., Fan Y., Coupled whole-tree optimality and xylem hydraulics explain dynamic biomass partitioning, *New Phytologist*, 2021, Vol. 230, No. 6, pp. 2226–2245.
- Soukhovolsky V.G., Ivanova J.D., Estimation of forest-stand net primary productivity using fraction phytomass distribution model, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 7, pp. 700–707.
- Stakanov V.D., Raspreделение organicheskogo veshchestva v razlichnykh chastyakh derev'ev sosny obyknovennoi (Distribution of organic matter in different parts of Scotch pine trees), *Lesovedenie*, 1990, No. 4, pp. 25–32.
- Sukhovol'skii V.G., Raspreделение fitomassy derev'ev po fraktsiyam i otsenka bioproduktivnosti derev'ev i nasazhdenii (Distribution of tree phytomass by fractions and assessment of bioproduktivnosty of trees and forest stands), *Lesovedenie*, 1996, No. 1, pp. 30–40.
- Sukhovol'skii V.G., Svobodnaya konkurentsia fraktsii derva za resursy i allometricheskie sootnosheniya (Free competition of tree fractions for resources and allometric ratios), *Zhurnal obshchei biologii*, 1997, Vol. 58, No. 5, pp. 80–88.
- Tateno R., Hishi T., Takeda H., Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen, *Forest Ecology and Management*, 2004, Vol. 193, No. 3, pp. 297–306.
- Thornley J.H.M., A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants, *Annals of Botany*, 1972, Vol. 36, No. 2, pp. 431–441.
- Tilman D., Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 1988. 360 p.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa model'nykh derev'ev lesobrazuyushchikh porod Evrazii: baza dannykh, klimaticheskii obuslovlennaya geografiya, taksatsionnye normativy* (Single-tree biomass of forest-forming species in Eurasia: database, climate-related geography, mensuration standards), Ekaterinburg: Ural gos. lesotekhn. un-t, 2016, 336 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>
- Usol'tsev V.A., Makarenko A.A., Atkin A.S., Zakonomernosti formirovaniya nadzemnoi fitomassy sosny v Severnom Kazakhstane v svyazi s gustotoi (Regularities of formation of aboveground pinephytomass in Northern Kazakhstan due to density), *Lesovedenie*, 1979, No. 5, pp. 3–12.
- Usol'tsev V.A., *Modelirovanie struktury i dinamiki fitomassy drevostoev* (Modeling the structure and dynamics of forests phytomass), Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo un-ta, 1985, 191 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Usol'tsev V.A., O primenении regressionnogo analiza v lesovodstvennykh zadachakh (On the application of regression analysis in forestry problems), *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo*, 2004, No. 1 (33), pp. 49–55.
- Usol'tsev V.A., Resursy nadzemnoi fitomassy berezy pri gustote, otlichayushcheysya ot gustoty normal'nykh drevostoev (Resources of the above-ground phytomass of birch at a density different from the density of normal stands), In: *Normativy dlya taksatsii lesov Kazakhstana* (Regulatory standards for taxation of forests in Kazakhstan), Alma-Ata: Kainar, 1987, Book 2, Part 1, pp. 139–142.
- Usoltsev V.A., Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged, Ekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020, available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9647>
- Usol'tsev V.A., Tsepordei I.S., Otnoshenie podzemnoi biomassy k nadzemnoi lesobrazuyushchikh vidov Evrazii v gradientakh temperatur i osadkov (Root to shoot biomass ratios of forest-forming species along temperature and precipitation gradients in Eurasia), *Biosfera*, 2022, Vol. 14, No. 3, pp. 158–179.
- Usol'tsev V.A., *Vertikal'no-fraktsionnaya struktura fitomassy derev'ev. Issledovanie zakonomernostei* (Structure of tree biomass-height profiles: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 602 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2771>
- Van Breugel M., Ransijn J., Craven D., Bongers F., Hall J., Estimating carbon stock in secondary forests: Decisions and uncertainties associated with allometric biomass models, *Forest Ecology and Management*, 2011, Vol. 262, No. 8, pp. 1648–1657.
- Verkerk P., Fitzgerald J., Datta P., Dees M., Hengeveld G., Lindner M., Zudin S., Spatial distribution of the potential forest biomass availability in Europe, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6, Article 5.
- Vomperskii S.E., Utkin A.I., *Vertikal'no-fraktsionnoe raspredelenie fitomassy v lesakh* (Phytomass distribution across vertical fractions in forests), Moscow: Nauka, 1986, 261 p.
- Vorob'ev V.N., Khamitov R.S., Vliyanie sostoyaniya fil-lotaksisa na pokazateli rosta seyantsev kedra sibirskogo (The influence of the phyllotaxis state on the growth rates of Siberian cedar seedlings), *Vestnik IRGSKhA*, 2015, No. 69, pp. 46–52.
- Wang X., Huang X., Wang Y., Yu P., Guo J., Impacts of site conditions and stand structure on the biomass allocation of single trees in larch plantations of Liupan Mountains of Northwest China, *Forests*, 2022, Vol. 13, No. 2, Article 177.
- Yakimov N.I., Poplavskaya L.F., Seroglazova L.M., Vliyanie sostava substrata na rost i razvitie seyantsev sosny s zakrytoi kornevoi sistemoi (Influence of substrate composition on the growth and development of pine seedlings with a closed root system), *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya 1. Lesnoe khozyaistvo*, 2004, Vol. 12, pp. 189–192.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kraev G.N., A twenty year retrospective on the forest carbon dynamics in Russia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 706–715.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N., Chestnykh O.V., Dynamics of carbon pools and fluxes in Russia's forest lands, *Russian Journal of Ecology*, 2005, Vol. 36, No. 5, pp. 291–301.
<https://doi.org/10.1007/s11184-005-0076-0>

УДК 574.47

СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ СОСНЫ НА КАТЕНЕ ОТ БОРА ДО ОЛИГОТРОФНОГО БОЛОТА

© 2023 г. В. Г. Стороженко^а, *, Т. В. Глухова^а

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

*E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 30.12.2022 г.

После доработки 18.02.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

В статье представлены результаты исследований структуры древостоев сосновой катены, заложенной в Западнодвинском лесничестве Тверской обл. (Западнодвинский лесоболотный стационар Института лесоведения РАН, ИЛАН РАН), связывающей биогеоценозы боровой и болотной части олиготрофного болота. Цель исследований — изучить лесоводственные характеристики, морфометрические показатели, происхождение, возрастную структуру, динамические процессы, объемные показатели древостоев сосняков при переходе боровой части катены к олиготрофному верховому болоту. Сосновая катена длиной 110 м и шириной 40 м включает в себя четыре части: верхнюю боровую автономную (ПП 1), склоновую транзитную (ПП 2 и 3) и аккумулятивную (ПП 4) со сменой типов леса от сосняка бруснично-черничного II бонитета до сосняка кустарничково-сфагнового олиготрофного на мощных до 6 м торфах V класса бонитета, подстилаемого озерным сапропелем. Возрастная структура древостоев изменяется от условной одновозрастной восстановительной динамики в боровой части до абсолютно разновозрастной близкой к климаксовой фазе динамики олиготрофного сфагнового болота. Лучшими показателями состояния характеризуется древостой боровой части, худшими — древостой олиготрофного болота. Сосновый биогеоценоз олиготрофного сфагнового болота по динамическим характеристикам близок к устойчивым климаксовым лесным сообществам с максимальным возрастом деревьев первых поколений 240–280 лет. Состояние древостоев по профилю катены изменяется от здорового в боровой части до ослабленного с деградиционной динамикой развития в аккумулятивной части сфагнового болота.

Ключевые слова: сосновая катена, олиготрофное болото, торфяная залежь, структура древостоев сосняков.

DOI: 10.31857/S0024114823060098, **EDN:** EKBGWZ

Леса Западнодвинского региона в зональном поле Европейской России относятся к переходной позиции от зоны смешанных лесов к подзоне южной тайги. Территория по своему геологическому положению в раннем голоцене располагалась на границе таяния ледников последнего Валдайского оледенения от 70 до 11 тыс. лет назад (Плейстоценовые ..., 1981; Шварцман, Болотов, 2008). В результате движения и таяния ледника значительная часть материнской породы площади региона сложена песками озерно-аллювиальных отложений. Это же определяет присутствие в регионе большого количества озер и болот различного возраста преимущественно верхового типа, встречаются также болота переходного и евтрофного типа водно-минерального питания. Важнейшим условием их естественного функционирования является присутствие лесной растительности как на расположенных вокруг болот территориях, так и на поверхности самих болот.

Но почти всегда по берегам олиготрофных болот на окружающих их гривах и плакорах, на песчаных и супесчаных отложениях, имеющих в разной степени развитый гумусовый горизонт, произрастают сосновые леса различной производительности в зависимости от типологических условий и лесорастительной зоны. Если структура коренных суходольных сосняков различных типов леса подробно изучена и представлена в многочисленных работах отечественных исследователей (Правдин, 1964; Цветков, Семенов, 1985; Рысин, Савельева 2008; и др.), то структура болотных сосновых лесов, особенно переходных от боровых условий роста к олиготрофному болоту с глубокими торфами и произрастающей на нем сосной обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), изучены далеко не полно. Можно отметить фундаментальное исследование болотной сосны В.Н. Сукачёва (1905), работы Prieditis (1993), Солоневича (1963), Комина (1967), Глебова, Торейко (1975), Вомперского,

Иванова (1978), Иванова (1979), Eckstein et al. (2011), Коронатовой (2012), Коронатовой, Миляевой (2014), Кочубей, Санниковой (2015), Головацкой (2017), Александровой и др. (2021) и др. Основательные работы коллектива авторов Лаборатории лесоведения РАН (ныне Институт лесоведения РАН), выполненные на Западнодвинском лесоболотном стационаре в Тверской обл. В монографии этих авторов, в частности, можно отметить утверждение о том, что болотные сосняки изучаемого региона (Западнодвинское лесничество Тверской обл.) являются “девственными лесами...”, их изучение позволит дополнить сложившиеся представления о генезисе климаксовых сосновых лесов” (Биогеоэкологическое изучение ..., 1982, стр. 57). Приведенные в настоящей работе материалы на более детальном уровне подтверждают эти выводы. Тем больший интерес представляют исследования структур сосновых лесов при переходе соснового леса боровых условий формирования к разновозрастному эволюционно сформированному сосняку на олиготрофном болоте.

В настоящем сообщении представлены результаты исследований структуры древостоев сосновой катены, связывающей биогеоценоз боровой и болотной части олиготрофного болота, поросшего низкорослой сосной.

Цель исследований — определить лесоводственные характеристики, происхождение, возрастную структуру, динамические процессы, морфометрические показатели древостоев и почвенные характеристики сосняков на всем протяжении катены от боровой части к олиготрофному верховому болоту.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Сосновая катена длиной 110 м и шириной 40 м расположена в Западнодвинском лесничестве Тверской обл. (56°08'87" N 32°11'12" E). На ее территории заложены постоянные пробные площади (ПП). Автономная боровая часть катены (ПП 1) занята сосняком бруснично — черничным, как и расположенная за ней склоновая транзитная часть (ПП 2), также представленная сосняком бруснично-черничным на слабоподзолистой иллювиально-железистой песчаной мелкой почве на флювиогляциальных песках. Она переходит в нижнюю транзитную часть катены (ПП 3) кустарничково-сфагнового сосняка IV класса бонитета на торфах мощностью 3—4 м. Аккумулятивная часть катены заканчивается олиготрофным болотом (ПП 4), занятым сосняком кустарничково-сфагновым на мощных до 6 м торфах, подстилаемых озерным сапропелем. Таким образом, можно утверждать, что биогеоценозы первых двух ПП в период формирования рельефа и таяния ледника составляли береговую часть озе-

ра, впоследствии заторфованного и поросшего болотной сосной. Перепад рельефа от боровой к аккумулятивной части катены составляет 3 м (рис. 1).

В биогеоценозах разных частей катены проводилось изучение возрастных структур древостоев с определением динамических показателей по соотношению числа и объемов деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов. У всех деревьев производили отбор кернов у шейки корня с определением возраста по годичным кольцам.

Одновременно фиксировалось присутствие гнилевых фаутов деревьев с определением стадии и типа гнилей (коррозионные или деструктивные) для идентификации обнаруженного фаута с возможным видом гриба дереворазрушающего биотрофного комплекса, вызвавшего гниль. Определяли высоты деревьев высотомером ЗМИ ЭБ1. Возрастная структура древостоя разделялась на возрастные поколения (Комин, Семечкин, 1970; Дыренков, 1984; Стороженко, 2007). К одному возрастному поколению относились деревья, различающиеся по возрасту на 2 класса — 40 лет для хвойных пород.

Древостой по высоте разделялся на ярусы (Третьяков и др., 1952). Подсчитывался подрост всех пород с разделением его по высоте через 0.5 м и определением возраста. Все деревья на ПП относились к определенной категории состояния по принятой для таких исследований шкале для оценки в дальнейшем динамики отпада деревьев из состава древостоев: 1 — здоровые; 2 — ослабленные; 3 — сильно ослабленные; 4 — усыхающие; 5 — свежий сухой; 6 — старый сухой (Правила ..., 2013). На участках отмечали стволы древесного отпада (валежа) с определением стадии разложения каждого ствола (Стороженко, 2011). В камеральный период определялись объемные показатели деревьев по таблицам высот и диаметров (Третьяков и др., 1952).

Для характеристики торфяной залежи отбирали почвенные образцы с разных горизонтов с помощью торфяного бура ТБГ-1 диаметром 5 см с насадками по 50 см. Степень разложения и ботанический состав торфа по выделенным генетическим горизонтам определены по методике Е.Т. Базина, Б.Д. Копенкина (Базин, Копенкин, 1992), зольность, рН солевой вытяжки по методике Е.В. Аринушкиной (Аринушкина, 1970). Содержание углерода и азота в различных слоях торфяников и подзолистых почв установлено с помощью CHNS — анализа торфа Vario EL III (Германия) в токе кислорода при 1150°C. Объемную массу торфа (плотность в ненарушенном сложении) верхних горизонтов до 50 см определяли с помощью полого цилиндра диаметром 15 см, высотой 10 см и объемом 1813 см³. Отбирали образцы на влажность, высушивая их до постоянного веса при 105°C, и

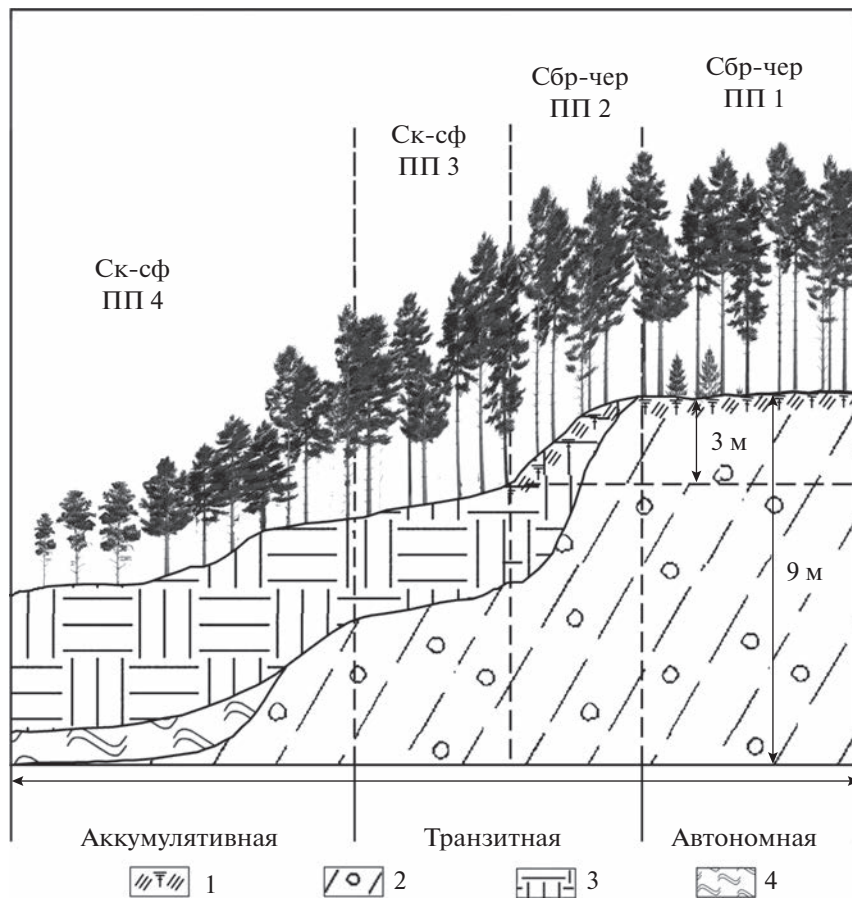


Рис. 1. Структура сосновой катены при переходе от боровых условий к олиготрофному болоту. Западнодвинское лесничество Тверской обл. Почвенные горизонты: 1 — среднеподзолистая иллювиально-железистая песчаная мелкая почва, 2 — флювиогляциальные пески, 3 — торфяная залежь разной мощности, 4 — озерный сапропель. Типы леса: Сбр-чер — сосняк бруснично-черничный, Ск-сф — сосняк кустарничково-сфагновый.

рассчитывали плотность нужного горизонта (Семеновский, 1966). Обработка экспериментального материала осуществлялась с применением программы StatSoft STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение биометрических показателей деревьев сосны по горизонтальному профилю рельефа от повышенных местоположений к пониженным определяется изменяющимися гидрологическими условиями в глубокой толще почвенного слоя, горизонты которого по морфологическим и функциональным параметрам неразрывно связаны между собой. В свою очередь эта закономерность определяет последовательность изложения результатов исследований лесоводственных и почвенных характеристик катены: автономную боровую часть катены — ПП 1, транзитную переходную часть — ПП 2 и 3, аккумулятивную часть олиготрофного болота — ПП 4. В табл. 1 приведены показатели распределения объемов деревьев в

возрастных поколениях возрастных рядов древостоев изучаемых биогеоценозов.

Биогеоценоз 1, сосняк бруснично-черничный. Древостой биогеоценоза ПП 1 сложен сосной обыкновенной с незначительной примесью ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.), имеет состав 10С + Е, стволочный запас — $423.2 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, полноту — 0.8, II класс бонитета. Возрастной ряд древостоя включает пять возрастных 40-летних поколений и подрост (Третьяков и др., 1952) (табл. 1). Судя по распределению объемов деревьев в возрастных поколениях возрастного ряда, древостой относится к условно одновозрастному сообществу восстановительной фазы динамики после сплошных вырубок предыдущих древостоев, имеющих один эксцесс количества и объемов стволов деревьев во втором возрастном поколении, составляющем 96% от общего запаса древостоя (табл. 1, рис. 2).

Первое поколение древостоя включает только два дерева предельных, для существующих условий роста сосны, возрастов. В четвертом поколе-

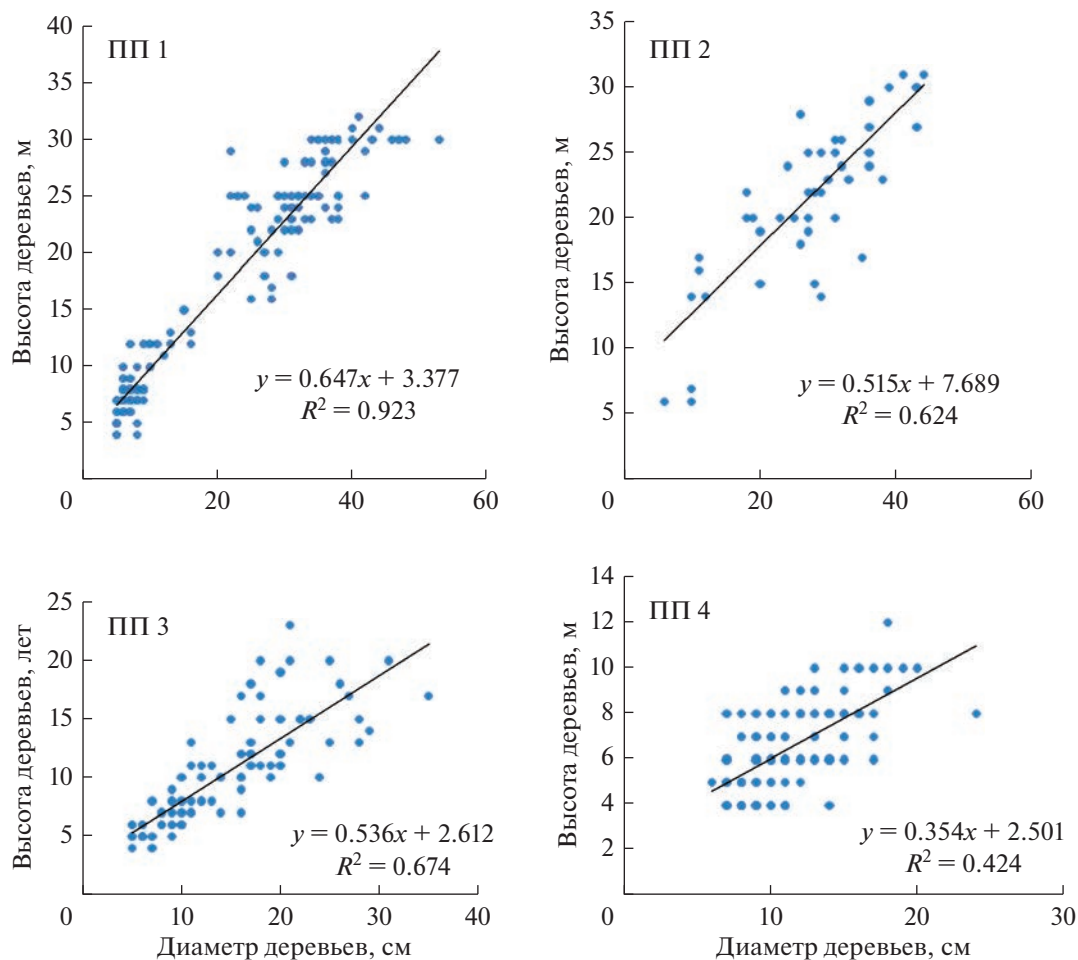


Рис. 2. (ПП 1–4). Связь высоты деревьев с диаметрами стволов изучаемых древостоев катены.

нии вместе с подростом сосредоточено довольно большое количество деревьев, но незначительные запасы древесины. Понятно, что уже через сорок лет в древостое активизируются процессы распада основного полога и биогеоценоз за счет роста молодого поколения постепенно приобретет относительно разновозрастную структуру устойчивого лесного сообщества. Несмотря на довольно простую возрастную структуру возрастного ряда, древостой биогеоценоза имеет сложное вертикальное четырехъярусное строение, в

котором в первом ярусе сосредоточено 16.4% деревьев при среднем диаметре (D_{cp}) 36 см и средней высоте (H_{cp}) 30 м; во втором ярусе сосредоточено 25.0% при H_{cp} – 22 м и D_{cp} – 30.0 см; в третьем 10.1% при H_{cp} – 2.0 м и D_{cp} – 11.0 см; в четвертом 48.5% деревьев при H_{cp} – 6.0 м и D_{cp} – 7.0 см. (рис. 2-1). Связь двух изучаемых предикторов диаметра и высоты очень высокая, что характерно для простых одновозрастных древостоев (рис. 2-1). Такое строение древостоя дает основание предполагать, что он возник естественным путем на вы-

Таблица 1. Распределение объемов стволовой древесины в пределах возрастных поколений

№ ПП	Распределение деревьев по возрастным поколениям, объем деревьев, м ³ га ⁻¹							Запас древостоев, м ³ га ⁻¹	Фаза динамики
	До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280		
1	Подрост	5.9	3.4	406.7	7.2	—	—	423.2	Восстановительная
2		3.6	74.2	356.1	10.4	16.5	—	460.8	Восстановительная
3		5.2	20.8	16.0	23.8	31.9	6.1	103.8	Климакс
4		3.1	16.8	12.1	12.1	3.8	—	47.9	Климакс

рубке с последующими лесохозяйственными уходами, сформировавшими современную условно одновозрастную структуру почти чистого по составу лесного сообщества.

Такой вывод подтверждается и незначительными объемами древесного отпада ($5.1 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$), и присутствием пней менее 10-летней давности. Это обстоятельство определяет несколько сокращенный возрастной ряд биогеоценоза на настоящий период его роста и возможность его увеличения при естественном развитии примерно на два возрастных поколения.

Подрост представлен сосной — 582, елью — 89, дубом (*Quercus robur* L.) — 68 и березой (*Betula pendula* Roth) — 12 экземпляров, что в сумме составляет 751 экземпляр, из которых сосны как эдификаторной породы по лесоводственным ожиданиям явно недостаточно для формирования полноценного возрастного поколения, приходящего на смену существующему.

Нижний ярус растительности представлен брусникой (*Vaccinium vitis idaea* L.), черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), вереском (*Calluna vulgaris* (L.) Hill.), плауном (*Lycopodium clavatum* L.) и зелеными мхами: плевроциумом Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), политрихумом сжатым (*Polytrichum strictum* Sm.), политрихумом красивым (*Pol. formosum* Hedw.), политрихумом обыкновенным (*Pol. commune* Hedw.).

Сосняк произрастает на среднеподзолистой иллювиально-железистой мелкой песчаной почве на флювиогляциальных песках. Глубина профиля почвы 23 см, ниже следует материнская порода. Значение pH_{KCl} варьирует от 2.6 в подстилке, до 4.6 к нижним горизонтам. Содержание углерода от 50 до 2% и азота от 1.6 до 0.1% снижается от подстилки вниз по профилю. Напротив, объемная масса (плотность) торфа увеличивается от 0.18 до 1.53 г см^{-3} .

Биогеоценоз 2, сосняк бруснично-черничный. Древостой ПП 2 (0.08 га) относится к верхней части транзитного участка катены, включающего ПП 2 и ПП 3, отличающиеся биометрическими и, соответственно, объемными параметрами деревьев. Древостой ПП 2 так же, как и ПП 1, сложен сосной с незначительным участием ели, имеет состав 10С + Е, Б, запас стволовой древесины $460.8 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, что выше, чем на ПП 1, и определяется, скорее всего, более благоприятным транзитным условием влагообеспеченности и меньшим, но более промывным гумусовым горизонтом. Полнота — древостоя 0.8, II класса бонитета. Возрастной ряд имеет шесть поколений с одним эксцессом объемов в третьем поколении. По структуре возрастного ряда, как и древостой на ПП 1, он относится к условно одновозрастным лесным сообществам восстановительной фазы динамики, сформировавшимся естественным путем после сплошной

вырубки, характеризуется близкими параметрами средних показателей высот и диаметров деревьев по четырем ярусам древостоя (табл. 1, рис. 2-2).

Корреляционное отношение (R^2) определяет тесноту связи предикторов как “значительную” (Chaddock, 1925; Дворецкий, 1971). Снижение его значений в сравнении с ПП 1 можно объяснить присутствием в выборке некоторого количества деревьев меньших биометрических показателей из ПП 3, чем основной массив крупных деревьев, что увеличивает разброс данных вокруг линейного приближения (рис. 2-2).

Подрост представлен преимущественно сосной в количестве 425 экз. на 1 га с единичными экземплярами ели и березы, что так же, как и для древостоя ПП 1, будет обеднять количественный состав последующих поколений сосны.

В нижнем ярусе растительности к бруснике, чернике, плауну, зеленым мхам добавляется осока (*Carex lasiocarpa* Ehrh.), сфагновые мхи: сфагнум бурый (*Sphagnum fuscum* (Schmp.) Klinggr.), сфагнум узколистный (*Sph. angustifolium* (Russ.) C. Jens.).

Как и в первом случае, почвенный горизонт представлен среднеподзолистой иллювиально-железистой мелкой песчаной почвой на флювиогляциальных песках. Глубина профиля почвы 15 см, далее следует материнская порода. Значение pH_{KCl} — от 2.2 в подстилке, до 4.2 в нижних горизонтах. Содержание углерода (от 49 до 2%) и азота (от 1.1 до 0.1%) снижается от подстилки вниз по профилю. Плотность увеличивается от 0.34 до 1.55 г см^{-3} .

Биогеоценоз 3, сосняк кустарничково-сфагновый. Древостой ПП 3 включает нижнюю часть транзитного участка катены площадью 0.12 га, сложен исключительно сосной, имеет состав 10С, полнотой 0.6, IV класса бонитета, запас стволовой древесины — $103.8 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Возрастной ряд древостоя состоит из семи возрастных поколений, в которых нет выраженных эксцессов объемов деревьев в каких — либо возрастных поколениях, и его динамическое положение близко к состоянию климакса (табл. 1, рис. 3).

Показатель корреляционного отношения (R^2) характеризует связь предикторов как “значительную”, обусловленную повышенным разбросом показаний диаметров и высот деревьев по мере увеличения их значений. Это положение характерно для биогеоценозов с разновозрастной структурой древостоев, когда с увеличением длины возрастных рядов повышается присутствие в старовозрастных поколениях деревьев разных биометрических характеристик.

Подрост на площади участка в переводе на 1 га представлен сосной в количестве 800 экземпляров, что в лесоболотных условиях при низкой

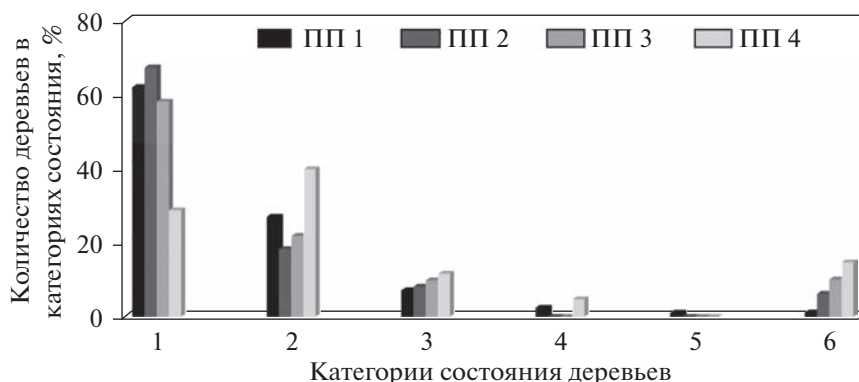


Рис. 3. Показатели ослабления деревьев в древостоях изучаемой катены. ■ — ПП 1; ■ — ПП 2; ■ — ПП 3; ■ — ПП 4.

полноте древесного яруса вполне обеспечивает формирование последующих поколений соснового древостоя.

Древостой по высоте обладает сложной 4-ярусной структурой с низкой полнотой, обеспечивающей возобновление и рост подчиненных ярусов светолюбивой сосны. В первом ярусе сосредоточено 9.8% деревьев со средним диаметром (D_{cp}) — 21.5 см и средней высотой (H_{cp}) — 14.8 м, во втором ярусе — 15.5% при D_{cp} — 15.6 см и H_{cp} — 11.8 м, в третьем ярусе — 10.3% деревьев при D_{cp} — 11.4 см и H_{cp} — 8.2 м, в четвертом ярусе — 14.9% деревьев при D_{cp} — 7.0 см и H_{cp} — 5.6 м.

В нижнем ярусе растительности, кроме брусники и черники, произрастают клюква (*Oxycoccus quadripetalus* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), багульник (*Ledum palustre* L.), пушица (*Eriophorum vaginatum* L.), осока (*Carex lasiocarpa* Ehrh.) (единично), зеленый мох (*Meesia triquetra* Angstr.) (единично) и сфагновые мхи: сфагнум бурый, сфагнум узколистный, сфагнум божественный (*Sph. magellanicum* Brid.), сфагнум балтийский (*Sph. balticum* (Russ.) C.Jens.).

Древостой ПП 3 как продолжение транзитной части ПП 2 расположен на мезо-олиготрофном кустарничково-сфагновом болоте с мощностью торфяной залежи более 3 м, которая сложена верхними торфами до 2.5 м и переходными до 3.2 м. Залежь подстилается оглеенными песками. Степень разложения торфа варьирует от 10–20% в верхних 20 см и до 50% — в глубоких слоях. Значение pH_{KCl} меняется по залежи от 2.8 до 3.4, зольность — от 2.0 до 4.5%, содержание углерода в торфе — от 45 до 55% и азота — от 0.9 до 1.5%. Плотность увеличивается к нижней части залежи от 0.06 до 0.18 г см⁻³.

Таким образом, древостой нижней транзитной части катены (ПП 3) имеет характеристики постепенного перехода от типичных борových усло-

вий произрастания к типичным олиготрофным условиям роста сосны.

Биогеоценоз 4, сосняк кустарничково-сфагновый (ПП 4) характеризуется как аккумулятивный и расположен над самым низким участком олиготрофного сфагнового болота, подстилаемого органо-минеральным сапропелем дна бывшего озера, заросшего болотной сосной. Древесный ярус ПП 4, как и древостой на ПП 3, сложен исключительно сосной с составом 10С, класс бонитета — V, полнота — 0.5–0.6. Запас стволовой древесины — 47.9 м³ га⁻¹. Возрастной ряд древостоя имеет шесть возрастных поколений, в которых нет выраженных эксцессов объемов деревьев, что характеризует биогеоценоз как сообщество, близкое к состоянию климакса, то есть обладающее устойчивостью во временной динамике (Дыренков, 1084; Стороженко, 2007).

Данными структурных особенностей древостоев на ПП 3 и 4 подтверждается тезис о возможности отнесения лесных биогеоценозов сосновых олиготрофных болот, формирующихся в длительном эволюционном развитии, к сообществам климаксовых фаз динамики (Биогеоценотическое ..., 1982, стр. 57) (рис. 2–4).

Показатель корреляционного отношения (R^2) характеризует связь предикторов как “умеренную”, что объясняется довольно большим разбросом данных относительно линейного приближения. Объяснение этой особенности аналогично рис. 2–3.

Подрост на площади биогеоценоза представлен только сосной в количестве 1233 экземпляров на 1 га, причем его количество относительно равномерно распределено в грациях высоты от 1 до 4 метров со средним значением в 24 экземпляра в градации. Можно говорить о хорошей возобновительной способности этого биогеоценоза. Объемы валежа, доступного для учета и не погруженного в толщу верхних слоев почвы, 1.4 м³ га⁻¹, что

составляет 2.9% от запаса древостоя. Эту величину можно характеризовать как нормальную для климатических сообществ лесоболотных формаций.

Как и в предыдущем климатическом сообществе, древостой на ПП 4 имеет 4-ярусную структуру, низкую полноту, обеспечивающую возобновление светолюбивой сосны. Первый ярус включает 16.2% деревьев от общего числа на 1 га при $D_{\text{ср}} = 15.7$ см и $H_{\text{ср}} = 9.2$ м, второй ярус включает 34.1% деревьев при $D_{\text{ср}} = 12.4$ см и $H_{\text{ср}} = 7.4$ м, третий ярус включает 26.1% деревьев при $D_{\text{ср}} = 9.9$ см и $H_{\text{ср}} = 6.0$ м, четвертый ярус имеет 23.6% деревьев при $D_{\text{ср}} = 8.9$ см и $H_{\text{ср}} = 4.2$ м.

На всей площади рассматриваемой катены, от боровой части ПП 1 до аккумулятивной олиготрофного сфагнового болота ПП 4, встречается подрост дуба черешчатого до 1.5 м высоты в боровой части до всходов 3-х лет в аккумулятивной части катены.

Нижний ярус представлен клюквой, водяникой (*Empetrum nigrum* L.), багульником, пушицей и сфагновыми мхами: сфагнумом бурым, сфагнумом узколистным, сфагнумом божественным, сфагнумом балтийским.

Мощность торфяной залежи аккумулятивной части катены до 6 м. Сложена верховыми торфами до 2 м со степенью разложения от 3–5% в верхних 20 см до 15% в нижележащих слоях. С 2 до 5 м верховые торфа сменяются переходными со степенью разложения 35%. С 5 до 6 м — низинные торфа, степень разложения — 50%. Залежь подстилается органо-минеральным сапропелем. Значение $pH_{\text{КСИ}}$ изменяется по профилю торфяной почвы от 2.8 до 4.0, зольность — от 1.8 до 5.3%, в образцах торфа содержание углерода (47–53%) и азота (0.8–1.8%). Плотность увеличивается в нижней части залежи от 0.05 до 0.10 г см⁻³.

К числу показателей, влияющих на структурные характеристики древостоев и оценку динамических процессов в лесном сообществе, относятся сведения о состоянии деревьев, степени их ослабленности и в целом древостоев (рис. 3). В лесопатологии для этих целей применяется шкала балловой оценки ослабленности деревьев (Правила ..., 2013). Сплошные перечеты деревьев на ПП по категориям состояния в балловой оценке показали, что лучшие показатели состояния древостоев в целом фиксируются в древостоях ПП 1 и 2 — 1.6 балла, что для древостоев боровой и верхней части транзитной зоны вполне объяснимо, так как в них периодически проводились рубки ухода с выборкой ослабленных и усохших деревьев.

Среднее положение занимает древостой ПП 3, в котором нет деревьев категорий усыхающих и свежего сухостоя, что подтверждает факт стабилизации состояния лесного сообщества на теку-

щий период. Показатели ослабления древостоя здесь также относительно высокие — 1.8 балла. Наихудшие показатели состояния деревьев фиксируются в древостое ПП 4, в котором только 29% деревьев относится к категории здоровых. В то же время количество деревьев старого сухостоя в нем наивысшее и высокое, средние значения ослабления древостоя в целом — 2.5 балла, приближающиеся к “сильно ослабленным”. В общем, можно констатировать, что по мере перехода от боровой части катены к транзитной и далее к аккумулятивной на мощных шестиметровых торфах состояние деревьев сосны постепенно ухудшается. Можно предположить, что в наивысшей степени это ухудшение связано с произрастанием деревьев ПП 4 над самым низким расположением дна бывшего озера, заполненного в настоящее время озерным сапропелем, подстилающим мощное торфяное отложение. Вероятнее всего, такое состояние деревьев этой части катены является следствием бедной минеральными элементами почвы. На ПП 4 усыхание деревьев категорий старого сухостоя происходит в 21% случаев из состава деревьев первого и второго яруса и в 70% случаев из состава деревьев третьего яруса. Большое количество деревьев категорий ослабленных, сильно ослабленных, старого сухостоя и явно сокращенное число деревьев категории здоровых говорит о происходящих в настоящее время в этой части биогеоценоза деградационных процессах с ожиданием их активизации в ближайший период. Причиной деградационных процессов могут служить только абиотические факторы, связанные, скорее всего, с гидрологией олиготрофного болота в недалекой ретроспективе. На всей площади катены микогенные и энтомогенные факторы, способные влиять на ослабление деревьев, практически отсутствуют. Незначительное участие в поражении живых деревьев в пределах 1% от общего числа деревьев на ПП 1 катены принимает базидиальный дереворазрушающий гриб сосновая губка (*Phellinus pini* (Thore: Fr.) Ames), вызывающий гниль коррозийного типа, поражающий стволовую часть деревьев сосны. Как раневый возбудитель в единичных случаях отмечается окаймленный трутовик (*Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst.), появляющийся после нанесенных деревьям механических повреждений и вызывающий гниль деструктивного типа (Стороженко и др., 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древостои сосновых формаций верховых сфагновых олиготрофных болот региона Тверской обл. переходной позиции от зоны смешанных лесов к подзоне южной тайги, не затронутые антропогенными воздействиями, формирующиеся в длительной эволюционной динамике, име-

ют абсолютно разновозрастное сложное вертикальное строение с различной длиной возрастных рядов и предельными возрастами деревьев первых поколений 240–280 лет. Динамические показатели таких биогеоценозов отвечают климатическим характеристикам.

Запасы стволовой древесины древостоев от 460.8 до 47.9 м³ га⁻¹ постепенно сокращаются от возвышенной боровой части катены до низко расположенного дна бывшего озера, заполненного озерным сапропелем, поросшего болотной сосной V бонитета, под мощной 6-метровой торфяной залежью.

Наиболее тесная связь между диаметром и высотой деревьев фиксируется в древостое автономной части катены — $R^2 = 0.923$, которую можно трактовать как закономерность. Низкая положительная связь между предикторами наблюдается в древостое аккумулятивной части катены с большим разбросом данных относительно линейного приближения — $R^2 = 0.424$.

Состояние деревьев и древостоев сосны постепенно ухудшается, приближаясь к сильно ослабленному по мере перехода от боровой части катены к транзитной и далее к аккумулятивной на мощных шестиметровых торфах. Такое состояние деревьев этой части катены в большой степени связано с произрастанием деревьев над самым низким расположением дна бывшего озера и является следствием бедной минеральными элементами почвы.

Соотношение количества деревьев категорий здоровых, ослабленных и сухостойных говорит о происходящих в настоящее время в аккумулятивной части биогеоценоза деградиционных процессах с ожиданием их активизации в ближайший период, связанных с изменением гидрологических режимов верхового болота. Влияние микогенных и энтомогенных факторов на процессы ослабления древостоев на всем протяжении катены минимальные или отсутствуют.

Почва катены изменяется от мелкой средне-подзолистой песчаной на глубоких флювиогляциальных песках в автономной боровой части катены до торфяной с мощной торфяной залежью в ее аккумулятивной части. В этой связи меняется содержание в ней основных элементов — углерода, азота, рН_{KCl}, а также зольности, плотности. В образцах торфяной почвы содержится 45–55% углерода, что сопоставимо только с подзолистой почвой подстилки, в ней более низкий рН солевой вытяжки и в несколько раз меньшая плотность.

Авторы приносят глубокую благодарность академику С.Э. Вомперскому за ценные советы

по структуре статьи и интерпретации выдвинутых в ней положений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.В., Цыганова В.И., Иванова А.В. Оценка состояния *Pinus sylvestris* L. в олиготрофных экосистемах Среднего Приобья // Сборник избранных статей по материалам науч. конференций ГНИИ “Нацразвитие”. Санкт-Петербург, 2021. С. 8–12.
- Ариунушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 487 с.
- Базин Е.Т., Копенкин В.Д. Технический анализ торфа. М.: Недра, 1992. 430 с.
- Биогеоэкологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидролесомелиорацией. М.: Наука, 1982. 207 с.
- Глебов Ф.З., Торейко Л.С. О биологической продуктивности болотных лесов в лесообразовательном и болотообразовательном процессах // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. № 9. С. 1336–1349.
- Головацкая Е.А. Биомасса и продукция древесного яруса сосново-кустарничково-сфагновых болот южной тайги Западной Сибири // Лесоведение. 2017. № 2. С. 102–110.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике. М.: Лесная пром-сть, 1971. 104 с.
- Иванов А.И. Структура и первичная продуктивность сосняков болотного ряда: автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.05. М.: МГУ, 1979. 20 с.
- Вомперский С.Э., Иванов А.И. Вертикально-фракционная структура и первичная продуктивность сосняков болотного ряда // Лесоведение. 1978. № 6. С. 13–24.
- Комин Г.Е. Некоторые особенности строения разновозрастных древостоев заболоченных сосняков // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала и ведение хозяйства в них. Красноярск: Вост. Сиб. кн. изд-во, 1967. С.19–26.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Коронатова Н.Г. Продуктивность древесного яруса на выпуклых олиготрофных болотах западной Сибири: Материалы IV Междунар. конф. “Биогеоэкология и ландшафтная экология: итоги и перспективы”. 2012. С. 76–80.
- Коронатова Н.Г., Миляева Е.В. Определение продуктивности сосновых древостоев в разных типах северо-таежных болот // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2014. Т. 4. № 2. С. 79–83.
- Кочубей А.А., Санникова Н.С. Динамика поселения, выживания и численности подроста сосны на гарях в сосняках багульниково-кассандрово-сфагновых: Матер. XV Междунар. конф. молодых ученых “Леса Евразии — большой Алтай”. 2015. С. 60–63.
- Плейстоценовые оледенения Восточно-Европейской равнины / Под ред. А.А. Величко, М.А. Фаустовой. М.: Наука, 1981. 203 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах (утв. приказом М-ва природных ресурсов и экологии РФ от 24 декабря 2013 г. № 613). М., 2013. 23 с.

- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 161 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 288 с.
- Семенский Е.П. Технический анализ торфа. М.: Недра, 1966. 231 с.
- Солоневич Н.Г. Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ // Труды БИН РАН. 1963. Сер. 3. Вып. 15. С. 3–93.
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.
- Стороженко В.Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.
- Стороженко В.Г., Крутов В.И., Руоколайнен А.В., Коткова В.М., Бондарцева М.А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Гриф и К, 2014. 198 с.
- Сукачев В.Н. О болотной сосне // Лесной журнал. 1905. Т. 35. № 3. С. 354–372.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.
- Шварцман Ю.Г., Болотов И.Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 263 с.
- Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. М.: Агропромиздат, 1985. 116 с.
- Chaddock R.E. Principles and methods of statistics. Boston, New York, 1925. 471 p.
- Prieditis N. Pine-birch forest communities on non drained peatlands in Latvia // Feddes Repertorium. 1993. V. 104. № 3–4.
- Eckstein J., Leuschner H.H., Bauerochse A. Mid-Holocene pine woodland phases and mire development – significance of dendroecological data from subfossil trees from northwest Germany // Journal of Vegetation Science. 2011. V. 22. № 5.

Structural Features of Pine Catena Stands: from Forest to Oligotrophic Bog

V. G. Storozhenko¹, * and T. V. Glukhova¹

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

*E-mail: lesoved@mail.ru

The article presents the results of studies of the pine catena's stands structure, conducted in the Zapadnodvinsky forestry of the Tver region (Zapadnodvinsky forest-swamp station of the Institute of Forest Science of the RAS, IFS RAS), linking the biogeocenosis of the forest and swamp parts of the oligotrophic bog. The purpose of the research is to study the forestry characteristics, morphometric indices, origin, age structure, dynamic processes and volume indicators of pine stands during the transition of the forest part of the catena to the oligotrophic bog. The pine catena includes four sections with a total length of 110 m and a width of 40 m: the upper forest automorphous zone (PP 1), the slope transit zone (PP 2 and 3) and accumulative zone (PP 4) with forest types changing from cranberry-blueberry pine woods of II quality class to shrub-sphagnum meso-oligotrophic pine woods on 6 m of peat (V quality class), underlain by organic lake sediments. The age structure of stands varies from the conditional evenly-aged restorative dynamics in the forest part to the highly-unevenly-aged dynamics found closer to the climax phase of the meso-oligotrophic sphagnum swamp. The forest part is characterized by the better condition indicators' values, while the oligotrophic bog's stands have the worst ones. The pine biogeocenosis of an oligotrophic sphagnum bog is close in dynamic characteristics to sustainable climax forest communities with a maximum age of the first generations trees of approximately 240–280 years. The stands condition along the catena profile varies from healthy in the forest part to the weakened with the degradation development dynamics in the accumulative part of the sphagnum bog.

Keywords: pine catena, oligotrophic swamp, peat deposit, pine structure.

Acknowledgements: The authors are deeply grateful to S. E. Wompersky for valuable advice on the structure of the article and the interpretation of the provisions put forward in the text.

REFERENCES

- Aleksandrova V.V., Tsyganova V.I., Ivanova A.V., Otsenka sostoyaniya *Pinus sylvestris* L. v oligotrofnykh ekosistemakh Srednego Priob'ya (Assessment of the state of *Pinus sylvestris* L. in oligotrophic ecosystems of the Middle Ob region), *National development*, Saint Petersburg, Themed collection of papers from international conferences, 2021, pp. 8–12.
- Arinushkina E.V., *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv* (Handbook on chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 487 p.
- Bazin E.T., Kopenkin V.D., *Tekhnicheskii analiz torfa* (Peat technical analysis), Moscow: Nedra, 1992, 430 p.
- Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnoi gidromelioratsiei* (Biogeocoenological study of bog forests related to experimental hydrotechnical amelioration), Moscow: Nauka, 1982, 208 p.
- Chaddock R.E., *Principles and methods of statistics*, Boston, New York, 1925, 471 p.
- Dvoretzskii M.L., *Posobie po variatsionnoi statistike* (Manual on analysis of variance), 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.

- Eckstein J., Leuschner H.H., Bauerochse A., Mid-Holocene pine woodland phases and mire development – significance of dendroecological data from subfossil trees from northwest Germany, *Journal of Vegetation Science*, 2011, Vol. 22, No. 5, pp. 781–794.
- Glebov F.Z., Toleiko L.S., O biologicheskoi produktivnosti bolotnykh lesov v lesoobrazovatel'nom i bolotoobrazovatel'nom protsessakh (Bioproductivity of boggy forests in processes of bog and forest formation), *Botanicheskii zhurnal*, 1975, Vol. 60, No. 9, pp. 1336–1347.
- Golovatskaya E.A., Biomassa i produktiya drevesnogo yarusa sosno-vo-kustarnichkovo-sfagnovykh bolot yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri (Biomass and production of tree story of pine shrubby sphagnum peatlands in boreal domain in West Siberia), *Lesovedenie*, 2017, No. 2, pp. 102–110.
- Ivanov A.I., *Struktura i pervichnaya produktivnost' sosnyakov bolotnogo ryada*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk (Structure and primary productivity of bog pine forests. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MGU, 1979, 20 p.
- Kochubei A.A., Sannikova N.S., Dinamika poseleniya, vyzhivaniya i chislennosti podrosta sosny na garyakh v sosnyakh bagul'nikovo-kassandrovo-sfagnovykh (Dynamics of Settlement, Survival and Population of Pine Undergrowth on Burnt Areas in Ledum-Cassander-Sphagnum Pine Forests), *Forests of Eurasia – Great Altai*, Materials of the 15 international conference of young scientists, dedicated to the 150-th anniversary of professor G.N. Vysotsky, 13–20 September, 2015: 2015, pp. 60–63.
- Komin G.E., Nekotorye osobennosti stroeniya raznovozrastnykh drevostoev zabolochennykh sosnyakov (Some features of the structure of different-aged stands of swampy pine forests), In: *Raznovozrastnye lesa Sibiri, Dal'nego Vostoka i Urala i vedenie khozyaistva v nikh* (Forests of different ages in Siberia, the Far East and the Urals and managing them), Krasnoyarsk: Vost. Sib. kn. izd-vo, 1967, pp. 19–26.
- Komin G.E., Semechkin I.V., Vozrastnaya struktura drevostoev i printsipy ee tipizatsii (Age structure of forest stands: the principles of classification), *Lesovedenie*, 1970, No. 2, pp. 24–33.
- Koronatova N.G., Milyaeva E.V., Opreделение produktivnosti sosnykh drevostoev v raznykh tipakh severotaezhnykh bolot (Estimation of productivity of pine trees in different mire types in Northern taiga), *Interesko Geo-Sibir'*, 2014, Vol. 4, No. 2, pp. 79–83.
- Koronatova N.G., Produktivnost' drevesnogo yarusa na vypuklykh oligotrofnnykh bolotakh zapadnoi Sibiri, *Biogeocenology and landscape ecology: results and prospects*, Proceedings of the 4 Intern. Conf., 2012, pp. 76–80.
- Pleistotsenovyie oledeneniya Vostochno-Evropeiskoi ravniny* (Pleistocene glaciations at the East European Plain), Moscow: Nauka, 1981, 203 p.
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovennaya* (Scots pine), Moscow: Nauka, 1964, 191 p.
- Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh* (Rules for sanitary safety in forests), Approved by order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation, December 24, 2013, No. 613 Moscow, 2013. 23 p.
- Prieditis N., Pine-birch forest communities on non drained peatlands in Latvia, *Feddes Repertorium*, 1993, Vol. 104, No. 3–4, pp. 271–281.
- Rysin L.P., Savel'eva L.I., *Sosnovye lesa Rossii* (Pine forests of Russia), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008, 289 p.
- Semenskii E.P., *Tekhnicheskii analiz torfa* (Technical analysis of peat), Moscow: Nedra, 1966, 231 p.
- Shvartsman Y.G., Bolotov I.N., *Prostranstvenno-vremennaya neodnorodnost' taezhnogo bioma v oblasti pleistotsenovykh materikovyykh oledeneni* (Spatial-temporal heterogeneity of the taiga biome in the area of Pleistocene continental glaciations), Ekaterinburg: UrO RAN, 2008, 263 p.
- Solonevich N.G., Struktura i produktivnost' nekotorykh bolotnykh rastitel'nykh soobshchestv (Structure and productivity of some swamp plant communities), *Trudy BIN RAN*, 1963, Ser. 3, Issue 15, pp. 3–93.
- Storozhenko V.G., *Drevesnyi otpad v korennykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011, 122 p.
- Storozhenko V.G., Krutov V.I., Ruokolainen A.V., Kotkova V.M., Bondartseva M.A., *Atlas-opredelitel' derevorazruhayushchikh gribov lesov Russkoi ravniny* (Identification guide for wood-destroying fungi of the Russian plain's forests), Moscow: Grif i K, 2014, 198 p.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva* (Sustainable forest communities), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Sukachev V.N., O bolotnoi sosne (On swamp pine), *Lesnoi zhurnal*, 1905, Vol. 35, No. 3, pp. 354–372.
- Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksatora* (Handbook for taxators), Moscow–Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, 854 p.
- Tsvetkov V.F., Semenov B.A., *Sosnyaki Krainego Severa* (Pine forests of the Far North), Moscow: Agropromizdat, 1985, 116 p.
- Vomperskii S.E., Ivanov A.I., Vertikal'no-fraktsionnaya struktura i pervichnaya produktivnost' sosnyakov bolotnogo ryada (Vertical fractional structure and primary productivity of bog pine forests), *Lesovedenie*, 1978, No. 6, pp. 13–23.

УДК 630*182.22:582.475.3(282.247.11)

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И СОСТОЯНИЯ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА СРЕДНЕТАЕЖНЫХ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ПРЕДГОРИЙ СЕВЕРНОГО УРАЛА¹

© 2023 г. А. В. Манов^а, *, И. Н. Кутявин^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

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

Поступила в редакцию 23.06.2022 г.

После доработки 13.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В работе уделено внимание динамическим процессам, происходящим в коренных еловых фитоценозах, развивающихся на территории одного из крупных резерватов спонтанной темнохвойной тайги на Европейском Севере — Печоро-Илычского заповедника. Целью исследования явилась оценка динамики размерной структуры древостоев и подроста, а также изменения их жизненного состояния в естественно развивающихся еловых насаждениях зеленомошной и долгомошной группы типов леса в предгорьях Северного Урала (бассейн верхнего течения реки Печоры). Древостои ельников, смешанные по составу, сложные по строению, образуют циклично-разновозрастный тип структуры. Для среднетаежных коренных ельников на основе оценки неравенства в распределении древесных растений по их размерам проанализированы результаты многолетнего мониторинга строения древостоев и подроста на четырех постоянных пробных площадях. В насаждениях разных типов наблюдается схожая динамика дифференциации деревьев по объему ствола и подроста по высоте ствола. Отмечается значительное накопление мелких особей древесных растений с плавным равномерно затухающим характером распределения их численности в сторону увеличения их размеров. Под пологом древостоев идет непрерывный возобновительный процесс. По данным стационарных наблюдений за жизненностью и поврежденностью деревьев и подроста ельников, основанным на визуальной оценке состояния древесного растения по характеристике кроны, выявлено небольшое ослабление состояния как верхних древесных ярусов фитоценоза, так и нижних — подроста. Древостои ельников находятся на стадии начального ослабления состояния или являются ослабленными, подрост преимущественно здоровый.

Ключевые слова: динамика, размерная структура, коренные ельники, жизненное состояние, древостой, подрост.

DOI: 10.31857/S0024114823050054, EDN: TDGLBV

В настоящее время у исследователей природы европейской тайги все больше внимания уделяется естественно развивающимся и малонарушенным насаждениям в связи с неуклонным истощением их в процессе промышленного освоения и в последние годы — массовым усыханием (Sumichrast et al., 2020). Важность сохранения этих лесов акцентируется на их видовом разнообразии, а также многочисленных экосистемных функциях и услугах (мультифункциональности), которыми они обеспечивают население Земли (Цветков, 2004; Стороженко, 2019; Тебенькова и др., 2019).

Бассейн реки Печоры — регион, где сохранились массивы спонтанной темнохвойной тайги с уникальной типологической и популяционно-ге-

нетической структурой, являющиеся эталоном биосистем и существующие в состоянии динамического равновесия в течение длительного времени (Пахучий, 2005; Коренные ..., 2006). Все это обеспечивает толерантность естественно развивающихся лесных насаждений к возмущающим факторам (Цветков, 2004). По прогнозным оценкам, изменение климата и связанные с ним природные нарушения в ближайшем будущем могут поставить под угрозу устойчивость лесов, что приведет к изменениям структурного разнообразия экосистем (Seidl et al., 2017). В этом плане мониторинг лесов, представляющий собой систему постоянных (периодических) наблюдений, позволяет провести оценку и прогноз динамики и состояния лесного фонда (ст. 69 Лесного кодекса РФ). Обычно при изучении дифференциации деревьев древостоя обращают внимание либо на их

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН № 122040100031-8.

размерные характеристики, либо на их жизненное состояние (Бебия, 2000). Понятие “жизненное состояние”, или “жизненность” (дерева, древостоя), нами трактуется как параметр морфометрических признаков роста и развития древесных растений в момент наблюдения за ними.

Цель данного исследования — оценка динамики размерной структуры древостоев и подроста, а также изменения их жизненного состояния в естественно развивающихся еловых насаждениях подзоны средней тайги.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования — ельники зеленомошной и долгомошной группы типов леса, спонтанно развивающиеся в массиве темнохвойной тайги предгорий Северного Урала в бассейне верхнего течения реки Печоры на территории буферной зоны Печоро-Илычского заповедника (62°05′–62°03′ с.ш.; 58°24′–58°27′ в.д.; 181–270 м над ур. м.). Для сбора полевого материала использовались методы постоянных пробных площадей (ППП). В пределах трех периодов (2002–2003 гг.; 2008 г.; 2015–2018 гг.) на четырех ППП, заложенных с учетом ОСТА 59-69-83, размером 0.2–0.3 га, проводился сплошной пересчет деревьев по породе, диаметру, высоте и состоянию (здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, отмирающие, свежий сухостой и старый сухостой — постепенно отпадают ветви и кора). Возраст деревьев определяли путем подсчета годичных слоев на образцах древесины (кернах), отобранных возрастным буром у комля ствола у 20–30% растений всех пород в пределах каждой ППП. Подрост учитывали на ППП по породе, ступеням высоты, равным 0.5 м, и категориям состояния (здоровый, сомнительный, усыхающий и сухой). К древостою относили деревья с диаметром ствола ≥ 6 см на высоте 1.3 м. Остальные древесные растения, старше двух лет и способные в будущем образовать древостой, считали подростом.

Анализ динамики размерной структуры древесных растений ельников основан на изменчивости запасов стволовой древесины деревьев и высоты подроста. Для сравнения распределения древесных растений по размерам послужил коэффициент Джини (CG), использование которого для этих целей предложили С. Damgaard и J. Weinter (2000). Коэффициент Джини может принимать значения от 0 до 1. При $CG = 0$ все растения относятся к одному размеру. Чем выше значение CG , тем сильнее проявляется неравенство в размерах растений.

Экологическую структуру древостоя и подроста еловых фитоценозов оценивали в соответствии с методикой, основанной на визуальной оценке состояния деревьев по характеристике крон и соот-

ветствующим им коэффициентам жизненности (Алексеев, 1990). Согласно автору, коэффициент здорового дерева приравнивается к 100%, а сухостоя — к нулю. Для деревьев, относящихся к промежуточным градациям, указываются коэффициенты, соответствующие их состоянию. Распространены расчеты индексов жизненного состояния древостоев по числу деревьев и объему стволовой древесины. Вычисления относительного жизненного состояния изучаемых древостоев проводились по следующей формуле, предложенной автором:

$$L_n = (100n_1 + 70n_2 + 40n_3 + 5n_4)/N, \quad (1)$$

где L_n — относительное жизненное состояние древостоя, %; n_1, n_2, n_3, n_4 — число здоровых, ослабленных, сильно ослабленных и отмирающих деревьев на 1 га соответственно; N — общее число деревьев за исключением старого сухостоя на 1 га. В связи с нулевой жизненностью старого сухостоя в расчетах его не использовали, так как, согласно работе В.А. Алексеева (1990), он существенно занижает показатели состояния здоровья лесов.

При показателе L_n , равном 100–80%, жизненное состояние древостоя оценивалось как “здоровое”, при 79–50% — ослабленное, при 49–20% — сильно ослабленное, при 19% и ниже — древостой считался полностью разрушенным.

Кроме жизненного состояния древостоя, целесообразно знать меру его поврежденности (Алексеев, 1990):

$$D_n = (30n_2 + 60n_3 + 95n_4 + 100n_5)/N, \quad (2)$$

где D_n — поврежденность древостоя, %; n_2, n_3, n_4, n_5 — число поврежденных (ослабленных), сильно поврежденных (сильно ослабленных) и усыхающих (отмирающих), свежих сухостойных деревьев на 1 га соответственно.

При показателе D_n от 11 до 19% отмечается начальная стадия ослабления древостоя, при 20–49% древостой является поврежденным, при 50–79% — сильно поврежденным, при 80% и более — разрушенным.

По объему стволовой древесины расчет жизненного состояния (L_v) и поврежденности древостоев (D_v) проводился по формулам (1) и (2) с теми же коэффициентами, что и по числу деревьев.

Жизненное состояние подроста определяли по его численности с помощью модифицированной формулы (1):

$$L_n = (100n_1 + 70n_2 + 10n_3)/N, \quad (3)$$

где L_n — относительное жизненное состояние подроста, %; n_1, n_2, n_3 — число здоровых, сомнительных и усыхающих экземпляров подроста на 1 га соответственно; N — общее число подроста, включая сухой, на 1 га. Классификация жизнен-

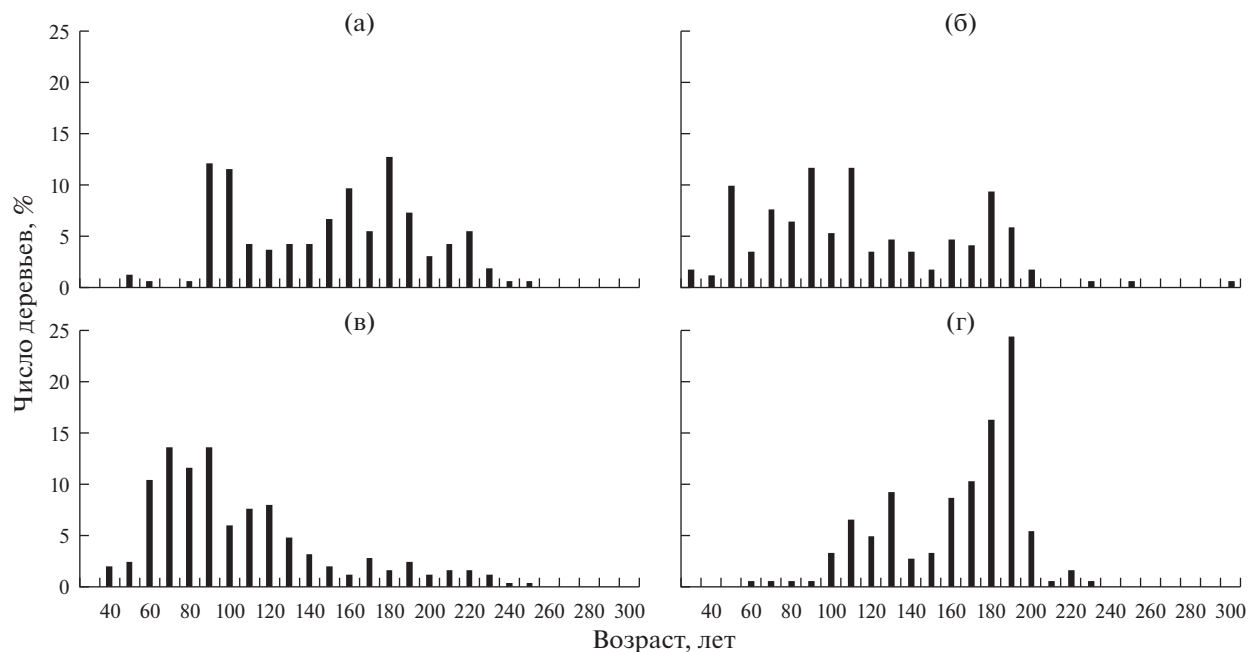


Рис. 1. Распределение числа стволов по 10-летним градациям возраста в ельниках: (а) — черничном влажном (ППП 2); (б) — папоротниковом (ППП 4); (в) — папоротниковом (ППП 5); (г) — долгомошном (ППП 7).

ного состояния подроста проводилась по тем же критериям, что и древостоя.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые ельники развиваются в черничном влажном (ППП 2), папоротниковом (ППП 4 и 5) и долгомошном (ППП 7) типах условий местопроизрастания. Они формируют древостой V класса бонитета, довольно сложные по структуре со смешанным породным составом, который образован елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с разным соотношением сопутствующих пород: сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), березы повислой (*B. pendula* Roth), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.). Под пологом древостоев распространен подрост разной высоты, состоит из тех же видов, что и древостой. Подлесок редкий, встречается рябина (*Sorbus aucuparia* L.), шиповник (*Rosa*), жимолость (*Lonicera*), ивы (*Salix*) и пихта стланиковой формы. Во всех типах ельников отчетливо выражен травяно-кустарничковый ярус, доминантами которого являются черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-Idaea* L.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и морошка (*Rubus chamaemorus* L.). В папоротниковых еловых сообществах верхний ярус живого напочвенного покрова слагают щитовник (*Dryopteris*) и вейник (*Calamagrostis*). Моховой покров развитый, по проективному покрытию преобладают

гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.), политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.), а по понижениям — сфагнум Вульфа (*Sphagnum wulfianum* Girg.) и сфагнум Гиргензона (*S. girgensohnii* Russow).

Во всех рассматриваемых типах ельников деревья, составляющие древесный ярус, представлены широким возрастным рядом, растянутым за счет единичных деревьев с высокими возрастами (рис. 1). При этом распределение числа деревьев по возрасту асимметричное, имеющее колебательный характер без разрывов на поколения. Подобный тип возрастной структуры Г.Е. Коминым и И.В. Семечкиным (1970) описывается как циклично-разновозрастный. Он широко распространен в коренных типах бореальных темнохвойных лесов (Воропанов, 1950).

За относительно короткий срок наблюдений (13–17 лет) в среднетаежных ельниках Приуралья отмечена общая тенденция снижения доли участия преобладающей породы — ели до двух единиц как в составе древостоя, так и в составе лесовозобновления. При этом в большинстве исследованных ельников увеличилась густота древостоев, а вот полнота и запас стволовой древесины снизились. Значения корреляционного коэффициента (*CV*) показывают небольшую временную изменчивость таксационных показателей древостоев и подроста (<30%). Закономерности, отмеченные нами выше для насаждений, не распространяются для ельника па-

Таблица 1. Временные изменения таксационных показателей древостоя и подроста в ельниках

Год учета	Древостой					Подрост		
	состав	амплитуда возраста (средний возраст), лет	густота, шт. га ⁻¹	сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹	состав	густота, шт. га ⁻¹	средняя высота, м
Черничный влажный (ППП 2)								
2002	5Е4К1П + Б	—	705	33.5	318	5Е5П + К ед.Б	4110	0.9
2008	5Е4К1П + Б	—	685	30.4	286	5Е5П + К, Б	4045	1.0
2018	4Е4К1П1Б	51–253 (149)	775	35.0	342	6П3Е1Б	3940	1.2
<i>m</i>			722	33.0	315		4032	1.0
σ			±47	±2.3	±28		±86	±0.15
<i>CV</i>			7	7	9		2	15
Папоротниковый (ППП 4)								
2002	6Е2П1К1Б	—	810	30.0	325	7Е3П ед.К, Б	1560	1.3
2008	6Е2П1К1Б	—	743	26.0	268	4Е4П1К1Б	3675	0.9
2018	6Е2П1К1Б	33–303 (104)	855	28.4	300	5Е4П1Б + К	2840	1.2
<i>m</i>			803	28.0	298		2692	1.1
σ			±56	±2.0	±29		±1065	±0.21
<i>CV</i>			7	7	9		40	19
Папоротниковый (ППП 5)								
2003	7Е1К1П1Б	—	958	33.6	374	7Е2П1Б + К	2454	1.4
2008	7Е2К1П + Б	—	946	27.7	296	7Е2П1Б + К	2258	1.4
2017	5Е2К2П1Б	35–245 (105)	1038	24.4	238	6Е2Б1К1П	2526	1.3
<i>m</i>			981	29.0	303		2413	1.4
σ			±50	±4.7	±68		±139	±0.06
<i>CV</i>			5	16	22		6	4
Долгомошный (ППП 7)								
2003	9Е1Б + К ед.П,Ос	—	783	26.1	244	7Е1К1П1Б + Ос	4587	0.8
2008	9Е1Б + К, Ос ед.П	—	583	18.1	163	7Е2Б1К + П, Ос	4690	0.8
2015	8Е1К1Б + Ос ед.П	63–234 (162)	613	18.1	164	6Е2Б1К1П + Ос	3700	1.2
<i>m</i>			660	21.0	190		4326	0.9
σ			±108	±4.6	±46		±544	±0.23
<i>CV</i>			16	22	24		13	26

Примечание. *m* – среднее значение; σ – стандартное отклонение; *CV* – коэффициент вариации, %.

поротникового (ППП 4), где древесный ярус фитоценоза за период наблюдений остался практически неизменным, в то время как под его пологом произошли значительные изменения в густоте подроста (*CV* = 40%) (табл. 1).

В.М. Соловьев и М.В. Соловьев (2012) для оценки динамики морфоструктуры древостоев рекомендуют использовать размерные характеристики деревьев (диаметр на 1.3 м, высота, а также производные от них показатели полноты и запаса древесины). Размер стволов деревьев – один из наиболее лабильных показателей структурной организации древостоев даже в одновозрастных

насаждениях. Дифференциация древесных растений по размерам оказывает влияние на режим использования наземных энергетических и почвенных питательных ресурсов экосистем (Факторы ..., 1983).

В динамике размерной структуры древостоев и подроста изучаемых среднетаежных коренных ельников просматриваются общие закономерности. По количеству значительно преобладают деревья начальной (низкой) ступени объема ствола (≤ 0.25 м³). Пологая сторона вариационного ряда распределения деревьев по объему растянута за счет присутствия в насаждениях крупных деревьев

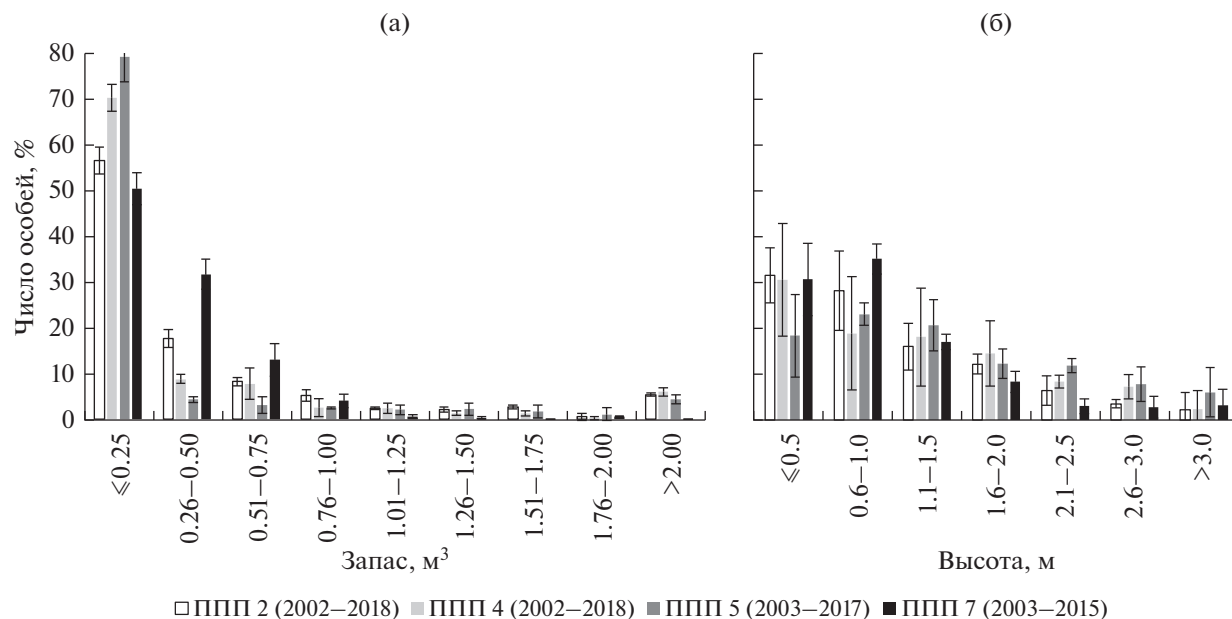


Рис. 2. Распределение деревьев по ступеням объема ствола (а) и подроста, по ступеням высоты (б) в ельниках. Вертикальные линии показывают стандартное отклонение за периоды наблюдений.

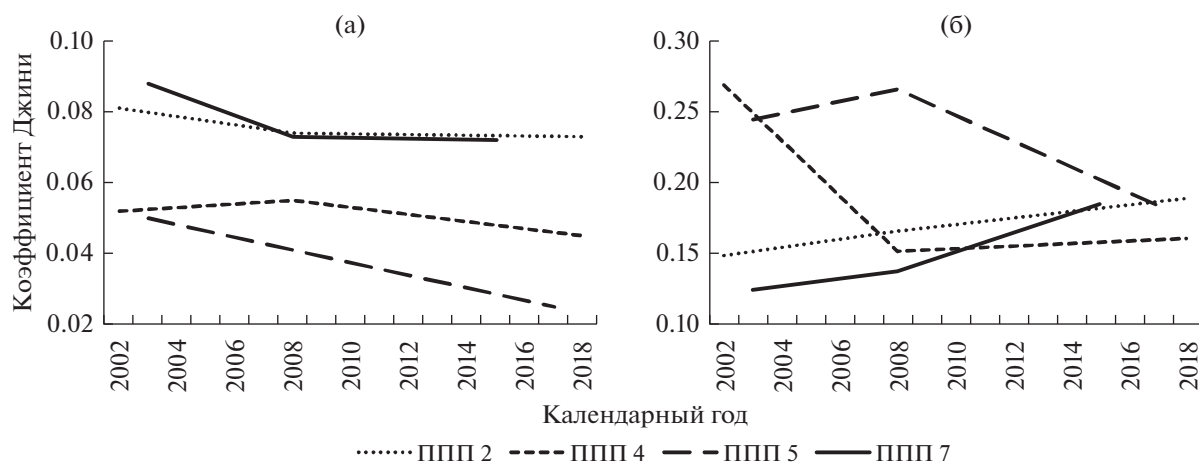


Рис. 3. Изменение показателей коэффициента Джини по объемам древесины деревьев (а) и высоте подроста (б) в ельниках.

старших поколений. За рассматриваемый период наблюдений выявлена слабая изменчивость количества деревьев по ступеням объема (рис. 2а). В еловых сообществах, в отличие от деревьев, распределение подроста по ступеням высоты более вариабельно во времени. При этом характер распределения их по высоте меняется слабо, преобладает подрост низких ступеней высоты (≤ 1 м). Наличие крупного подроста оказывает растянутость рядов распределения особей по высоте (рис. 2б).

В течение всего периода исследований в верхнепечорских ельниках отмечается тенденция сни-

жения степени разнообразия деревьев по объему ствола. Показатели коэффициентов Джинни (CG) стремятся к нулю (рис. 3а), что соответствует ситуации, когда большинство деревьев близки по размеру. Более высокие значения CG демонстрируют распределение подроста по высоте, который за время наблюдений в ельниках папоротниковых (ППП 4, 5) снизился примерно в 1.5 раза, а в черничном влажном (ППП 2) и долгомошном (ППП 7) — несколько увеличился (рис. 3б).

Сравнение методов расчетов жизненного состояния и поврежденности древостоев по числу деревьев и объему стволовой древесины показало

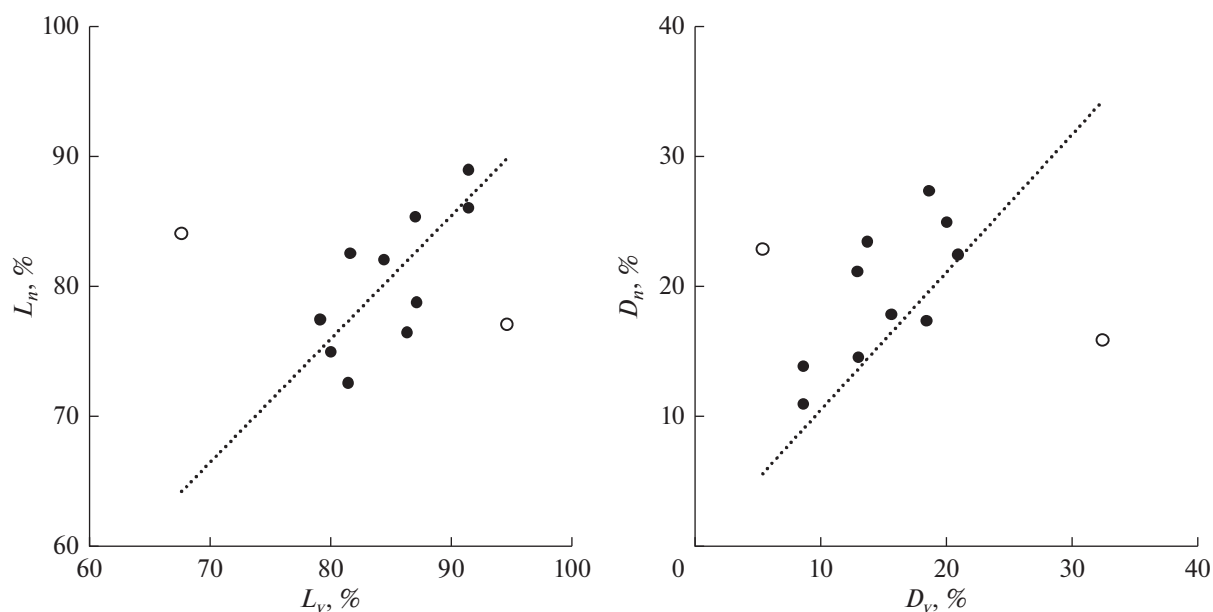


Рис. 4. Показатели жизненного состояния и поврежденности древостоев при разных способах подсчета: L_v , D_v — по объему стволов; L_n , D_n — по числу деревьев. Неокрашенными кружками обозначены наибольшие отклонения иско-
мых показателей.

различные результаты (рис. 4). Так, использование при расчете формулы по объему стволовой древесины может как завышать, так и занижать показатели жизненности и поврежденности древостоев, иногда существенно. Происходит это в том случае, когда объемы стволов деревьев какой-

либо категории состояния значительно превосходят объемы других категорий. В связи с этим состояние древостоев мы оценивали по количеству деревьев.

На всем протяжении изучения состояния древостоев коренных ельников отмечается небольшая динамика их ослабления. Наиболее здоровыми древостоями ($L_n > 80\%$) оказались ельники папоротниковые (ППП 4 и 5), однако и в них установлены начальные стадии ослабления ($11 < D_n < 19\%$). Остальные древостои ельников черничного влажного (ППП 2) и долгомошного (ППП 7) относятся к категории “ослабленные” ($50 < L_n < 79\%$). Тенденция к снижению жизненности выявлена и у подроста. В целом за период наблюдений молодое поколение древесных растений в большинстве типов ельников характеризуется как “здоровое” (табл. 2).

Среднетаежные верхнепечорские ельники, как было нами замечено выше, имеют циклический характер возрастной структуры древостоев без разрывов поколений, что указывает на неравномерность возобновительного процесса и возможные следы частичных нарушений растительных сообществ в прошлом. При циклических изменениях лесных сообществ характерно периодическое возвращение их в состояние, практически однородное с исходным. Такая ритмика жизненных процессов обеспечивает организмам устойчивость с длительным периодом (Цветков, 2004).

Размерная структура древостоев и подроста коренных ельников за период наблюдения (2002–2018 гг.) была схожей и существенно не изменя-

Таблица 2. Характеристика динамики состояния ельников

№ ППП (год учета)	Древостой		Подрост
	L_n , %	D_n , %	
2 (2002)	76.5	23.5	89.5
2 (2008)	77.5	22.5	90.2
2 (2018)	72.6	27.4	73.8
Среднее значение	75.5	24.5	84.5
4 (2002)	89	11	83.2
4 (2008)	85.4	14.6	85.9
4 (2018)	77.1	22.9	81.2
Среднее значение	83.8	16.2	83.4
5 (2003)	86.1	13.9	82.1
5 (2008)	84.1	15.9	85.5
5 (2017)	82.6	17.4	65.9
Среднее значение	84.3	15.7	77.8
7 (2003)	75	25	86.9
7 (2008)	82.1	17.9	92.4
7 (2015)	78.8	21.2	87.9
Среднее значение	78.6	21.4	89.1

лась, несмотря на разные условия их местопроизрастания. Общей закономерностью дифференциации размеров деревьев в ельниках является значительное накопление мелких особей с плавным равномерно затухающим характером распределения их количества в сторону увеличения объема ствола. При этом всегда присутствует достаточное количество подроста разных размеров для постоянного пополнения молодого поколения древостоя. Такая тенденция распределения деревьев в еловых сообществах характерна в основном для ценопопуляций, находящихся в состоянии динамического равновесия (Дыренков, 1984). В этих ценозах интенсивность естественного изреживания во многом управляется структурой древостоя, определяет элиминацию необходимого количества деревьев (Свалов, Свалов, 1973).

Группового усыхания деревьев в ельниках не наблюдается. Происходит постепенный их отпад после гибели отдельных экземпляров, достигших предельного возраста, зараженных энтомофитными грибами и афиллофороидными грибами. По наблюдениям, деревья, превышающие 200-летний возраст, часто поражены сердцевинной гнилью. Как отмечалось ранее (Исаева, 2006; Бобкова и др., 2010), ослаблению состояния деревьев и подроста ели и пихты в верхнепечорских ельниках способствует заражение их ржавчинным грибом (*Melampsora pinitorqua* Rostr.) поселяющимся на хвое, а также действие разрушителей древесины — грибов-паразитов: оннии заячьей (привлекательной) (*Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn., оннии треугольной (елового трутовика) (*O. triquetra* (Lentz.: Fr.) Imaz.), гетеробазидиона мелкопорового (*Heterobasidion parviporum* Niemelä et Korhonen), еловой губки (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk)). На ослабленных и усыхающих деревьях отмечены следы воздействия энтомофитных вредителей — усачей, короедов, лубоедов и т.д. За развитием вспышки болезней и вредителей леса на изучаемой территории мы специальных наблюдений не проводили. Однако было подмечено при пересчетах, что на ППП в 2008 г. хвоя многих деревьев и подроста темнохвойных пород была поражена ржавчинным грибом. В другие периоды работ на объектах исследования фитопатологическая обстановка находилась в пределах нормы. Возможному распространению ржавчинного гриба могли способствовать погодные аномалии, зафиксированные для равнинной части Печоро-Илычского заповедника. По данным А.В. Бобрецова с соавт. (2017), 2003–2016 гг. оказались самыми теплыми за период наблюдений с 1936 по 2016 г., а в 2008 г. отмечена максимальная среднегодовая температура воздуха (+2°C). При этом тенденции в изменении количества годовых осадков за весь период метеонаблюдений, по выводам авторов, выражены слабо.

Проведенное А.В. Мановым, И.Н. Кутявиным (2021) тестирование пространственных отношений между древесными растениями в ельниках бассейна верхней Печоры свидетельствует о напряженности конкурентных отношений в группах подроста с соседями на расстояниях до 1 м. При интенсивном лесовозобновлении молодые растения испытывают сильную конкуренцию за почвенные ресурсы и жизненное пространство, что способствует, на наш взгляд, ослаблению их жизнеспособности. Однако эта борьба за существование ведет к формированию биогрупп из особей разных размеров с четким разделением биосоциальных ролей для более эффективного использования почвенных ресурсов (Усольцев, 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древостои среднетаежных коренных ельников бассейна верхнего течения реки Печоры образуют циклично-разновозрастную структуру, связанную с одновременностью появления древесных растений поколения и неравномерностью темпов их отпада. В процессе 13–17-летней динамики развития еловых насаждений выявлена небольшая трансформация как строения, так и состояния древостоев и подроста, отвечающая природе устойчивых лесных сообществ. Полученные результаты исследований послужат базой для дальнейшего экологического мониторинга и прогнозирования состояния саморегулирующихся еловых лесов Печорского бассейна.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН, в разные годы принимавшим участие в полевых работах, и сотрудникам Печоро-Илычского заповедника, помогавшим в организации экспедиций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. 200 с.
- Бибия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.
- Бобкова К.С., Робакидзе Е.А., Галенко Э.П. Жизненное состояние древостоев и подроста коренных ельников предгорий Урала бассейна верхней Печоры // Сибирский экологический журнал. 2010. № 2. С. 271–280.
- Бобрецов, А.В., Тертица Т.К., Теплова В.П. Влияние изменения климата на фенологию растений и животных юго-восточной части Республики Коми (Печоро-Илычский биосферный заповедник) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. 28. № 4. С. 74–93.

- Воропанов П.В. Ельники Севера. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 180 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Исаева Л.Г. Дереворазрушающие грибы коренных еловых лесов // Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. С. 159–168.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лесной кодекс Российской Федерации. Текст с изменениями и дополнениями на 2023 год. М.: Эксмо, 2023. 144 с.
- Манов А.В., Кутявин И.Н. Пространственные взаимосвязи в размещении древесных растений в среднетаежных коренных ельниках верховьев реки Печоры // Сибирский лесной журн. 2021. № 2. С. 82–95.
- Пахучий В.В. Состояние и охрана коренных лесов в Республике Коми // Resources and Technology. 2005. Т. 6. С. 39–42.
- Свалов Н. Н., Свалов С. Н. О динамике рядов распределения диаметров стволов в одновозрастных сосняках // Лесоведение. 1973. № 5. С. 58–62.
- Соловьев В.М., Соловьев М.В. Рост и дифференциация древесных растений – эколого-биологическая основа изучения и формирования древостоев лесных экосистем // Аграрный вестник Урала. 2012. № 2 (94). С. 44–47.
- Стороженко В.Г. Коренные девственные ельники как эталоны биоразнообразия и устойчивости зональных формаций // Хвойные бореальной зоны. 2019. Т. 37. № 1. С. 55–60.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.
- Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 553 с.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.
- Цветков В.Ф. Лесной биогеоценоз. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2004. 268 с.
- Damgaard C., Weinter J. Describing inequality in plant size or fecundity // Ecology. 2000. V. 81. № 4. P. 1139–1142.
- Seidl R., Thom D., Kautz M. et al. Forest disturbances under climate change // Nature climate change. 2017. V. 7. P. 395–402.
- Sumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kuchel S. The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales // J. Forest Science. 2020. V. 66 № 12. P. 501–510.

Tree Storey Structure and Condition Dynamics in Middle-Taiga Native Spruce Forests of the Northern Ural Foothills

A. V. Manov¹, * and I. N. Kutyavin¹

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

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

The paper focuses on the dynamic processes occurring in indigenous spruce phytocenoses developing on the territory of one of the large reserves of spontaneous dark coniferous taiga in the European North – the Pechoro-Ilychsky Reserve. The aim of the study was to assess the size structure dynamics of the forest stands and the undergrowth, as well as changes in their vital status in naturally developing spruce stands of the green moss and long-stem moss groups of forest types in the foothills of the Northern Urals (the basin of the upper reaches of the Pechora River). The spruce stands, mixed in composition and complex in structure, form a cyclic uneven-aged type of structure. For the middle taiga indigenous spruce forests, based on the assessment of inequality in the woody plants' sizes distribution, the results of the long-term structure monitoring of the forest stands and the undergrowth on four permanent sample plots were analysed. In forest stands of different types, a similar dynamics of tree differentiation by trunk volume and undergrowth by trunk height was observed. There is a significant accumulation of small woody plants individuals, with a smooth, evenly fading distribution of their numbers in the direction of size increase. Under the canopy of forest stands there is a continuous regrowth process. According to the data of stationary observations of the vitality and damage degree of trees and undergrowth of spruce forests, based on a visual assessment of a woody plant state according to the characteristics of the crown, a slightly weakened condition of both the upper tree layers of the phytocenosis and the lower – undergrowth was revealed. Spruce stands are at the stage of initial weakening or are already weakened, the undergrowth is predominantly healthy.

Keywords: dynamics, size structure, native spruce forests, vital state, forest stand, undergrowth.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Biology, KSC, UB RAS No. 1021051101417-8-1.6.19.

REFERENCES

- Alekseev V.A., *Lesnye ekosistemy i atmosfernoe zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, 197 p.
- Bebiya S.M., Differentsiatsiya derev'ev v lesu, ikh klassifikatsiya i opredelenie zhiznennogo sostoyaniya drevostoev (Differentiation of trees in the forest, their classification and determination of the vital state of forest stands), *Lesovedenie*, 2000, No. 4, pp. 35–43.]
- Bobkova K.S., Robakidze E.A., Galenko E.P., Health status of the stands and the young growth in the native spruce forests at the Ural foothills, the upper reaches of the Pechora river *Contemporary Problems of Ecology*, 2010, Vol. 3, No. 2, pp. 196–202.
- Bobretsov A.V., Tertitsa T.K., Teplova V.P., Vliyaniye izmeneniya klimata na fenologiyu rastenii i zhivotnykh yugo-vostochnoi chasti Respubliki Komi (Pechoro-Ilychskii biosfernyi zapovednik) (The impact of climate change on the phenology of plants and animals of the south-eastern part of the Komi Republic (The Pechora-Ilych biosphere reserve)), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 2017, Vol. 28, No. 4, pp. 74–93.
- Damgaard C., Weinter J., Describing inequality in plant size or fecundity, *Ecology*, 2000, Vol. 81, No. 4, pp. 1139–1142.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Faktyory regul'yatsii ekosistem elovykh lesov* (Controlling factors in spruce forest ecosystems), Leningrad: Nauka, 1983, 318 p.
- Isaeva L.G., Derevorazrushayushchie griby korennykh elovykh lesov (Wood-destroying fungi of indigenous spruce forests), In: *Korennyye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Indigenous spruce forests of the North: biodiversity, structure, function), Saint Petersburg: Nauka, 2006, pp. 159–168.
- Komin G.E., Semechkin I.V., Vozrastnaya struktura drevostoev i printsipy ee tipizatsii (Age structure of forest stands: the principles of classification), *Lesovedenie*, 1970, No. 2, pp. 24–33.
- Korennyye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint Petersburg: Nauka, 2006, 337 p.
- Lesnoi kodeks Rossiiskoi Federatsii* (Forest Code of the Russian Federation. Text with changes and additions for 2023), Moscow: Eksmo, 2023, 144 p.
- Manov A.V., Kut'yavin I.N., Prostranstvennyye vzaimosvyazi v razmeshchenii drevesnykh rastenii v srednetaezhnykh korennykh el'nikakh verkhov'ev reki Pechory (Spatial interrelations in the placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce forests of the upper reaches of the Pechora river), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2021, No. 2, pp. 82–95.
- Pakhuchii V.V., Sostoyaniye i okhrana korennykh lesov v Respublike Komi (Condition and protection of primary forests in Komi Republic), *Resources and Technology*, 2005, Vol. 6, pp. 39–42.
- Seidl R., Thom D., Kautz M. et al., Forest disturbances under climate change, *Nature climate change*, 2017, Vol. 7, pp. 395–402.
- Solov'ev V.M., Solov'ev M.V., Rost i differentsiatsiya drevesnykh rastenii — ekologo-biologicheskaya osnova izucheniya i formirovaniya drevostoev lesnykh ekosistem (Growth and differentiation of woody plants is an ecobiological basis for studying and forming stands of trees of forest ecosystems), *Agrarnyi vestnik Urala*, 2012, No. 2 (94), pp. 44–47.
- Storozhenko V.G., Korennyye devstvennyye el'niki kak etalony bioraznoobraziya i ustoychivosti zonal'nykh formatsii (Native natural spruce forests as the modal biodiversity and sustainability of zonal formation), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2019, Vol. 37, No. 1, pp. 55–60.
- Sumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kuchel S., The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales, *J. Forest Science*, 2020, Vol. 66, No. 12, pp. 501–510.
- Svalov N.N., Svalov S.N., O dinamike ryadov raspredeleniya diametrov stvolov v odnovozrastnykh sosnyakakh (Dynamics of distribution series of stem diameters in even-aged pine forests), *Lesovedenie*, 1973, No. 5, pp. 58–62.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktsional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.
- Tsvetkov V.F., *Lesnoi biogeotsenoz* (Forest biogeocoenosis), Arkhangelsk: Izd-vo AGTU, 2004, 267 p.
- Usol'tsev V.A., *Produktsionnye pokazateli i konkurentnyye otnosheniya derev'ev. Issledovanie zavisimosti* (Production and competitive relations of trees: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 553 p.
- Voropanov P.V., *El'niki Severa* (Spruce forests of the North), Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat, 1950, 180 p.

УДК 582.475.7:581.456(470.1)

РОСТ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ¹

© 2023 г. Н. В. Герлинг^a, *, С. И. Тарасов^a

^aИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 26, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: Gerling1@rambler.ru

Поступила в редакцию 28.12.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) — объект настоящих исследований — наименее изученная лесобразующая порода на северо-востоке Европейской части России. Цель работы — изучение изменений структуры хвои пихты в процессе ее роста. В работе на основе модели роста рассматривается связь линейных размеров хвои пихты сибирской с изменениями анатомической структуры и ультраструктуры ее ассимиляционного аппарата в период внепочечного роста. В качестве модели роста или модели изменения линейных размеров (длины, ширины и толщины) хвои пихты сибирской была успешно апробирована логистическая модель, которая показала себя как удобный инструмент анализа процессов развития хвои на всех структурных уровнях. Применение модели позволяет выделить фазы развития хвои и установить синхронность изменений линейных размеров хвои с развитием ассимиляционных клеток. Показано, что при выходе из почки хвоя пихты сибирской качественно уже способна к фотосинтезу, о чем свидетельствует наличие развитых тилакоидов и гран в хлоропластах, а также фотосинтетических пигментов. Наибольшего своего качественного и количественного развития ассимиляционный аппарат достигает после окончания последней фазы роста хвои в длину, что дает основание заключить: при оптимальных условиях окружающей среды уже развитая хвоя достигает в этот период наибольшей функциональной активности.

Ключевые слова: пихта сибирская, рост хвои, линейные размеры, ультраструктура, моделирование.

DOI: 10.31857/S0024114823060037, **EDN:** EHVLVX

Ареал пихты сибирской в России простирается от Архангельской, Вологодской и Костромской областей на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке (Пихта, 1986). Основные площади пихтарников сосредоточены в Западной Сибири, особенно в Кемеровской области. В Республике Коми в подзоне южной, в южной части средней тайги пихтовые леса встречаются по всем долинам бассейнов рек Вычегды, Лузы и Летки. У северной границы среднетаежной подзоны пихтовые леса произрастают островами. (Юдин, 1954).

Работы по изучению роста побегов и хвои пихты сибирской на территории Республики Коми немногочисленны (Загирова, 2003). Основное внимание исследователей уделялось древесным породам, имеющим хозяйственное значение. Так, в подзоне средней тайги изучался рост побегов и хвои ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

(Ладанова, Тужилкина, 1992; Робакидзе, Патов, 2011). Были описаны изменения структуры ассимиляционного аппарата и пула пигментов ели сибирской в связи с ее ростом (Ладанова, Тужилкина, 1992). Также был изучен рост хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Andersson et al., 2018). Однако, хотя пихта не представляет интерес для лесной промышленности, она является лесобразующей породой бореальной зоны и оказывает непосредственное влияние на окружающую среду.

Цель настоящей работы — изучение роста хвои пихты сибирской. В рамках данной проблемы исследовалась связь линейных размеров хвои пихты сибирской с изменениями ее анатомической структуры и ультраструктуры в период внепочечного роста. Практически это было реализовано как решение двух задач: 1) подбор и апробация модели роста хвои пихты сибирской и 2) изучение взаимосоответствия фаз развития анатомической структуры и ультраструктуры клеток хвои фазам изменения линейных размеров хвои.

¹ Работа выполнена в рамках темы НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России” (122040100031-8).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили с мая по октябрь 2016 г. в ельнике чернично-сфагновом (62°16'03" с.ш., 50°41'07" в.д.) на территории Ляльского лесозоологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенного в подзоне средней тайги (Коренные еловые леса ..., 2006). Характеристика фитоценоза приведена в работе (Коренные еловые леса ..., 2006).

Изучение прироста побегов пихты сибирской проводили по методике А.А. Молчанова, В.В. Смирнова (1967). Длину хвоинки измеряли линейкой измерительной (ГОСТ 427-75), погрешность измерения ± 0.5 мм.

Для световой микроскопии хвою боковых побегов пихты сибирской отбирали с 5 деревьев и фиксировали в 70%-ном растворе этилового спирта. Гистологические срезы хвои пихты сибирской готовили на микротоме МЗП-01 (Техном, Россия). Готовые препараты просматривали в световом микроскопе "Axiovert 200 M" (Carl Zeiss, Германия) и фотографировали цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия). Параметры анатомической структуры хвои, а также ширину и толщину хвоинки пихты сибирской измеряли на полученных фотоснимках с использованием программы Carl Zeiss Vision (Carl Zeiss, Германия), погрешность измерения линейных параметров ± 0.05 мкм.

Для ультраструктурных исследований растущую хвою вначале фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида, в последующем — в 1%-ном растворе осмиевой кислоты. После дегидратации в серии растворов этилового спирта и ацетона объекты заливались в смолу Эпон. Срезы готовили на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США) и просматривали с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500 (Tesla, Чехословакия). Характеристики ультраструктурных показателей клеток мезофилла измеряли по методике В.Б. Скупченко (1990).

Объем палисадной мезофильной клетки и хлоропласта рассчитывался по формуле эллипсоида:

$$V = \frac{4}{3} \pi abc, \quad (1)$$

где a , b и c — полуоси эллипсоида, a — длина клетки на продольном срезе хвоинки; b — ширина клетки на продольном срезе хвоинки; c — ширина клетки на поперечном сечении хвоинки.

Форма клетки палисадного мезофилла представляет собой клетку продолговатой формы, которая с хорошим приближением моделируется эллипсоидом. Можно отметить, что, согласно исследованиям Ю.Л. Цельникер (1978), при отношении длины клетки к ее диаметру менее 2.5 определение объема клетки возможно по двум линейным значениям: длине и диаметру клетки, т.е. форма

клетки может моделироваться эллипсоидом вращения, соответственно, объем клетки определяется по формуле эллипсоида вращения.

Оценку количества клеток мезофилла в единице объема отдельной хвоинки производили по следующей методике. Измеряли площадь поперечного сечения хвоинки и количество клеток мезофилла, приходящихся на данное сечение. На продольных срезах хвои измеряли толщину клеток мезофилла. По формуле объема цилиндра рассчитывали объем отрезка хвоинки длиной 1 мм (V_1) и объем фрагмента хвоинки высотой в толщину клетки мезофилла и площадью основания, равной площади сечения хвоинки (V_2). Затем, используя выражение $k = V_1/V_2$, находили количество объемов фрагментов, содержащееся в объеме цилиндра высотой 1 мм. Количество клеток мезофилла в объеме отрезка хвоинки длиной 1 мм получали, умножив k на количество клеток мезофилла в объеме фрагмента хвоинки высотой в толщину клетки мезофилла.

Для определения содержания пигментов навеску хвои не более 0.25 г фиксировали в кипящем ацетоне с добавлением углекислого магния в пятикратной повторности. Концентрацию пигментов в ацетоновых вытяжках определяли на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) с поправками в максимумах поглощения (Маслова и др., 1986). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) определяли по методике Н.К. Lichtenthaler (1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор модели роста. Основой для моделирования экологических систем при феноменологическом подходе служат уравнения роста популяции особей одного вида. Уравнение роста с ограничением, или логистическая модель, достаточно точно описывает характер изменения численности особей в большинстве популяций на разных этапах развития. Наиболее точно указанная модель характеризует процессы хода роста древостоев по запасу, высоте и диаметру (Исаев и др., 2005).

Согласно этой модели, начиная с некоторого момента развития, скорость прироста биомассы в популяции начинает падать до тех пор, пока прирост не прекратится. Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является модель Ферхюльста, интегрирование которой дает выражение для логистической кривой роста (Monteith, 2000; Weiskittel et al., 2011; Koya, Goshu, 2013):

$$y(t) = \frac{y_{\max} y_0}{(y_0 + (y_{\max} - y_0) e^{-Gt})}, \quad (2)$$

где y — численность популяции в момент времени t ; t — время; $y_{\max}$ — максимальная численность популяции; y_0 — начальная численность популяции; G — удельная скорость роста популяции, $G = \frac{1}{y_0} \frac{\partial y}{\partial t}$.

Рост хвои имеет все признаки, характерные для прироста биомассы в популяции. Для описания изменения длины хвоинки со временем уравнение (2) может быть записано в виде:

$$L(t) = \frac{L_{\max} L_0}{(L_0 + (L_{\max} - L_0) e^{-Gt})}, \quad (3)$$

где L — длина хвоинки, мм; t — время, сут; $L_{\max}$ — максимальная длина хвоинки, мм; L_0 — начальная длина хвоинки, мм; G — удельная скорость изменения длины хвоинки, $G = \frac{1}{L_0} \frac{\partial L}{\partial t}$.

Логистическая кривая роста в виде уравнения (3) была выбрана в качестве рабочей модели для описания процесса роста хвои пихты.

Дополнительным аргументом в пользу логистической модели является высокая степень апробированности; малое число параметров модели, методы оценки значений которых хорошо известны; возможность делать прогнозы относительно численности популяции (соответственно, длины хвоинки) в произвольные моменты в будущем.

Практически нелинейная оптимизация экспериментальных данных длины хвои на основании модели (3) осуществлялась методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием программного продукта KyPlot 6.0, Version: 6.0.2.

Наиболее значимые результаты нелинейной регрессии данных длины хвоинки приведены в табл. 1. В графическом виде кривая роста хвои пихты представлены на рис. 1. Анализ результатов показывает, что уравнения регрессии адекватны, параметры уравнений статистически значимы. Таким образом, уравнение регрессии $L(t) = 23.3087 \times 0.0000311 / (0.0000311 + (23.3087 - 0.0000311) \times e^{-0.09232t})$ может использоваться для оценки изменений длины хвои пихты в зависимости от времени.

Рост хвои пихты. В процессе роста хвои происходит не только изменение длины хвоинки, но и изменение ее ширины и толщины. Анализ результатов нелинейной регрессии данных ширины и толщины хвоинки показывает, что изменение ширины и толщины хвоинки от времени также описывается логистической кривой, уравнения регрессии адекватны, параметры уравнений статистически значимы. В графическом виде кривые

Таблица 1. Показатели качества и параметры регрессионной модели роста хвои пихты сибирской

Показатели качества и параметры модели	
R^2	0.9815
Нормированный R^2	0.9722
Остаток SE	0.8929
$L_{\max}$	23.3087
L_0	0.0000311
G	0.09232

изменения ширины и толщины хвоинки от времени в 2016 г. представлены на рис. 1.

Таким образом, учитывая полученные результаты, логистическая кривая в виде уравнения (3) может быть выбрана в качестве рабочей модели, описывающей изменение линейных размеров хвои пихты в процессе роста. Взяв в качестве характеристики, описывающей развитие хвои, длину хвоинки (L) и используя модель (3), результаты можно представить в виде кривой (1), показанной на рис. 2.

Кривая изменения длины хвои пихты сибирской, представленная на рис. 2, была выбрана для анализа связи структурных изменений хвои с изменением линейных размеров. На кривой 1 (рис. 2) были выделены участки, соответствующие различным фазам роста. Такое разделение кривой роста на участки широко используется в экологии. Достижение хвоинкой длины, равной 10% от ее максимальной длины (рис. 2, точка t_1), нами было выбрано как начало процесса роста (Kucharyu, De Guio, 2015). Соответственно, интервал $(0, t_1)$ идентифицировался как начальная фаза роста. Следующая фаза — фаза усиления роста — соответствует участку кривой роста (t_1, t_3) и характеризуется достижением максимальной скорости роста, что наглядно отражается максимумом на графике дифференциальной кривой (рис. 2). На данном участке кривой следует выделить два специфических участка: интервал (t_1, t_2) , характеризующий внутриспочечный рост, и интервал (t_2, t_3) , соответствующий внепочечному развитию хвоинки. Далее наступает замедление роста, при котором скорость роста снижается. Фаза замедления роста соответствует участку кривой (t_3, t_4) . Достижение S-образной кривой насыщения означает завершение процесса развития, в нашем случае — роста. Обычно завершение роста устанавливают как достижение хвоинкой длины, равной 90% от ее максимальной длины (рис. 2, точка t_4), соответственно, в качестве завершения роста можно рассматривать момент времени (t_4). В зависимости от внешних факторов кривая роста хвои будет иметь

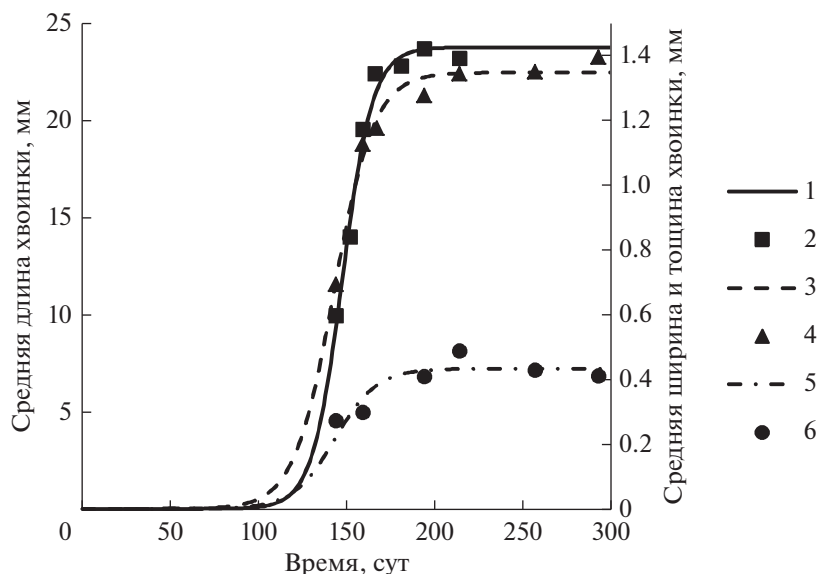


Рис. 1. Зависимость средней длины, ширины и толщины хвоинки пихты сибирской от времени, 2016 г. Длина хвоинки: 1 – модель, (уравнение регрессии: $L(t) = 23.3087 \times 0.0000311 / (0.0000311 + (23.3087 - 0.0000311) \times e^{-0.09232t})$; $R^2 = 0.9815$; нормированный $R^2 = 0.9722$; остаток $SE = 0.8929$; $L_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 24 \pm 1.5$; $L_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 8.32\text{E-}07 \pm \pm 2.8\text{E-}06$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.1 \pm 0.014$); 2 – экспериментальные данные. Ширина хвоинки W : 3 – модель, (уравнение регрессии: $W(t) = 1.34809 \times 0.00000484 / (0.00000484 + (1.34809 - 0.00000484) \times e^{-0.08774t})$; $R^2 = 0.9769$; нормированный $R^2 = 0.9655$; остаток $SE = 0.0448$; $W_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 1.35 \pm 0.065$; $W_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 4.84\text{E-}06 \pm 2.1\text{E-}05$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.09 \pm 0.026$); 4 – экспериментальные данные. Толщина хвоинки T : 5 – модель, (уравнение регрессии: $T(t) = 0.43303 \times 0.00000242 / (0.00000242 + (0.43303 - 0.00000242) \times e^{-0.08436t})$; $R^2 = 0.9346$; нормированный $R^2 = 0.9018$; остаток $SE = 0.0504$; $T_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.4 \pm 0.072$; $T_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 2.42\text{E-}06 \pm 2.1\text{E-}05$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.08 \pm 0.049$); 6 – экспериментальные данные. (95% ДИ – 95% доверительный интервал).

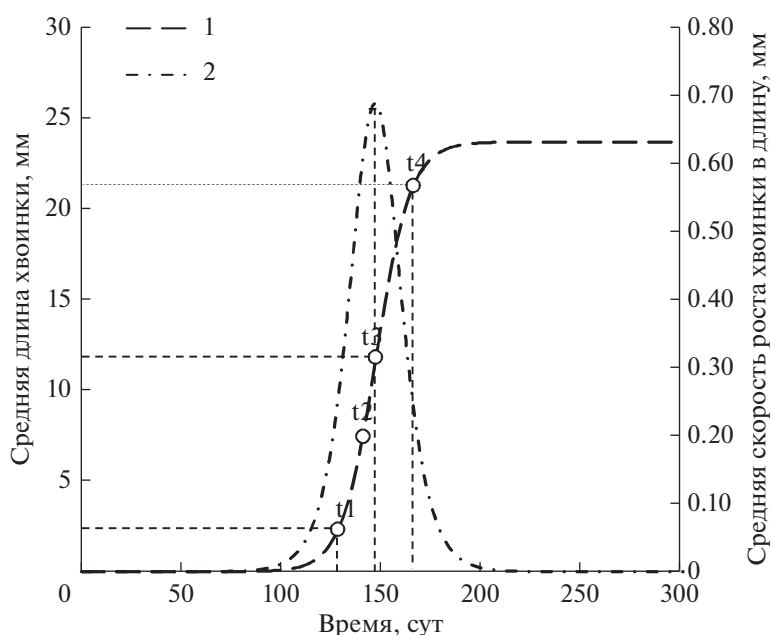


Рис. 2. Колоколообразная (дифференциальная) кривая роста и S-образная (интегральная) кривая изменения длины хвои пихты, 2016 г.; 1 – модель, интегральная кривая; 2 – модель, дифференциальная кривая. Ноль соответствует 1 января 2016 г.

Таблица 2. Количественные показатели анатомической структуры растущей хвои пихты сибирской в разные фазы роста хвои

Показатель	Фаза усиления роста (t2–t3)		Фаза замедления роста (t3–t4)		Окончание роста (t4)					
	23.05		31.05		15.06		12.07		01.08	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Площадь поперечного сечения*, мм ²	0.14	0.01	0.29	0.005	0.3	0.005	0.40	0.02	0.48	0.01
Площадь, мм ² (паруациальный объем, %) эпидерма	0.03 (17.1)	0.001	0.05 (16.1)	0.002	0.05 (16.7)	0.003	0.08 (15.8)	0.002	0.07 (15.8)	0.003
Мезофилл	0.01 (65.6)	0.003	0.19 (65.6)	0.01	0.20 (71.4)	0.005	0.32 (62.8)	0.02	0.30 (65.8)	0.01
Смоляные каналы	0.003 (1.8)	0.0002	0.01 (2.1)	0.0005	0.04 (1.3)	0.0003	0.30 (5.3)	0.002	0.02 (4.0)	0.003
Проводящий пучок	0.02 (15.5)	0.001	0.05 (16.1)	0.002	0.03 (10.6)	0.003	0.08 (16.1)	0.003	0.06 (14.4)	0.001

Примечание. * Объем выборки $n = 10$.

свои сроки для каждой из фаз. В 2016 г. фазам роста хвои соответствуют следующие календарные даты: начальная фаза роста, (t1) – (02.05.16); фаза усиления роста, (t1, t3) – (25.04.16–26.05.16), точке t2 соответствует дата 24.05.16; фаза замедления роста, (t3, t2) – (26.05.16–29.06.16); фаза завершения роста, (t4) – (29.06.16).

Анатомические особенности внепочечного роста. К началу фазы усиления внепочечного роста в хвоинке завершается процесс структурирования всех внутренних тканей. В данной работе мы не касаемся особенностей развития структуры хвои внутри почки. Гистогенез хвои Дугласовой пихты (*Abies douglasii* (Sabine ex D. Don) Lindl.) описан в работах J.N. Owens (1968) и В.Б. Скупченко (2022). Имеется описание гистогенеза хвои ели сибирской (Ладанова, Тужилкина, 1992; Скупченко, 2019).

При переходе от фазы усиления роста вне почки к фазе замедления роста (t2–t3) происходит увеличение площади поперечного сечения хвои, объема клетки мезофилла (табл. 2, 3), парциального объема межклетников. В фазу замедления роста (t3–t4) площадь поперечного сечения и объем клеток мезофилла продолжали расти. В фазу окончания роста (t4) объем клетки увеличился более чем в 2 раза. В каждую из фаз изменения длины хвои пихты наблюдалось уменьшение числа клеток в единице объема хвоинки (табл. 3) с одновременным увеличением размеров клеток мезофилла и поперечного сечения хвои пихты си-

бирской. Согласно Атласу ... (1980) рост клетки мезофилла заканчивается одновременно с завершением роста листовой пластины.

Ультраструктурные особенности внепочечного роста хвои. Палисадному мезофиллу приписывают наибольший вклад в фотосинтетическую активность хвои (Мокроносов и др., 1973). Проведенное исследование ультраструктуры клеток палисадного мезофилла пихты сибирской показало, что в ходе фазы усиления роста вне почки (t2–t3) пролиферация клеток палисадного мезофилла завершается, о чем свидетельствует отсутствие увеличения числа клеток мезофилла на поперечном сечении хвои по мере ее развития. Отсутствие деления клеток мезофилла при выходе их почки также было отмечено и для ели сибирской (Ладанова, Тужилкина, 1992). У пихты сибирской на поперечном сечении в фазу усиления роста вне почки (t2–t3) различаются недавно поделившиеся клетки и клетки, приступившие к росту растяжением. У недавно поделившихся клеток центральная вакуоль отсутствует. Вакуолярный аппарат представлен несколькими некрупными вакуолями. В клетках, только закончивших деление, по центру располагается крупное ядро со спирализованным хроматином. Хлоропласты находятся в свободном пространстве гиалоплазмы и не приурочены к клеточным стенкам. В гиалоплазме встречаются диктиосомы в количестве 1–3 на клетку. Эти структурные компоненты цитоплазмы клетки участвуют в формировании клеточ-

Таблица 3. Количественные параметры клеток палисадного мезофилла в растущей хвое пихты сибирской в разные фазы роста хвои

Показатели	Фаза усиления роста (t2–t3)		Фаза замедления роста (t3–t4)		Окончание роста (t4)					
	23.05		31.05		15.06		12.07		01.08	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Число клеток мезофилла в единице объема хвои *, шт/мм ³	1436	63.4	1022	86.5	838	70.8	555	24.3	494	15.8
Объем клетки мезофилла**, 10 ³ мкм ³	2.4	0.1	8.9	0.6	12.2	0.6	18.7	1.1	27.8	1.0
Объем хлоропластов, мкм ³	29.4	3.9(9)	35.2	3.6(17)	48.1	6.2(18)	10.3	1.5(18)	15.6	1.9(19)
Площадь среза хлоропласта без крахмальной гранулы, мкм ²	4.7	0.4 (19)	4.7	0.3 (22)	5.2	0.5 (15)	5.5	0.4 (20)	5.5	0.4(15)
Число гран на срез хлоропласта	15	1.6(12)	11	1.0(13)	9	0.7(15)	11	0.7(12)	21	1.6(9)
Число тилакоидов в гране	6	0.6(15)	5	0.5(12)	5	0.4(18)	6	0.7(11)	6	0.4(19)
Число пластоглобул на срез хлоропласта	—	—	—	—	10	1.8(9)	16	2.3(9)	29	3.4(7)
Число митохондрий на срез клетки	13	0.8(12)	8	1.0(12)	13	1.8(6)	14	0.9(9)	24	2.5(6)
Диаметр митохондрий, мкм	0.8	0.03(15)	0.9	0.07(11)	0.8	0.07(10)	0.8	0.1(9)	0.9	0.03(12)

Примечание. * Объем выборки $n = 10$, ** $n = 30$, в скобках указаны значения объема выборки.

ных оболочек и процессах межклеточного обмена. Клетки мезофилла, приступившие к росту растяжением, уже имеют центральную вакуоль, при этом ядро, гиалоплазма и органеллы смещаются к периферии клетки.

Далее в фазу замедления роста хвои (t3–t4) по мере растяжения клеток число диктиосом возрастает и достигает 6 на клетку. Хлоропласты занимают пристеночное расположение в клетке. В момент окончания роста (t4) внешний вид клетки мезофилла не отличается от клеток предыдущей фазы. Клетки мезофилла активно функционируют, судя по количеству органелл.

Наиболее функционально значимыми органеллами в клетках мезофилла для фиксации углекислоты из атмосферы являются хлоропласты. Увеличение числа хлоропластов происходит пропорционально росту среднего объема клетки и увеличению длины хвои (рис. 3), одновременно с этим происходит и возрастание объема этих органелл (табл. 3). (Изменение числа хлоропластов также аппроксимировали логистической кривой, параметры модели даны в подписи к рисунку). Это свидетельствует о репликации хлоропластов во время роста клеток мезофилла растяжением. Однако увеличение объема клетки мезо-

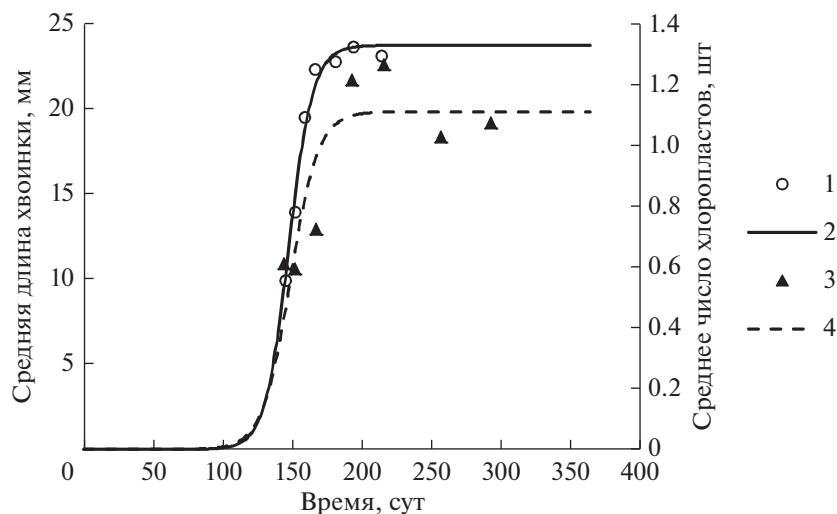


Рис. 3. Динамика средней длины хвоинки и среднего содержания хлоропластов в клетках мезофилла в зависимости от продолжительности роста хвоинки, 2016 г. Длина хвоинки: 1 – эксперимент, 2 – модель; содержание хлоропластов: 3 – эксперимент, 4 – модель, (уравнение регрессии: $N(t) = 11.5 \times 0.003 / (0.003 + (11.5 - 0.003)e^{-0.06t})$; $R^2 = 0.8089$; нормированный $R^2 = 0.7133$; остаток $SE = 1.5210$; $N_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 11.5 \pm 2.68$; $N_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.003 \pm 0.0403$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.06 \pm 0.0945$, где N – число хлоропластов, ДИ – доверительный интервал).

филла опережает рост числа хлоропластов, что, вероятно, свидетельствует о процессе репликации хлоропластов как об инерционном процессе. Аналогичная динамика была отмечена ранее в исследованиях, проведенных на листовных древесных растениях: клене остролистном (*Acer platanoides* L.), березе повислой (*Betula pendula* Roth), каштане конском (*Aesculus hippocastanum* L.) и др. (Цельникер, 1987).

К началу фазы усиления роста вне почки (t_2 – t_3) в хлоропластах уже содержится крахмал в значительных количествах (рис. 4). Крахмальная гранула на определенных этапах развития хлоропласта вносит значительный вклад в его объем (рис. 5). Так, крахмальная гранула при выходе хвои из почки занимает половину объема хлоропласта. Крахмал в хлоропластах в начале процесса роста хвои имеет экзогенную природу, т.е. обеспечен материнским побегом (Ходасевич, 1982; Козина, 1995). В этот период крахмал, содержащийся в хлоропластах, расходуется на ее собственные ростовые процессы. Наибольшее содержание крахмала отмечается в хлоропластах при максимальной скорости роста хвои, т.е. в начале фазы замедления роста (t_3 – t_4). Затем наблюдается спад в содержании крахмала, который тратится на рост клеток растяжением. В момент окончания роста хвои крахмал продолжает расходоваться клетками мезофилла на строительство гранальной системы хлоропластов и на синтез пигментов. В ходе проведения исследований нами не было отмечено второго пика содержания крахмала в хлоропластах, что обнаруживается,

например, у ели сибирской (Ладанова, Тужилкина, 1992). Сложно заключить, насколько закономерно отсутствие второго пика содержания крахмала в хлоропластах хвои пихты сибирской, т.к. данные были получены в ходе исследования одного вегетационного периода.

По мере роста хвои в длину происходит и увеличение числа гран на срез хлоропласта, достигая максимальных значений к августу (табл. 3). Число тилакоидов в гранах хлоропластов клеток мезофилла остается неизменным на всем протяжении роста хвои (табл. 3). Обнаружение их в хлоропластах клеток мезофилла в фазу усиления роста хвои вне почки свидетельствует о функциональной активности этих органелл с самого начала внепочечного роста хвои. В фазу замедления роста хвои (t_3 – t_4) и увеличения числа и размеров хлоропластов происходит накопление в этих пластидах пластоглобул, которые, в свою очередь, являются центрами накопления конечных продуктов хлоропластного обмена (нейтральные липиды и растворенные в них вещества) (рис. 4).

Митохондриальный аппарат в клетках мезофилла – основа их энергетического обмена. Число митохондрий на срез клетки мезофилла увеличивается в фазу усиления роста вне почки (t_2 – t_3), что свидетельствует об их активном делении в этот период. Второй пик увеличения числа митохондрий на срез клетки наблюдался в фазу, когда рост хвои завершился. По нашему мнению, это связано с наибольшей фотосинтетической активностью зрелой хвои. Размеры митохондрий зна-

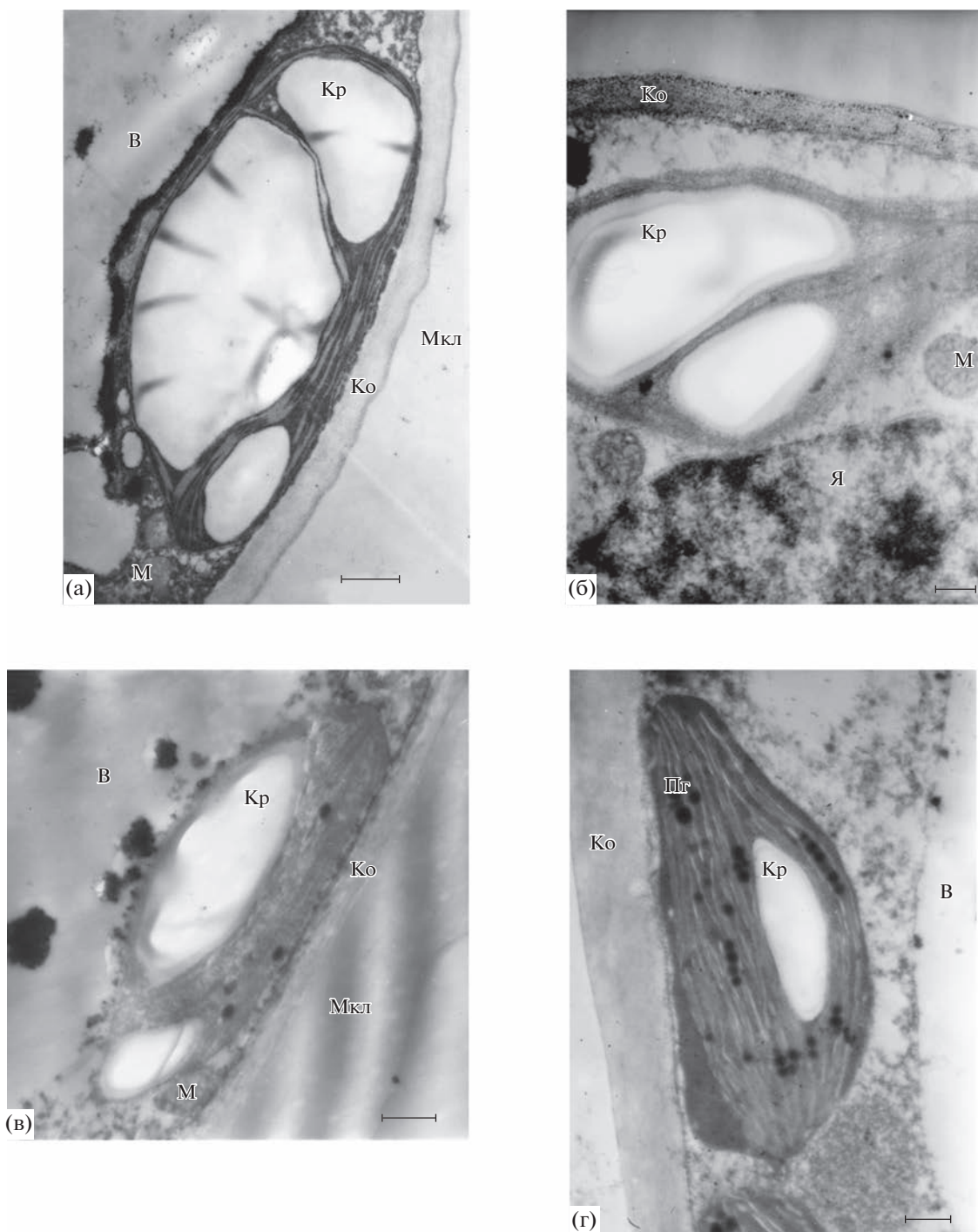


Рис. 4. Хлоропласты клеток палисадного мезофилла растущей хвои пихты сибирской. В – вакуоль, Ко – клеточная оболочка, Кр – крахмал, М – митохондрия, Мкл – межклетник, Пг – пластоглобула, Я – ядро. А – начало внепочечного роста (23.05.2016), Б – экспоненциальный рост (31.05.2016), В – замедление роста (15.06.2016), Г – зрелая хвоя (01.08.2016). Бар 0.5 мкм.

чительно не меняются в течение всего линейного роста хвои пихты сибирской.

Пигментный комплекс. По мере увеличения числа хлоропластов в фазу усиления роста хвои пихты сибирской вне почки наблюдается и увеличение пула пигментов (табл. 4). Согласно ис-

следованиям Н.В. Ладановой и В.В. Тужилкиной (1992), содержание хлорофиллов в хвое первого года жизни ели сибирской увеличивалось до окончания ее роста.

Содержание суммы зеленых пигментов по мере роста хвои пихты повышается, причем с преоб-

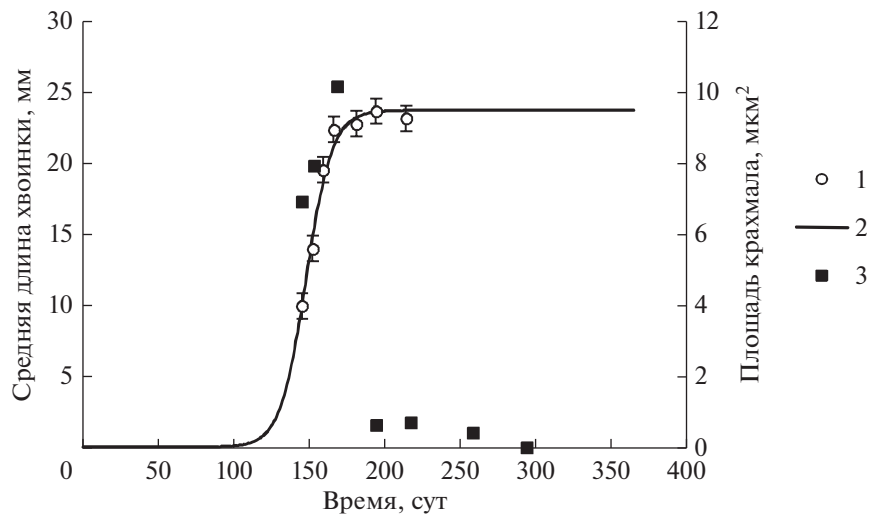


Рис. 5. Сравнение средней длины хвоинки и площади крахмальной гранулы в клетках палисадного мезофилла в процессе роста хвоинки, 2016 г. Длина хвоинки: 1 – эксперимент, 2 – модель; содержание крахмала S : (уравнение регрессии: $S(t) = 11.5 \times 0.003 / (0.003 + (11.5 - 0.003)e^{-0.06t})$; $R^2 = 0.8089$; нормированный $R^2 = 0.7133$; остаток $SE = 1.5210$; $S_{\max} \pm 95\% \text{ ДИ} = 11.5 \pm 2.68$; $S_0 \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.003 \pm 0.0403$; $G \pm 95\% \text{ ДИ} = 0.06 \pm 0.0945$, где S – содержание крахмала, ДИ – доверительный интервал). 3 – эксперимент.

ладающим синтезом хлорофилла *a*. Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* является ключевым показателем сформированности фотосинтетического аппарата. В процессе внепочечного роста хвои пихты сибирской этот показатель меняется. Можно отметить, что отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в фазу замедления роста хвои пихты (t3–t4) соответствует хорошей функциональной активности фотосинтетического аппарата. В норме этот показатель должен соответствовать 2.2–3.0 (Титова, 2010). Резкое снижение отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в фазу окончания

Таблица 4. Динамика содержания пигментов растущей хвои пихты сибирской в разные фазы роста хвои

Параметры	Фаза замедления роста (t3–t4)		Окончание роста (t4)					
	31.05		15.06		12.07		2.08	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Хлорофилл <i>a</i> , мг/г сухой массы	1.2	0.07	1.3	0.04	1.6	0.04	1.6	0.01
Хлорофилл <i>b</i> , мг/г сухой массы	0.4	0.04	0.7	0.03	0.7	0.04	0.8	0.04
Хлорофилл (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/г сухой массы	1.7	0.1	1.9	0.07	2.2	0.06	2.4	0.03
Хлорофилл <i>a</i> /хлорофилл <i>b</i>	2.7	0.1	2	0.07	2.4	0.1	2.1	0.1
Доля хлорофилла в ССК, %	60	2.1	74	1.6	65	2.3	71	2.6
Каротиноиды, мг/г сухой массы	0.39	0.1	0.39	0.03	0.05	0.01	0.44	0.01
Хлорофилл (<i>a</i> + <i>b</i>)/каротиноиды	4.3	0.1	5.0	0.1	4.9	0.1	5.5	0.02

Примечание. Объем выборки $n = 5$.

роста хвои связано с увеличением доли хлорофилла *b*, что подтверждается и увеличением показателя светособирающего комплекса (ССК). Известно, что весь хлорофилл *b* и часть хлорофилла *a* сосредоточены в антенных комплексах фотосистем хлоропластов (ССК). Далее отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* восстанавливается. Содержание каротиноидов в процессе внепочечного роста хвои пихты сибирской так же, как и хлорофиллов, увеличивается, достигая максимальных значений в конце вегетационного сезона, что объясняется их протекторными функциями для ассимиляционного аппарата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе проведения исследования была апробирована логистическая модель, адекватно описывающая динамику роста хвои пихты сибирской в длину:

$$L(t) = \frac{L_{\max} L_0}{(L_0 + (L_{\max} - L_0) e^{-Gt})}, \quad (3)$$

где *L* — длина хвоинки, мм; *t* — время, сут; *L*_{max} — максимальная длина хвоинки, мм; *L*₀ — начальная длина хвоинки, мм; *G* — характеризует скорость изменения длины хвоинки. Данная модель также может использоваться для описания изменения ширины и толщины хвои.

При выходе из почки длина хвои составляет порядка 30–40% от итоговой длины за год. В процессе внепочечного развития хвои происходит наращивание количеств основных фотосинтетических органелл и митохондрий, а также усложнение структуры хлоропластов. В целом имеет место согласованность линейного роста хвои с ее субмикроскопическим развитием ассимиляционных клеток.

Хвоя пихты сибирской при выходе из-под покровы почечных чешуй способна к поглощению углекислоты, т.к. уже не количественно, но качественно сформирована внутренняя структура хлоропластов и имеются фотосинтетические пигменты. Судя по структуре фотосинтетического аппарата и содержанию пигментов в 2016 г. проведения исследования, развивающаяся хвоя достигает максимальной функциональной активности в августе. В этот срок уже сформированная хвоя пихты сибирской имеет наибольшее число хлоропластов на срез клетки с хорошо развитой гранальной структурой, максимальное содержание хлорофиллов и развитый светособирающий комплекс.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М.Ф. Даниловой, Г.М. Козубова. Петрозаводск: Карелия, 1980. 455 с.
- Загирова С.В. Рост побегов и динамика структуры клеток мезофилла в двухлетней хвое *Abies sibirica* Ledeb. // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 43–47.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 3–11.
- Козина Л.В. Метаболизм фотоассимилятов и передвижение веществ у хвойных. Владивосток: Дальнаука, 1995. 129 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К.С. Бобковой и Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 100 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 33. С. 615–619.
- Мокроносов А.Т., Багаутдинов Р.И., Бубнова Е.А., Кобелева И.В. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа // Физиология растений. 1973. Т. 20. Вып. 6. С. 1191–1197.
- Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 95 с.
- Пихта / Под ред. Крылова Г.В., Марадудина И.И., Михеева Н.И., Козаковой Н.Ф. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
- Робакидзе Е.А., Патов А.И. Рост хвои ели сибирской в зависимости от экологических факторов // Лесной журн. 2011. С. 7–14.
- Скупченко В.Б. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побега *Picea abies* (Pinaceae) // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 2. С. 195–212.
- Скупченко В.Б. Морфогенез и рост вегетативного побега *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), интродуцированной в Санкт-Петербурге // Растительные ресурсы. 2022. Т. 58. № 1. С. 43–57.
- Скупченко В.Б. Морфометрия на экране электронного микроскопа // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463–1467.
- Титова М.С. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea abies* и *Picea koraiensis* // Вестник ОГУ. 2010. № 12 (118). С. 9–12.
- Ходасевич Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных: онтогенетический аспект. Минск: Наука и техника, 1982. 199 с.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Юдин Ю.П. Темнохвойные леса // Производственные силы Коми АССР. М.—Л. Ч. 1. Растительный мир. 1954. С. 42–126.
- Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // Silva Fennica. 2018. V. 52. № 5. P. 1–12.
<https://doi.org/10.14214/sf.10040>

Koya P.R., Goshu A.T. Generalized Mathematical Model for Biological Growths // *Open Journal of Modelling and Simulation*. 2013. V. 1. № 4. P. 42–53. <http://www.scirp.org/journal/ojmsi>

Kucharavy D., De Guio R. Application of logistic growth curve // *Procedia Engineering*. 2015. № 131. P. 280–290.

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in Enzymology*. San Diego: Academic Press, 1987. P. 350–382.

Monteith J.L. Fundamental equations for growth in uniform stands of vegetation // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2000. V. 104. № 1. P. 5–113.

Owens J.N. Initiation and development of leaves in Douglas-fir // *Canadian Journal of Botany*. 1968. V. 46. P. 271–278.

Weiskittel A.R., Hann D.W., Kershaw J.A., Vanclay J.K. Forest growth and yield modeling. John Wiley & Sons. 2011. 415 p.

Siberian Fir Needles Growth and Structural Features Studied in the North-East of the European Russia

N. V. Gerling¹, * and S. I. Tarasov¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, Kommunisticheskaya st. 26, Syktyvkar, 167982 Russia*

*E-mail: Gerling1@rambler.ru

Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) is the subject of this research and is the least studied forest-forming species in the North-East of the European Russia. The purpose of the work is to study changes in the structure of fir needles in the process of its growth. The paper is based on a growth model and examines the relationship between the linear dimensions of Siberian fir needles and changes in the anatomical structure and ultrastructure of its assimilation apparatus during the period of its growth outside the bud. A logistic model was successfully tested as a model of changes in fir needles' linear dimensions (length, width and thickness), and proved to be a convenient tool for analysing the processes of needle development at all structural levels. The application of the model makes it possible to identify the phases of needle development and confirm the synchronism in changes in the linear dimensions of needles with the development of assimilation cells. It has been shown that when the needles of Siberian fir emerge from the bud, they are already qualitatively capable of photosynthesis, as evidenced by the presence of developed thylakoids and grana in chloroplasts, as well as photosynthetic pigments. The assimilation apparatus reaches its highest qualitative and quantitative development after the end of the last phase of needle growth in length, which gives us grounds to conclude that under optimal environmental conditions, already developed needles reach the highest functional activity during this period.

Keywords: *Siberian fir, needles growth, linear dimensions, ultrastructure, modelling.*

Acknowledgements. The work has been carried out within the framework of the research topic “Zonal regularities of the structure and productivity dynamics in primal and anthropogenically transformed phytocenosis of forest and swamp ecosystems of the North-East of the European Russia” (122040100031-8).

REFERENCES

Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J., Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation, *Silva Fennica*, 2018, Vol. 52, No. 5, pp. 1–12.

<https://doi.org/10.14214/sf.10040>

Atlas ul'trastruktury rastitel'nykh tkanei (Atlas of Plant Tissues Ultrastructure), Petrozavodsk: Kareliya, 1980, 455 p.

Isaev A.S., Sukhovol'sky V.G., Khlebopros R.G., Buzykin A.I., Ovchinnikova T.M., Modelirovanie lesoobrazovatel'nogo protsessa: fenomenologicheskii podkhod (Modeling of forest-forming process: Phenomenological approach), *Lesovedenie*, 2005, No. 1, pp. 3–11.

Khodasevich E.V., *Fotosinteticheskii apparat khvoynykh: ontogeneticheskii aspekt* (Photosynthetic apparatus of conifers: ontogenetic aspect), Minsk: Nauka i tekhnika, 1982, 199 p.

Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint-Petersburg: Nauka, 2006, 334 p.

Koya P.R., Goshu A.T., Generalized Mathematical Model for Biological Growths, *Open Journal of Modelling and Simulation*, 2013, Vol. 1, No. 4, pp. 42–53. <http://www.scirp.org/journal/ojmsi>

Kozina L.V., *Metabolizm fotoassimilyatov i peredvizhenie veshchestv u khvoynykh* (Metabolism of photoassimilates and movement of substances in conifers), Vladivostok: Dal'nauka, 1995, 129 p.

Kucharavy D., De Guio R., Application of logistic growth curve, *Procedia Engineering*, 2015, No. 131, pp. 280–290.

Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V., *Strukturnaya organizatsiya i fotosinteticheskaya aktivnost' khvoi eli sibirskoi* (Structure and photosynthetic activity of needles of Siberian spruce), Syktyvkar: Izd-vo Komi NTs UrO RAN, 1992, 96 p.

Lichtenthaler H.K., Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, In: *Methods in Enzymology*, San Diego: Academic Press, 1987, pp. 350–382.

Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F., Kriticheskaya otsenka spektrofotometricheskogo metoda kolichestvennogo opredeleniya karotinoidov (Critical evaluation of the spectrophotometric method for the quantitative determination of carotenoids), *Fiziologiya rastenii*, 1986, Vol. 33, pp. 615–619.

- Mokronosov A.T., Bagautdinov R.I., Bubnova E.A., Kobeleva I.V., Fotosinteticheskiy metabolizm v palisadnoi i губчатой тканях листа (Photosynthetic metabolism in the palisade and spongy tissues of the leaf), *Fiziologiya rastenii*, 1973, Vol. 20, Issue 6, pp. 1191–1197.
- Molchanov A.A., Smirnov V.V., *Metodika izucheniya prirosta drevesnykh rastenii* (Methods of study of the wood-en plants increment), Moscow: Nauka, 1967, 95 p.
- Monteith J.L., Fundamental equations for growth in uniform stands of vegetation, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, Vol. 104, No. 1, pp. 5–113.
- Owens J.N., Initiation and development of leaves in Douglas-fir, *Canadian Journal of Botany*, 1968, Vol. 46, pp. 271–278.
- Pikhta* (Fir), Moscow: Agropromizdat, 1986, 239 p.
- Robakidze E.A., Patov A.I., Rost khvoi eli sibirskoi v zavisimosti ot ekologicheskikh faktorov (Needles growth of Siberian spruce depending on environmental factors), *Lesnoi zhurnal*, 2011, pp. 7–14.
- Skupchenko V.B., Kletochnyi rost osnovnoi parenkhimy steblya v morfogeneze pobega *Picea abies* (Pinaceae) (Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae)), *Rastitel'nye resursy*, 2019, Vol. 55, No. 2, pp. 195–212.
- Skupchenko V.B., Morfogenez i rost vegetativnogo pobega *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae), introdutsirovannoi v Sankt-Peterburge (Morphogenesis and growth in vegetative shoot of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) introduced to St. Petersburg), *Rastitel'nye resursy*, 2022, Vol. 58, No. 1, pp. 43–57.
- Skupchenko V.B., Morfometriya na ekrane elektronnoy mikroskopy (Morphometry on the electric microscope screen), *Botanicheskii zhurnal*, 1990, Vol. 75, No. 10, pp. 1463–1467.
- Titova M.S., Soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v khvoe *Picea abies* i *Picea koraiensis* (Content of photosynthetic pigments in needles of *Picea abies* and *Picea koraiensis*), *Vestnik OGU*, 2010, No. 12 (118), pp. 9–12.
- Tsel'niker Y.L., *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rastenii* (Physiological basis of the shade-tolerance of woody plants), Moscow: Nauka, 1978, 212 p.
- Weiskittel A.R., Hann D.W., Kershaw J.A., Vanclay J.K., *Forest growth and yield modeling*, John Wiley & Sons, 2011, 415 p.
- Yudin Y.P., Temnokhvoinye lesa (Dark coniferous forests), In: *Proizvoditel'nye sily Komi ASSR* (Production forces of Komi ASSR), Moscow–Leningrad: 1954, Part 1. Plant world, pp. 42–126.
- Zagirova S.V., Rost pobegov i dinamika struktury kletok mezofilla v dvukhletnei khvoe *Abies sibirica* Ledeb. (Shoot growth and changes in mesophyll cell structure in the biennial needles of *Abies sibirica* Ledeb.), *Fiziologiya rastenii*, 2003, Vol. 50, No. 1, pp. 43–47.

УДК 630.*165.6

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СЕМЯН КЕДРА СИБИРСКОГО¹

© 2023 г. И. Н. Третьякова*

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, д. 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: culture@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 18.03.2022 г.

После доработки 02.12.2022 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Проведено изучение биологических свойств семян сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour). В работе использовали четыре фракции семян, отличающиеся по степени крупности: фракцию крупных семян (длина 11–14 мм), фракцию средних семян (длина 9–10 мм), фракцию мелких семян (длина 7–8 мм) и фракцию очень мелких семян (длина <6 мм). Изучение качества семян по данным рентгенографии и гистохимического анализа показало, что по размеру семян можно судить об их дефектности. Фракции мелких и очень мелких семян сосны сибирской оказались полностью стерильными, большая часть семян крупной и средней фракции – жизнеспособными. Цитозэмбриологические исследования показали, что у деревьев, формирующих пустые и недоразвитые семена (фракции средних и крупных семян), наблюдаются нарушения в развитии эмбриологических структур. Эти нарушения проходят на стадии гаметофитогенеза и развития архегониев. У деревьев с крупными семенами гаметофитогенез идет без отклонений, в семязпочках формируется четыре архегония, и образуются полиэмбриональные семена (до 16 эмбрионов в зародышевом канале). У деревьев сосны сибирской с однолетним репродуктивным циклом размер семян варьирует от очень мелких до крупных. У этих деревьев развитие женского гаметофита завершается и образуются архегонии. Однако в семязпочках деревьев с однолетним репродуктивным циклом оплодотворение яйцеклеток не происходит, и образуются семена без зародыша. За период стратификации (четыре месяца) у большинства семян средней и крупной фракции внутрисеменной рост зародыша полностью завершается. В культуре *in vitro* на среде MS с низкой концентрацией гормонов рост зародышевой оси осуществляется за семь дней культивирования. Зародыши успешно прорастают. Таким образом, на основании опытов по культивированию зародышей сосны сибирской можно сделать вывод о наличии у семян данного вида органического (морфофизиологического) покоя. При создании оптимальных условий для прорастания (питательного субстрата, температуры $24 \pm 1^\circ\text{C}$) семена сосны сибирской способны прорасти.

Ключевые слова: сосна сибирская, семена, стратификация, культура *in vitro*, рентгенография, гистохимический анализ, эмбриональные структуры, органический покой.

DOI: 10.31857/S0024114823060104, **EDN:** EJWSYO

Качество семян высших растений зависит от реализации программы развития в процессе эмбриогенеза, ведущей к их успешному прорастанию. У большинства видов хвойных развитие семян (семяпочек) происходит в течение одного вегетационного периода. Семена лиственницы (*Larix*), ели (*Picea*), пихты (*Abies*) за этот период завершают эмбриональное развитие и находятся в вынужденном покое. К семенам с вынужденным покоем относятся и семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с двухлетним эмбрио-

нальным циклом. Для запуска прорастания семян с вынужденным покоем достаточно поместить их во влажную среду (Obrouheva, 2021). Семена сосны сибирской с двухлетним циклом развития семяпочек имеют недоразвитый зародыш и требуют длительной стратификации, в течение которой осуществляется внутрисеменной рост зародыша (Данович, 1982). Остается непонятным, каким типом покоя (вынужденным или глубоким) обладают семена сосны сибирской – типичного представителя кедровых сосен.

Биология семян сосны сибирской неоднократно описывалась в литературе – изучались происходящие в семяпочках процессы эмбриогенеза (Некрасова, 1972; Третьякова, 1990) и внутрисеменного роста зародыша при стратификации (Данович, 1982; Третьякова и др., 1997). Семена сосны сибирской имеют твердую семенную ко-

¹ Работа выполнена в рамках базового проекта ИЛ СО РАН-2021–2025 “Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири” № 0356-2021-0009 и при частичной финансовой поддержке Российского научного фонда, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научного проекта № 22-14-20008.

журу темно-коричневого цвета, эндосперм (мегагаметофит) и недоразвитый зародыш. Размер семян сосны сибирской колеблется в длину от 6 до 14 мм (Третьякова и др., 1997). При этом пустые семена данного вида не отличаются по размерам и морфологическим признакам от полнозернистых. Поэтому определить качество семян сосны сибирской по внешнему виду невозможно.

Известно, что размер семян сосны сибирской — признак неустойчивый. Этот показатель зависит от условий местопроизрастания, погоды в период созревания семян, возраста дерева, места шишки в кроне дерева и количества семян в шишке (Некрасова, 1972; Ирошников, 1974). В то же время в природных популяциях встречаются отдельные генотипы деревьев, стабильно продуцирующие крупные или мелкие семена. Так, А.И. Ирошниковым в низкогорной популяции Западного Саяна отмечены особи с крупными семенами и мелкими, недоразвитыми семенами (Ирошников, 1974). Не исключено, что размер семян может отражать их биологические свойства.

Цель настоящей работы заключалась в изучении особенностей развития и прорастания семян разной крупности сосны сибирской. Необходимо было выяснить, можно ли по морфологическим показателям семян данного вида судить об их качестве и селекционной ценности.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на семенах сосны сибирской, собранных в низкогорных древостоях Западного Саяна. Опытные семена разделялись на

четыре фракции в зависимости от их длины: крупную (длина 11–14 мм), среднюю (длина 9–10 мм), мелкую (длина 7–8 мм) и очень мелкую (длина <6 мм). Характеристика каждой фракции приводится в табл. 1. В каждой фракции анализировалось не менее 5000 семян.

Качество семян оценивалось с помощью рентгенографии и гистохимического анализа. При рентгенографии (проводилась на рентгеновском аппарате типа АТР-1) семян была использована схема, разработанная А.И. Ирошниковым для сосны сибирской (ОСТ 56-94-87). Согласно этой схеме все семена были разделены на пять категорий в зависимости от степени развития зародыша, его формы, дефектности зародыша и эндосперма (наличие темных пятен и перетяжек) (табл. 2).

Гистохимический анализ семян проводился прижизненным окрашиванием на крахмал зародыша и эндосперма при помощи реакции Люголя (Дженсен, 1965).

Семена проращивали в культуре *in vitro* на среде MS (без гормонов и с добавлением ИУК 0.5 мг л⁻¹, кинетина 0.2 мг л⁻¹) при температуре 24 ± 1 °С. Цитоэмбриологические исследования проводили на семенах отдельных деревьев, из года в год продуцирующих семена разного качества (Ирошников, 1974): дерево № 704, формирующее недоразвитые семена; дерево № 217, образующее пустые семена; деревья № 492 и № 808, образующие крупные полиэмбриональные семена, а также деревья, формирующие семена, которые созревают по однолетнему репродуктивному циклу, как у лиственницы, ели, пихты (Третьякова, 1990;

Таблица 1. Характеристика семян сосны сибирской разной крупности

Фракция семян	Длина, мм указаны min–max	Ширина, мм указаны min–max	Вес 1000 семян в г
Крупная	11–14	7.5–10	2825 ± 30.9 ^a
Средняя	9–10	6.5–7.4	2217 ± 24.9 ^a
Мелкая	7–8	4.5–6.5	954. ± 29.9 ^b
Очень мелкая	<6	2.0–4.5	453.5 ± 25.4 ^c

* Примечание. В таблице приведена ошибка среднего арифметического значения. Средние значения, отмеченные разными буквами, достоверно различаются при $p \leq 0.05$.

Таблица 2. Типы категории семян (ОСТ 56-94-87)

Тип категории семян	Характеристика зародыша и эндосперма
I	Зародыш занимает большую часть семени
II	Зародыш с деформациями и перетяжками
III	Зародыш занимает в поперечнике 0.3–0.6 зародышевого канала “дистрофики”
IV	Зародыш с перетяжками. По диаметру аналогичен III категории
V	Повреждения эндосперма

Свинцова, Третьякова, 2014). С учетом уникальности этих форм, их статуса ценных моделей для изучения процессов репродуктивной системы в ходе наблюдений за ними были закреплены индивидуальные номера (Ирошников, 1974). Сборы мегастробиллов проводили в течение вегетационного периода. Семяпочки фиксировали в смеси этилового спирта (96%) и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1. Дальнейшую обработку материала и приготовление постоянных препаратов проводили в соответствии с общепринятой методикой (Паушева, 1970). Срезы окрашивали проционовыми красителями — ярко-синим RS и ярко-красным 2BS (Иванов, 1982). Препараты анализировали на микроскопе МИКМЕД-6 (Россия). Фотографии микропрепаратов выполняли при помощи цифрового фотоаппарата Olympus FE-5020 (Япония).

Стратификацию семян проводили в горшочках во влажном песке в условиях холодильной камеры при температуре +2...+4°C в течение четырех месяцев. Через каждый месяц стратификации осуществляли рентген семян и их гистохимический анализ (реакция Люголя). Проращивание семян проводили в горшочках во влажном песке при температуре $24 \pm 1^\circ\text{C}$. Статистическая обработка данных осуществлялась с помощью пакетов программ Microsoft Excel 2013 и STATISTICA 8.0 по стандартным методикам. Достоверность различий определялась однофакторным дисперсионным анализом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Качество семян

Результаты проведенных исследований показали, что семена крупной фракции сосны сибирской оказались в 3 раза тяжелее семян мелкой фракции и в 6 раз тяжелее семян очень мелкой фракции. Гистохимический анализ семян каждой категории показал, что у жизнеспособных семян сосны сибирской четко окрашенный зародыш без темных пятен и полос. Такие зародыши занимают более чем $\frac{1}{4}$ часть зародышевого канала и имеют четкую внутреннюю дифференцировку на две полярные меристемы. К жизнеспособным были отнесены и семена с перетяжками на зародышах (категории семян II и III), с изгибами зародышей (категория семян IV) (табл. 2). Группу нежизнеспособных составили семена, имеющие зародыши < 2 мм (точковые зародыши). У таких семян корневая меристема гистологически не выражена, в то время как другие ткани зародыша сформированы. К нежизнеспособным были отнесены и семена, у которых зародыши имели темные пятна в области гипокотыля и корешка. Категорию нежизнеспособных семян составили семена с аморфным эндоспермом и зародышем. При

окрашивании такие семена остаются бесцветными. Также к категории нежизнеспособных семян были отнесены семена V категории, у которых на эндосперме имелись пятна 5–7 мм.

Рентгенография семян сосны сибирской разной крупности позволила выявить наличие определенной зависимости между величиной семян и их дефектностью (табл. 3). Фракции мелких и очень мелких семян оказались полностью стерильными. У фракции мелких семян только 12% формировали небольшие зародыши длиной от 1 до 3 мм, у которых корневые меристемы не образовывались. При применении двойной стратификации зародыши таких семян способны пройти внутрисеменной рост, и семена прорастают (Данович, 1982).

У семян средней фракции нежизнеспособные семена (пустые, без зародыша и дефектные) составили 29.9%, семена с зародышем менее 3 мм — 42.5%. Жизнеспособность семян крупной фракции оказалась немного выше семян средней фракции — 69.1%. У крупных семян 28.2% зародышей занимали более половины зародышевого канала. Аналогичные зародыши у семян средней фракции составляли 15.9% ($F = 6.17 \geq F_{кр}$, различия статистически достоверны при $p \leq 0.05$).

В период стратификации внутрисеменной рост зародыша происходит одинаково у семян крупной и средней фракции. За 4 мес. стратификации у 70% семян крупной фракции и 37.3% средней фракции зародыши заняли большую часть коррозийной полости (табл. 3). Дефектность семян к концу стратификации составляла у крупных семян 29.1%, средних — 45.7% за счет появления темных пятен в области эндосперма, однако различия статистически недостоверны. Точковые зародыши у семян крупной фракции исчезали (табл. 3).

Ранее нами проводилось цитозембриологическое исследование семян у деревьев сосны сибирской, которые постоянно из года в год продуцируют семена определенного качества: недоразвитые (дерево 704), пустые (дерево 217), многозародышевые семена (деревья 492 и 808) (Третьякова, 1990). Семена указанных выше деревьев по размерам не отличаются (табл. 4). Кроме того, в древостоях гор Южной Сибири редко, но систематически встречаются деревья сосны сибирской, у которых семена развиваются по однолетнему генеративному циклу (Третьякова, 1990; Свинцова, Третьякова, 2014; Третьякова, Лукина, 2016). У деревьев с однолетним циклом развития формируются семена разного размера, т.е. семена по размерам относятся к разным фракциям (рис. 1).

Исследование развития семяпочек указанных выше деревьев показало, что развитие эмбриональных структур идет по одной схеме, характерной для рода *Pinus*. В первый год внепочечной



Рис. 1. Семена сосны сибирской с однолетним репродуктивным циклом, дерево № 100ш (фото Шуклиной А.Н.).

жизни протекают процессы микро- и мегаспорогенеза, гаметогенеза и опыления. Во второй вегетационный период завершаются процессы гаметогенеза, оплодотворения и развития зародыша (Третьякова, 1990). У деревьев № 217 и № 704 (фракция крупных семян), формирующих недоразвитые и пустые семена, наблюдается деградация свободной ядерной женского гаметофита до оплодотворения, что приводит к разрушению за-

родышевого мешка (рис. 2а, 2б, 2в). В норме в семяпочках сосны сибирской в этот период происходит стремительное увеличение размеров женского гаметофита (в 6–7 раз), образование клеточного мегagamетофита и архегониев (Третьякова, 1990). Такая интенсификация роста сопровождается усилением обменных процессов в семяпочке и зародышевом мешке и в первую очередь трофических и гормональных (Минина, Ларионова, 1979). У

Таблица 3. Состояние семян разной крупности сосны сибирской в процессе стратификации (%)

Фракция семян	Размер зародыша, мм				Семена без зародыша	Пустые семена	Дефектные семена Эндосперм : Зародыш
	1–3	4–5	6–7	8–9			
КРУПНАЯ							
До стратификации	11.9	40.9	25.6	2.6	1.8	2.4	6.8 : 8.1
1.5 мес. стратификации	1.5	28.0	49.0	2.5	2.3	2.3	10.5 : 4.0
3 мес. стратификации	1.1	24.7	41.5	2.7	2.7	2.5	20.2 : 4.5
4 мес. стратификации	0	12.0	25.0	33.1	2.7	2.5	20.7 : 4.0
СРЕДНЯЯ							
До стратификации	42.5	47.8	15.8	0.1	4.6	3.0	3.0 : 13.3
1.5 мес. стратификации	4.5	32.5	33.0	2.0	3.0	3.0	10.5 : 11.5
3 мес. стратификации	2.8	15.7	35.3	1.8	5.7	4.5	21.0 : 12.8
4 мес. стратификации	2.8	9.5	27.3	17.5	4.9	4.0	21.0 : 13.0
МЕЛКАЯ	12.0	0	0	0	0	88.3	0 : 0
ОЧЕНЬ МЕЛКАЯ	0	0	0	0	0	100	0 : 0

Таблица 4. Размеры семян деревьев сосны сибирской, формирующих семена определенного качества

№ дерева	Длина, мм (max–min)	Ширина, мм (max–min)
217	11.5 ± 0.03	8.1 ± 0.03
704	10.4 ± 0.02	7.8 ± 0.03
808	13.7 ± 0.05	9.7 ± 0.07
492	13.1 ± 0.06	8.5 ± 0.05
Деревья с однолетним циклом развития шишек	3–10.7	2–8

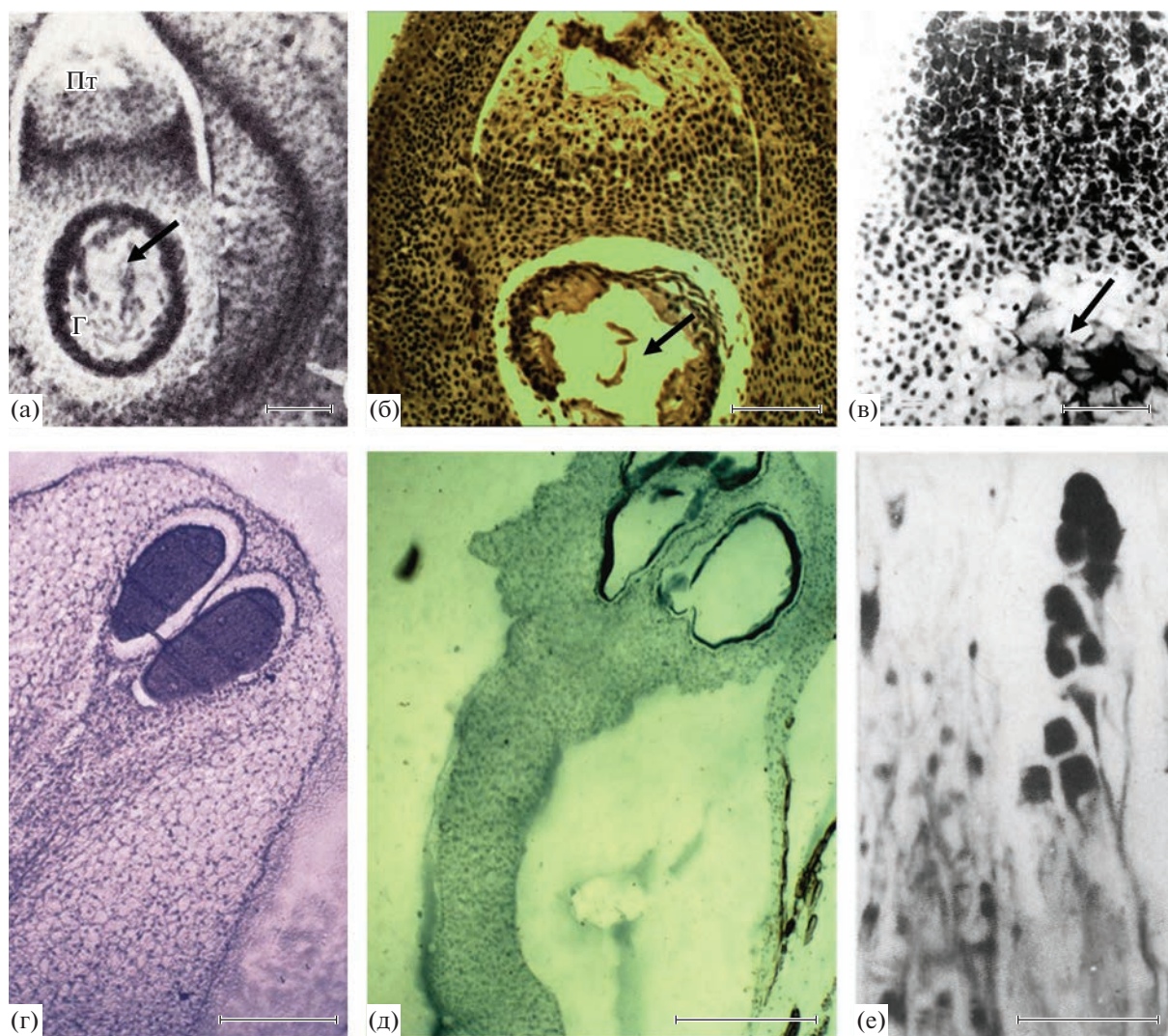


Рис. 2. Развитие эмбриональных структур у сосны сибирской: (а) – семечка первого года в конце первого вегетационного периода (дерево № 492), ПТ – пыльцевые трубки в нуцеллусе, (б) – деградация женского гаметофита в конце первого вегетационного периода (дерево № 217), (в) – деградация женского гаметофита (дерево № 704). Стрелкой указан свободная ядерный женский гаметофит, (г) – 2 зрелых архегония (дерево № 808), (д) – разрушенные архегонии (дерево № 217), (е) – 4 эмбриона в зародышевом канале (дерево № 492). Масштабная линейка: (а, в) – 250 мкм, (б) – 100 мкм, (г, д) – 150 мкм, (е) – 70 мкм.

30–40% семечек деревьев, формирующих недоразвитые и пустые семена, мегагаметофиты созревают, и в них образуются один, реже два архегония, в то время как у в норме у сосны сибирской формируются три-четыре архегония в семечке (рис. 2г). У дерева 492 и 808 (крупные, полиэмбриональные семена) все четыре архегония могут быть оплодотворены. В результате простой и кливажной полиэмбрионии в зародышевом канале мегагаметофита у этих деревьев формируется 16 зародышей (рис. 2е) Таким образом, полиэмбриональность семян у деревьев 492 и 808 очень высокая по сравнению с деревьями 704 и 217. У дерева 217 часто наблюдается деградация неоплодотворенных архегониев (рис. 2д). По предположению К.Н. Дановича (1985), величина семени сос-

ны сибирской определяется массой эндосперма. Этот показатель зависит не от размера клеток, а от их числа в женском гаметофите. Не исключено, что более высокая активность женского гаметофита в свободная ядерной стадии развития приводит к большему числу клеток мегагаметофита и, возможно, к большему развитию числа архегониев, их оплодотворению и развитию большего числа зародышей. Следовательно, величина семени может отражать напряженность эмбриологических процессов. Вполне вероятно, что более крупные семена имеют больший запас энергии, необходимый для прорастания семени (Данович, 1985).

Изучение формирования эмбриональных структур у форм сосны сибирской с однолетним репродуктивным циклом показало, что формирование

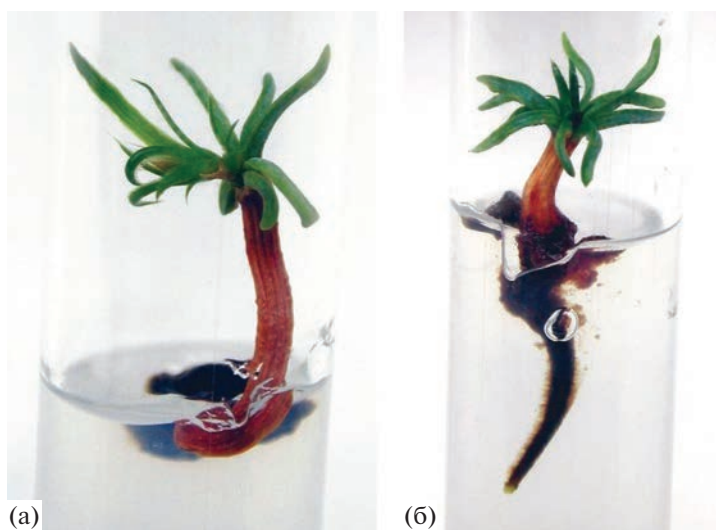


Рис. 3. Проростки сосны сибирской в культуре *in vitro*, (а) — среда MS без гормонов, (б) — среда MS с низкими концентрациями фитогормонов (ИУК 0.5 мг л^{-1} , кинетин 0.2 мг л^{-1}).

женского гаметофита и образование архегониев идут так же, как у типичных деревьев с двухлетним циклом развития. У этих уникальных деревьев происходит сокращение свободной ядерной стадии развития женского гаметофита (до 1.5 мес. вместо 1 года), сверххранное развитие архегониев и созревание яйцеклетки. Однако оплодотворение не происходит, и формируются беззародышевые семена с развитым эндоспермом и коррозионной полостью (Третьякова, 1990; Свинцова, Третьякова, 2014; Третьякова, Лукина, 2016).

Таким образом, размножение сосен — акселераторов невозможно из-за отсутствия оплодотворения и зародыша в зародышевом канале. Семена деревьев с однолетним циклом не способны к прорастанию. Однако тиражировать уникальные деревья сосны сибирской с акселерацией репродуктивного цикла можно при использовании биотехнологии соматического эмбриогенеза в культуре *in vitro*. Одной из таких биотехнологий является культура мегагаметофитов. Развитие глобулярных зародышей в условиях культуры мегагаметофитов *in vitro* у сосны сибирской были описаны нами ранее (Третьякова, Ворошилова, 2014).

Прорастание семян

При завершении процесса стратификации горшочки с семенами переносили в термостат при температуре $24 \pm 1^\circ\text{C}$. Готовые к прорастанию семена закончили внутрисеменной рост зародыша и имели корешки, равные или превосходящие по длине семядоли (около 3 мм) (Третьякова и др., 1997). По готовности прорасти семена крупной и средней фракции не отличались.

Культивирование недоразвитых зародышей *in vitro*

При выращивании зародышей нестратифицированных семян сосны сибирской (длина зародыша более 5 мм) на питательной среде MS наблюдается рост зародышевой оси.

Через 1 сут культивирования наступала быстрая стадия насыщения клеток зародыша питательными веществами, на вторые сутки происходило увеличение размера корешка в 1.5 раза, на третьи сутки начиналось разрастание семядолей и приобретение ими зеленой окраски (80% эксплантов). На седьмые сутки культивирования происходило появление зародышевого корешка, отмечалось позеленение гипокотыля, семядоли разрастались — начинался процесс прорастания (рис. 3). Таким образом, вместо четырех месяцев стратификации семян сосны сибирской прорастание зиготических зародышей происходило за 7 сут. При дальнейшем культивировании в течение двух месяцев наблюдался рост эпикотыля. Однако на месте корешка шло образование каллуса (рис. 2а).

Активный рост зародышевых корешков происходил на среде MS с низкими концентрациями фитогормонов (ИУК 0.5 мг л^{-1} , кинетин 0.2 мг л^{-1}). Через 2 мес. культивирования таких проростков длина корешка составляла 10–13 см, а эпикотыля — от 3 до 5 мм (рис. 2б). Через 3 мес. происходило образование боковых корешков. Через 4 мес. длина корешков увеличивалась до 17–20 мм. Следовательно, при непрерывном культивировании *in vitro* с добавлением гормонов эмбриогенез у данного вида завершался прорастанием семян. На основании приведенных исследований по культуре *in vitro* можно предположить, что недоразвитость зародышей у сосны сибирской обусловлена

органическим покоем. По классификации М.Г. Николаевой (1982, 1985) семена сосны сибирской можно отнести к группе типа морфофизиологического покоя (Б-В1). Семена с морфологическим покоем (группа Б) связаны с недоразвитостью зародыша. Такие семена не могут прорасти до тех пор, пока не завершится внутрисеменной рост зародыша. Этот процесс проходит в семенах сосны сибирской после отделения их от материнского организма при стратификации. Проведенные нами ранее исследования по определению содержания гормонов в семенах сосны сибирской показали, что зародыши семян содержат значительно больше гормонов (ауксина, ИУК, цитокининов и абсцизовой кислоты, АБК) по сравнению с мегагаметофитами (Tretyakova et al., 2021). Возможно, большое содержание в зародышах абсцизовой кислоты (зародыши 447 ± 16 нг/г⁻¹ сухого веса, мегагаметофиты 269 ± 13 нг/г⁻¹ сухого веса) является причиной развития у семян сосны неглубокого физиологического покоя. Воздействие на семена сосны сибирской низких положительных температур во влажном субстрате (стратификация) или регуляторов роста при культивировании зародышей на питательной среде в культуре *in vitro* будет способствовать завершению роста зародышевой оси и прорастанию зародыша. Таким образом, при создании условий, способствующих прорастанию семян (культура *in vitro* или стратификация), семена сосны сибирской способны прорасти и образовывать жизнеспособные сеянцы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Семена сосны сибирской, произрастающие в Западном Саяне, отличаются по размерам, и их можно распределить по степени крупности на 4 фракции. Фракции мелких и очень мелких семян оказались полностью нежизнеспособными. Эти семена формировали только семенную оболочку, а зародыш и эндосперм у них отсутствовали (пустые семена). Цитоэмбриологические исследования показали, что семена деревьев, формирующих пустые семена, имеют нарушения в развитии эмбриологических структур на стадии развития женского гаметофита, образования единичных архегониев и отсутствия оплодотворения яйцеклеток. Крупные семена сосны сибирской характеризуются образованием и оплодотворением четырех архегониев и полиэмбриональностью. В коррозийной полости формируется 16 эмбрионов. Семена средней и крупной фракции по морфологическим признакам и весу семян не различались. Эти фракции семян обладают одинаковой способностью проходить процесс стратификации и прорастания в культуре *in vitro*. Прорастание зародышей сосны сибирской в культуре *in vitro* позволяет сделать заключение о наличии у семян

данного вида неглубокого морфофизиологического покоя, который можно снять стратификацией или обработкой зародышей регуляторами роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Данович К.Н. Строение и формирование семян // Физиология семян. М.: Наука, 1982. С. 5–44.
- Данович К.Н. Структурно-функциональная организация развития семян хвойных // Половая репродукция хвойных. Тезисы докл. II Всесоюзного симпозиума. Новосибирск: Наука, 1985. С. 8–10.
- Иванов В.Б. Активные красители в биологии М.: Наука, 1982. 214 с.
- Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 77–103.
- Минина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 216 с.
- Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 273 с.
- Николаева М.Г. Покой семян и факторы, его контролирующие // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 72–95.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- ОСТ 56–94–87. Семена древесных пород. Методы рентгенографического анализа. М.: Гослесхоз СССР, 1988.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений М., 1970. 254 с.
- Свинцова В.С., Третьякова И.Н. Цитоэмбриологические особенности ускоренного репродуктивного цикла *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях интродукции в зоне хвойно-широколиственных лесов // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 12. С. 1353–1363.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука, 1990. 154 с.
- Третьякова И.Н., Ворошилова Е.В. Особенности инициации эмбрионов из мегагаметофитов *Pinus sibirica* к культуре *in vitro* // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 2. С. 112–120.
- Третьякова И.Н., Лукина Н.В. Акселерация эмбрионального развития у деревьев *Pinus sibirica* с однолетним репродуктивным циклом // Онтогенез. 2016. Т. 47. № 1. С. 49–56.
- Третьякова И.Н., Невзоров В.Н., Голубев И.А., Филиппова И.П. Биологическая характеристика семян кедра сибирского разной крупности // Генетика и селекция на службе леса: Материалы международной научно-практической конференции. Воронеж, 1997. С. 349–353.
- Третьякова И.Н., Новоселова Н.В., Череповский Ю.А. Особенности эмбрионального развития у сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) с однолетним циклом развития женской шишки в горах Западного Саяна // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 1. С. 134–141.
- Tretyakova I.N., Shuklina A.S., Park M.E., Yang L., Akhiyarova G.R., Kudoyarova G.R. The role of phytohormones in the induction of somatic embryogenesis in *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* // Cytologia. 2021. V. 86. № 1. P. 55–60.
- Obrouheva N.V. Germination program in non-dormant seeds: programing saving and implementation // Russian Journal of Plant Physiology. 2021. V. 68. № 6.

Biological Properties of the Siberian Pine's Seeds

I. N. Tretyakova*

Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: culture@ksc.krasn.ru

A study of the biological properties of the Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) seeds was carried out. Four seed categories were used in the work, differing in size: large (11–14 mm in length), medium (9–10 mm), small (7–8 mm) and very small seeds (<6 mm). The seeds quality study using the X-ray and the histochemical analyses showed that the size of the seeds can indicate their defectiveness. Fractions of small and very small seeds of Siberian pine turned out to be completely sterile, most of the seeds of large and medium fractions were viable. Cytoembryological studies have shown that in trees that form empty and underdeveloped seeds (fractions of medium and large seeds), disturbances in the embryological structures development can be observed. These disturbances take place at the stage of gametophytogenesis and the archegonia development. In trees with large seeds, gametogenesis proceeds without deviations, four archegonia are formed in the ovules, and polyembryonic seeds are formed (up to 16 embryos in the germinal canal). In Siberian pine trees with a one-year reproductive cycle, the seed size varies from very small to large. In these trees, the development of the female gametophyte is completed and archegonia are formed. However, in the ovules of trees with a one-year reproductive cycle, fertilization of eggs does not occur and seeds without an embryo are formed. During the period of stratification (four months), in most seeds of the medium and large fractions the intra-seed, growth of the embryo was completely completed. In *in vitro* culture on MS medium with a low concentration of hormones, the growth of the germinal axis was carried out in seven days of cultivation. The embryos germinated successfully. Thus, based on experiments on the Siberian pine embryos cultivation, it can be concluded that the seeds of this species can enter organic (morphophysiological) dormancy. When creating optimal conditions for germination (nutrient substrat, temperature $24 \pm 1^\circ\text{C}$), Siberian pine seeds are able to germinate.

Keywords: Siberian pine, seeds, stratification, *in vitro* culture, X-ray analysis, histochemical analysis, embryonic structures, organic dormancy.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the basic project of the Forest Institute SB RAS-2021–2025 “Functional and dynamic indication of Siberian forests’ biodiversity” No. 0356-2021-0009 and with partial support from the RSF, Krasnoyarsk Territory’s government and the Krasnoyarsk Foundation for scientific and technological activities support within the framework of the scientific project No. 22-14-20008.

REFERENCES

- Danovich K.N., Stroenie i formirovanie semyan (The structure and formation of seeds), In: *Fiziologiya semyan* (Seed physiology), Moscow: Nauka, 1982, pp. 5–44.
- Danovich K.N., Strukturno-funktsional'naya organizatsiya razvitiya semyan khvoynkh (Structural and functional organization of the development of coniferous seeds), In: *Polovaya reproduksiya khvoynkh* (Sexual reproduction of conifers), Proc. of Second All-Union Symposium, Novosibirsk: Nauka, 1985, pp. 8–10.
- Dzhensen U.D., *Botanicheskaya gistokhimiya* (Botanical histochemistry), Moscow: Mir, 1965, 377 p.
- Iroshnikov A.I., Polimorfizm populyatsii kedra sibirskogo (Polymorphism in the Siberian pine populations), In: *Izmenchivost' drevesnykh rastenii Sibiri* (Variability of woody plants of Siberia), Krasnoyarsk: Izd-vo ILiD SO RAN, 1974, pp. 73–103.
- Ivanov V.B., *Aktivnye krasiteli v biologii* (Reactive dyes in biology), Moscow: Nauka, 1982, 214 p.
- Minina E.G., Larionova N.A., *Morfogenez i proyavlenie pola u khvoynkh* (Morphogenesis and sex expression of pines), Moscow: Nauka, 1979, 134 p.
- Nekrasova T.P., *Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo* (Biological basis of seed production of Siberian cedar), Novosibirsk: Nauka, 1972, 273 p.
- Nikolaeva M.G., Pokoi semyan i faktory, ego kontroliruyushchie (Seed dormancy and factors controlling it), In: *Fiziologiya i biokhimiya pokoya i prorastaniya semyan* (Physiology and biochemistry of seed dormancy and germination), Moscow: Kolos, 1982, pp. 72–95.
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N., *Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan* (Handbook on hard seed sprouting), Leningrad: Nauka, 1985, 348 p.
- Obrouheva N.V., Germination program in non-dormant seeds: programing saving and implementation, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2021, Vol. 68, No. 6. OST 56-94-87.
- Pausheva Z.P., *Praktikum po tsitologii rastenii* (Practical course of the plant cytology), Moscow: Kolos, 1970, 254 p.
- Svintsova V.S., Tret'yakova I.N., Tsitoembriologicheskie osobennosti uskorennoy reproduktivnoy tsikla *Pinus sibirica* (Pinaceae) v usloviyakh introduktsii v zone khvoynoshirokolistvennykh lesov (Cytoembryological peculiarities of accelerative reproductive cycle *Pinus sibirica* (Pinaceae)

under introduction in zone of coniferous and broad-leaved forests), *Botanicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 99, No. 12, pp. 1353–1363.

Tret'yakova I.N., *Embriologiya khvoynykh* (Embryology of conifers), Novosibirsk: Nauka, 1990, 154 p.

Tret'yakova I.N., Lukina N.V., Acceleration of embryonic development of *Pinus sibirica* trees with a one-year reproductive cycle, *Russian Journal of Developmental Biology*, 2016, Vol. 47, No. 1, pp. 41–48.

Tret'yakova I.N., Nevzorov V.N., Golubev I.A., Filippova I.P., Biologicheskaya kharakteristika semyan kedra sibirskogo raznoi krupnosti (Biological characteristics of Siberian stone pine seeds of different sizes), *Genetics and breeding in the service of the forest*, Voronezh, Proc. of International Scientific-practical Conf., Voronezh, pp. 349–353.

Tretyakova I.N., Novoselova N.V., Cherepovskii Y.A., Embryonal development of Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) with the annual cycle of ovulate cone development in the Western Sayan mountains, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, Vol. 51, No. 1, pp. 120–126.

Tretyakova I.N., Shuklina A.S., Park M.E., Yang L., Akhiyarova G.R., Kudoyarova G.R., The role of phytohormones in the induction of somatic embryogenesis in *Pinus sibirica* and *Larix sibirica*, *Cytologia*, 2021, Vol. 86, No. 1, pp. 55–60.

Tret'yakova I.N., Voroshilova E.V., Embryo initiation from *Pinus sibirica* megagametophytes in *in vitro* culture, *Russian Journal of Developmental Biology*, 2014, Vol. 45, No. 2, pp. 93–100.

*Человечество обновится в саду и садом выправится...
Ф.М. Достоевский*

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СОСТОЯНИЕ ЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ МЯСНИКОВСКОГО РАЙОНА РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ¹

© 2023 г. Т. А. Соколова*

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки “Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук”, просп. Чехова, д. 41, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

**E-mail: sta1562@yandex.ru*

Поступила в редакцию 08.07.2022 г.

После доработки 28.09.2022 г.

Принята к публикации 21.01.2023 г.

Научные исследования современного состояния защитных лесных насаждений (ЗЛН) не только в Ростовской области, но и в стране необходимы в связи с ухудшением их санитарного состояния, отсутствием ухода и восстановления. Подобные мероприятия требуют больших финансовых и физических (трудовых) вложений. Оттого разработка упрощенной системы оценки состояния ЗЛН имеет большое значение. В статье приведена краткая история пути создания ЗЛН, изложены результаты инвентаризации ЗЛН Мясниковского района с использованием различных методов исследований (геоботанических приемов), в том числе ДЗЗ. Было заложено 62 геоботанических площадки с целью оценки состояния защитных лесных насаждений района. Детально-маршрутным методом проведены исследования и замеры 858 лесных полос. Основным типом ЗЛН района являются полезащитные, почти вдвое меньше по площади прибалочных ЗЛН, менее всего — придорожных и садозащитных. Возраст большей части ЗЛН достиг 55–60 лет, необходимы меры по их реконструкции. Для всех лесополос характерно наличие различного вида мусора и проведение санитарных рубок. Помимо оценки состояния ЗЛН проведена классификация растительности лесополос. Выделено 6 ассоциаций, в т. ч. 3 новые в рамках 1 союза, 1 порядка и 1 класса. В пределах исследованной территории выявлено 30 новых местонахождений для 8 видов растений, занесенных в Красную книгу Ростовской области (Красная книга ..., 2014). Состояние лесополос района исследований оценивается как удовлетворительное, однако отмечены участки насаждений, требующие восстановления. На основе полученных сведений даны рекомендации по дальнейшему ведению ЗЛП.

Ключевые слова: защитные лесные насаждения, оценка состояния, класс *Robinietaea*, Мясниковский район, Ростовская область.

DOI: 10.31857/S0024114823050108, EDN: MXUBIA

В Российской Федерации насчитывается более 30 “степных” субъектов, территория которых частично или полностью попадает в пределы степной зоны либо имеет в своих пределах участки горных степей. В их числе экономически развитые регионы страны, сельское хозяйство которых играет важную роль в структуре государственной экономики и занятости населения. Наличие и сохранность защитных лесных насаждений — один из важнейших факторов, обеспечивающих надежные и высокие урожаи сельскохозяйственных культур, а также сохранение ландшафтов степной зоны.

Система защитных лесных насаждений нашей страны — это результат большого многолетнего труда ученых, тысяч рабочих, направленный на защиту от неблагоприятных природных и антропогенных факторов, в том числе для борьбы с засухой, водной и ветровой эрозией, которые приводили к истощению плодородия, неурожаю и голоду населения.

Выпущено множество работ, направленных на исследования в области лесоразведения, мелиоративных свойств насаждений, почвоведения, технических составляющих, гидрологии. Постоянное наблюдение за процессами, происходящими при взаимодействии человека и природы, эксперименты лесоразведения, возрастающая потреб-

¹ Публикация подготовлена в рамках реализации Госзадания ЮНЦ РАН, № гр. проекта 122020100332-8.

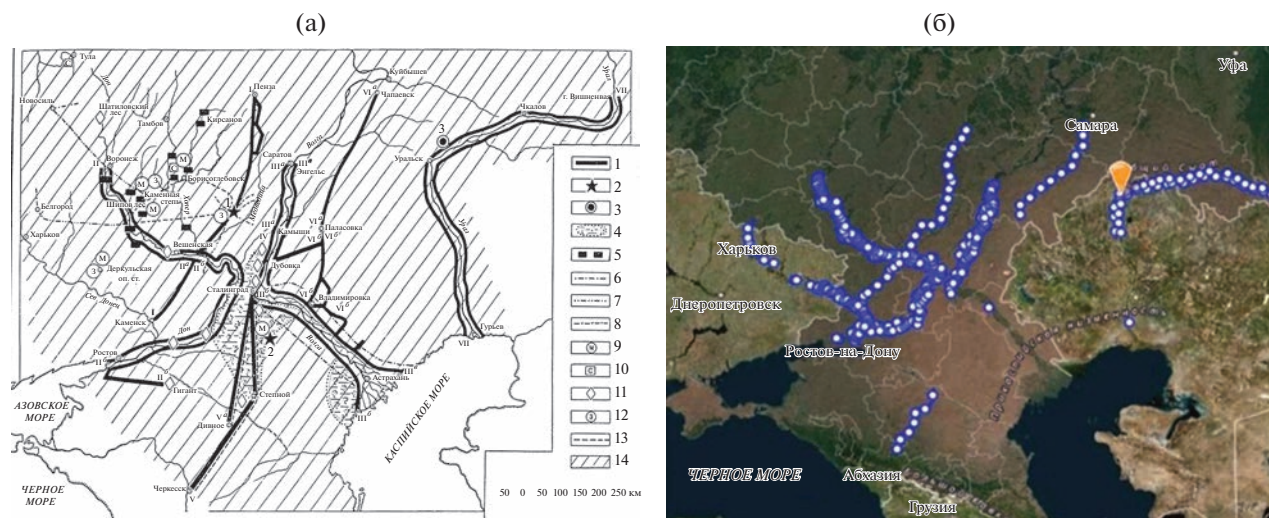


Рис. 1. Государственные защитные лесные полосы: (а) — созданные согласно плану 1948 в течение первых 5 лет; (б) — сохранившиеся ГЗЛП в настоящее время.

ность населения в продовольствии, природные катаклизмы (засухи, пыльные бури) привели к слаженной работе многих ученых, в том числе и выдающихся — П.А. Костычева, А.А. Измаильского, В.В. Докучаева, Н.Г. Высоцкого, которые, разрабатывая систему сухого и травопольного земледелия (1924 г.), обосновали степное лесоразведение как главный фактор по защите земель от видов эрозии и других неблагоприятных воздействий среды, повышению плодородия и улучшению климатических условий (Сутягин, 2011). Эти идеи и легли в основу принятого 20 октября 1948 г. Советом Министров СССР и ЦК ВКПб постановления “О плане полезащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов для обеспечения высоких устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР”. Благодаря этому событию в нашей стране появилась зеленая сеть лесных насаждений.

В первые 5 лет реализации плана преобразования природы протяженность крупных государственных полезащитных полос превысила 5300 км (рис. 1а (СССР ..., 1949)). В этих полосах посадили 2.3 млн га^{-1} леса, еще около 4 млн га^{-1} заложили в степных областях силами колхозов и лесничеств, создали около 4 тыс. водохранилищ. К настоящему времени из 5.7 млн га^{-1} ЗЛН, существовавших в России 20 лет назад, осталось $2.7\text{—}2.8 \text{ млн. га}^{-1}$. Около 60% всех защитных насаждений превысили допустимый критический возраст (Замолотчиков и др., 2021). Многие участки государственных защитных лесных полос (ГЗЛП) после свертывания плана были заброшены, другие вырублены. Сегодня в хорошем и удовлетворительном состоянии сохранились ГЗЛП по на-

правлениям: Пенза—Каменск, Чапаевск—Владимировка, Камышин—Волгоград, Воронеж—Ростов-на-Дону, Белгород—р. Дон (в пределах России), в плохом состоянии сохранились частично: Волгоград—Элиста—Черкесск, гора Вишневая—Каспийское море (в пределах России), Саратов—Астрахань (рис. 1б). Общая закономерность состояния ЗЛН просматривается в ухудшении их сохранности на юго-востоке страны (Астраханская область, юго-восток Волгоградской области и Республика Калмыкия). Современные лесополосы массово находятся в запущенном состоянии, загрязнены бытовыми и промышленными отходами, повреждены пожарами, самовольными рубками, деревья поражены болезнями и вредителями. Такое состояние ЗЛН объясняется результатом принятых в разное время программ: от полного отказа создания и поддержания ЗЛН к их возвращению, но не урегулированию их статуса: М.Б. Войцеховский: “...до 2006 года они входили в структуру Минсельхоза, а затем были статусно ликвидированы. Оказавшись ничьими, лесополосы стали интенсивно вырубаться под коттеджную застройку или с целью получения древесины...” (Войцеховский, 2008).

Деградация лесных полос рассматривается как серьезная проблема во многих регионах, поэтому необходимость их возобновления ставится в один ряд с социальными проблемами. По официальным данным, в настоящее время в России засолено около 20% сельскохозяйственных угодий, заболочено и переувлажнено 20%, имеет повышенную кислотность 44% земель, деградировано около 50% площади пастбищ и сенокосов, подвергнуто ветровой и водной эрозии более 70%, истощено 90% пашни (Информационный сборник ...).

Наконец, для урегулирования вопроса содержания и восстановления ЗЛН в 2020 г. были утверждены нормативно-правовые документы: в Минсельхоз России введены правила содержания и учета ЗЛН (Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 14 августа 2020 г. № 485 “Об утверждении Порядка осуществления учета мелиоративных защитных лесных насаждений, предоставления сведений, подлежащих такому учету, их состав и форма предоставления”), принят Областной закон Ростовской области от 21 июня 2021 № 490-ЗС “О сохранении и развитии мелиоративных защитных лесных насаждений на землях сельскохозяйственного назначения”.

Земельный фонд Ростовской области по состоянию на 1 января 2015 г. составлял 1096.7 тыс. га⁻¹ и по категориям земель представлен следующим образом: земли сельскохозяйственного назначения — 8834.0 тыс. га⁻¹ (87.5% от общей площади); земли населенных пунктов — 450.2 тыс. га⁻¹ (4.4%); земли особо охраняемых территорий и объектов — 11.4 тыс. га⁻¹ (0.1%); земли лесного фонда — 344.8 тыс. га⁻¹ (3.4%); земли водного фонда — 217.1 тыс. га⁻¹ (2.2%); земли запаса — 143.6 тыс. га⁻¹ (1.4%), другие — 95.6 тыс. га⁻¹ (0.9%) (Ростовский Росреестр ...). ЗЛН области занимают 120–130 тыс. га⁻¹ (согласно отчетам по плану преобразования природы в Ростовской области было высажено более 250 тыс. га⁻¹). Для нормального функционирования системы лесополос в регионе научно обоснованные нормы составляют около 4% от площади сельхозугодий (Петрова, Хохлова, 2020), значит, необходимо высадить еще более 200 тыс. га⁻¹. Угроза опустынивания Ростовской области (Безуглова и др., 2020) диктует необходимость принятия различных мер по улучшению состояния агросистем, в том числе и ЗЛН.

В последние годы интерес (а также необходимость) исследований ЗЛН в регионе возрос. Работы посвящены различным направлениям: финансовым вопросам лесной мелиорации (Манаенков, Корнеева, 2015; Макарова, 2017) и улучшения их состояния (Белицкая, Грибуст, эл. ресурс), состоянию ЗЛН (Макарова, Литвиненко, 2014; Макарова и др., 2020), значению ЗЛН (Полуэктов, Балакай, 2018; Доманина, 2019), распространению пожаров в агролесоландшафтах (Доманина, 2019), вредителям ЗЛН (Макарова, Литвиненко, 2010). Систематических исследований ЗЛН нет, комплексные работы появляются редко (Макарова и др., 2020).

С целью оценки состояния лесных полос Ростовской области проведены исследования в Мясниковском районе в апреле–октябре 2021 г. Поставлены следующие задачи:

1) установить площади ЗЛН;

2) определить состояние древостоя в ЗЛН;

3) выявить основные характеристики и состав лесообразующих пород;

4) на основе полученных данных провести синтаксономию растительности ЗЛН;

5) рекомендовать необходимые мероприятия по повышению устойчивости и мелиоративной эффективности ЗЛН.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Природные условия

Согласно климатическому районированию рассматриваемая территория находится в пределах Миус-Донского подрайона Приазовско-Цимлянского района умеренного пояса западной подобласти атлантико-континентальной степной области (Алисов, 1956; Хрусталева и др., 2002). Климат Миус-Донского подрайона принадлежит к умеренно-континентальному недостаточно жаркому (степному) типу, однако находится под относительно слабым (из-за малых размеров) сглаживающим влиянием Таганрогского залива Азовского моря, что выражается в увеличении средних годовых температур воздуха на 0.5–0.7°C и зимних — на 2–3°C по сравнению с районами, удаленными от моря более чем на 30–35 км, а также в уменьшении суточных амплитуд температуры воздуха.

С точки зрения ботанико-географического районирования (Исаченко, Лавренко, 1991), район исследований относится к Причерноморской (Понтической) степной провинции, Приазовско-Причерноморской степной подпровинции, вся территория которой представляет собой равнины с более или менее карбонатными суглинистыми породами — лессами и лессовидными суглинками. Для степей подпровинции характерно доминирование ковыля украинского (*Stipa ucrainica*) и ковыля Лессинга (*S. lessingiana*) и наличие эндемичных причерноморских видов: тонконога короткого (*Koeleria lobata*), бельвалии сарматской (*Bellevallia sarmatica*), гусяного лука богемского (*Gagea szovitsii*), гвоздики пятнистой (*Dianthus guttatus*), караганы мягкой (*Caragana mollis*), цимбохазмы днепровской (*Cymbopachasma borysthenica*) и мн. др. Территория относится к черноземной зоне Приазовско-Предкавказской степной провинции мицеллярно-карбонатных черноземов мощных и среднемощных.

Естественная растительность на территории района практически не сохранилась ввиду интенсивного развития сельского хозяйства. Правильно организованная система агроценозов позволит не утратить оставшиеся целинные участки степей, сохранившиеся на склонах балок и землях неудобий.

Методики полевых работ

С помощью геоботанических методов описания растительных сообществ изучено 62 лесополосы (табл. 1), в которых заложены пробные площадки стандартных размеров — $20 \times 10 \text{ м}^2$ (иногда, в пределах ЗЛН — 10×5 , $15 \times 15 \text{ м}^2$) (Сочава, 1964). При описании пробных площадей проективное покрытие видов дано по комбинированной шкале Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): г — единично встреченный вид, покрытие незначительное; + — проективное покрытие до 1%; 1 — от 1 до 5%; 2 — от 6 до 25%; 3 — от 26 до 50%; 4 — от 51 до 75%; 5 — выше 76%. Геоботанические описания внесены в базу данных TURBOWIN (Henkens, 1996). Визуальное упорядочивание фитоценологических таблиц осуществлено с использованием программы JUICE (Tichý et al., 2002). Установленные синтаксоны сравнивались с синтаксонами, известными для Центральной и Восточной Европы. Новые синтаксоны охарактеризованы, их названия даны в соответствии с “Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры” (Teurillat et al., 2021). Помимо пробных площадей были проведены замеры древостоя для 858 защитных лесных полос (602 — полезащитные, 193 — прибалочные, 54 — придорожные и 9 — сажозащитные). Диаметр ствола определялся на высоте груди (1.3 м) с помощью штангенциркуля. Породы с большим диаметром измерялись по длине окружности. Возраст дерева вычисляли либо по имеющимся срубам, либо по формуле $B = 1.6 \times D + 44$, где B — возраст дерева, лет; D — его диаметр, см; 44 — коэффициент (Анучин, 1982; Технические указания ..., 1989). Санитарное состояние деревьев определялось по шкале в соответствии с Санитарными правилами в лесах Российской Федерации (ред. от 20.01.95) (утв. Приказом Рослесхоза от 18.05.92 № 90).

Для построения карты-схемы исследований использовали космические снимки масштаба 1 : 500—1000 м (<https://www.kosmosnimki.ru/>, дата обращения апрель—август 2021). Оцифровка объектов производилась визуально, вручную. Для вычисления размеров и площади лесополос использовали натурные замеры (ширина), координаты, которые затем вносили на сайт “Космоснимки.ru”, определяли тип лесополосы (если была необходимость) и измеряли ее длину при помощи виртуальной линейки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Площадь Мясниковского района составляет 88.4 тыс. га⁻¹, из них более 65 тыс. га⁻¹ — сельскохозяйственные угодья; защитные лесные насаждения занимают (расчет по космоснимкам: <https://www.kosmosnimki.ru/> (ручная оцифровка)) около 2000 га, в том числе: полезащитные лесополосы — примерно 1200 га; прибалочные лесополо-

сы — около 650 га; придорожные лесополосы — около 75 га, другая древесно-кустарниковая растительность — около 30 га (рис. 2, 3). Лесистость территории — 2.27%. Более 30% пашни не имеет лесозащиты.

В Мясниковском районе в зависимости от назначения и местоположения ЗЛН подразделяются на полезащитные, прибалочные, придорожные и сажозащитные.

Наиболее распространенные полезащитные (602 лесополосы разной протяженности), они составляют более 70% всех лесополос района, что связано с их функцией: защищают поля от ветров, регулируют сток и распределение снега на полях. Расположены продольно (основные) и поперек (вспомогательные) полей. Прибалочные лесные насаждения — 22.5% (193 лесополосы) протянулись вдоль овражно-балочных систем, защищают почвы не только от эрозии, но и от проникновения сорных видов в естественные байрачные лесные и сохранившиеся степные сообщества, регулируют сток. Придорожные — 6.2% (54 лесополосы) создают препятствие ветрам, зимой защищают дороги от снежных заносов. Сажозащитные насаждения (1.5%) почти утратили свою функцию, лесополосы практически “слились” с уже заброшенными садами.

При создании ЗЛН было использовано множество вариантов конструкций. Так, для полезащитных насаждений характерны плотные 3, 4, 5 и 6-рядные конструкции (в сумме 90.5%), около 10% приходится на ажурно-продуваемые, ажурные и продуваемые конструкции. При этом количество рядов колеблется от 1 до 8. Прибалочные лесные насаждения отличаются применением многорядных посадок, чаще использованы: 4 (16%), 6 (19%), 8 (16.5%), 9 (16%)-рядные плотной (91%) конструкции. Отмечены также 10 и 12-рядные посадки (6%), 5, 7 и 3-рядные в сумме отмечены в 23% от общего числа прибалочных ЗЛН. При создании придорожных защитных насаждений чаще использованы плотные (68.5%) 4, 5 и 1 (в сумме 68.5%)-рядные конструкции (рис. 4а, 4б). Необходимо учитывать, что, возможно, ранее соотношение конструкций было другое, так как из-за разрастания сопутствующих пород и кустарников ажурные и ажурно-продуваемые варианты могли перерасти в плотные. Для того, чтобы тип конструкции сохранялся, необходимо проводить рубки ухода. Ширина лесополос при этом колеблется, для полезащитных — 10—15 м, прибалочных — 18—35 м, придорожных — 3—9 м.

Состав лесобразующих пород ЗЛН Мясниковского района довольно однороден, но варьирует в разных по назначению лесополосах. Согласно плану преобразования природы на южных и приазовских черноземах (район исследований) Ростовской области для целей защитного озеле-

Таблица 1. Показатели древостоя ЗЛН на пробных площадках Мясниковского района Ростовской области

№ пп	Состав	Гл. порода	Сопутств. порода	Кустарники	Ср. высота	Ср. возраст	Ср. диаметр	Длина ЛП, м	Ширина ЛП, м	Категория состояния	Тип ЛП	Конструкция ЛП	Рядность ЛП	Примечание
1	9Р61Вм	Робиния лжеакация	Вяз малый	Альча растопыренная	8	50	18	1402	13	II	Полезашитн.	Плотная	4	Рубки ухода, уборка мусора*
2	9Вм1Р6	Вяз малый	Робиния лжеакация		10	50	16	1170	20	II	Полезашитн.	Плотная	6	Рубки ухода
3	8Р61Яв1Ао	Робиния лжеакация	Ясень высокий, абрикос обыкновенный	Скумпия кожаная	10	55	18	1031	27	II	Прибалочн.	Плотная	8	Рубки ухода
4	6Р61Вм1Вп1Яв1Ка	Робиния лжеакация	Ясень высокий, вяз малый, вяз приземистый, клен американский	Боярышник вееролистный	10	60	14	677	19	II	Полезашитн.	Плотная	6	Рубки ухода
5	9Р61Вм	Робиния лжеакация	Вяз малый		10	60	16	575	17	III	Полезашитн.	Плотная	5	Горела, есть вырубленные участки, реконструкция, рубки ухода
6	8Р62Яв	Робиния лжеакация	Ясень высокий	Жимолость татарская	13	65	23	300	15	II	Полезашитн.	Ажурно-продуваемая	5	Частично усыхает, рубки ухода
7	9Яв1Ка	Ясень высокий	Клен американский	Слива колючая	14	55	24	704	21	II	Полезашитн.	Плотная	7	Рубки ухода
8	9Яв1Го	Ясень высокий	Грушаобыкновенная	Клен татарский, клен американский, жостер слабительный, яблоня лесная, роза собачья	14	60	24	300	52	II	Прибалочн.	Плотная	12	Рубки ухода
9	10Яв	Ясень высокий		Жостер слабительный, клен татарский, вишня магалевка, яблоня лесная, грушаобыкновенная	14	60	20	1058	26	II	Прибалочн.	Плотная	8	Рубки ухода
10	5Яв5Ти	Ясень зеленый, тополь итальянский	Гледичия трехлопастная	Боярышник вееролистный, свидина кроваво-красная	16	55	22	533	15	II	Придорожн.	Плотная	4	Рубки ухода
11	10Р6	Робиния лжеакация	Робиния лжеакация	Жимолость татарская	12	55	20	1050	12	II	Придорожн.	Ажурно-продуваемая	4	Рубки ухода
12	10Р6	Робиния лжеакация	Робиния лжеакация	Вишня магалевка	12	55	14	861	15	II	Полезашитн.	Ажурно-продуваемая	5	Рубки ухода
13	10Р6	Робиния лжеакация	Робиния лжеакация		14	50	20	2022	16	II	Полезашитн.	Продуваемая	5	Рубки ухода
14	8Кл2Вм	Клен полевой	Вяз малый	Клен татарский, альча растопыренная	12	55	16	957	12	II	Полезашитн.	Плотная	4	Много (от 10%) сухостоя, рубки ухода
15	8Вм2Кп	Вяз малый	Клен полевой	Альча растопыренная	14	65	22	1500	12	III	Полезашитн.	Плотная	3	Много сухостоя, рубки ухода
16	8Гт2Ка	Гледичия трехлопастная	Клен американский	Клен татарский	10	50	16	1430	15	II	Полезашитн.	Ажурно-продуваемая	5	Рубки ухода

Таблица 1. Продолжение

№ пп	Состав	Гл. порода	Сопутств. порода	Кустарники	Ср. высота	Ср. возраст	Ср. диаметр	Длина ЛП, м	Ширина ЛП, м	Категория состояния	Тип ЛП	Конструкция ЛП	Рядность ЛП	Примечание
17	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колочая, свидина кроваво-красная, бузина черная	12	55	18	3423	12	II	Полезашитн.	Плотная	4	Рубки ухода
18	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колочая, жостер слабительный, яблоня лесная, роза майская	12	55	16	1358	33	IV	Вальд полотно	Плотная	8	Суховершинность, много сухостоя, реконструкция, частично раскорчевка
19	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колочая, вишня малабарка, бузина черная	14	55	18	2017	35	III	Прибалочн.	Плотная	8	Суховершинность, много сухостоя, реконструкция
20	4Р64Г2Ао	Робиния лжеакация, гледичия	Абрикос обыкновенный	Слива колочая, бузина черная,	12	55	16	750	40	II	Прибалочн.	Плотная	II	Рубки ухода
21	10Р6	Робиния лжеакация		Жостер слабительный	12	55	16	807	18	II	Придо-рожн.	Ажурно- продуваемая	6	Рубки ухода
22	10Р6	Робиния лжеакация	Шелковица белая	Жостер слабительный, свидина кроваво-красная	12	55	22	969	24	II	Полезашитн.	Плотная	6	Рубки ухода
23	8Яв1Ко1Дч	Ясень высокий	Клен остролистный, дуб черешчатый	Свидина кроваво-красная, бузина черная	16	60	20	1100	12	II	Полезашитн.	Плотная	6	Рубки ухода
24	9Р61Яв	Робиния лжеакация	Ясень высокий	Клен татарский, клен американский, свидина кроваво-красная, бузина черная	16	60	18	901	24	III	Полезашитн.	Плотная	6	Много сухостоя, реконструкция, рубки ухода
25	10Дч	Дуб черешчатый		Свидина кроваво-красная, клен американский, клен татарский	18	65	40	1323	16	II	Полезашитн.	Ажурно- продуваемая	4	Частично отсутствует древостой, много стеленных деревьев, реконструкция, рубки ухода
26	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колочая	14	60	18	626	24	II	Прибалочн.	Плотная	8	Много сухостоя, рубки ухода
27	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колочая	14	65	20	2300	9	III	Полезашитн.	Плотная	3	Суховершинность, много сухостоя, реконструкция, частично раскорчевка
28	8Р62Гт	Робиния лжеакация	Гледичия трехлопастная	Бузина черная	12	60	18	2105	12	III	Полезашитн.	Ажурно- продуваемая	5	Суховершинность, много сухостоя, реконструкция, частично раскорчевка

Таблица 1. Продолжение

№ пп	Состав	Гл. порода	Сопутств. порода	Кустарники	Ср. высота	Ср. возраст	Ср. диаметр	Длина ЛП, м	Ширина ЛП, м	Категория состояния	Тип ЛП	Конструкция ЛП	Рядность ЛП	Примечание
29	10Р6	Робиния лжеакация		Жостер слабительный, бузина черная	16	70	30	1580	24	III	Полезно-щитн.	Ажурно-продуваемая	6	Суховершинность, сухостой, реконструкция, частично раскорчевка
30	10Р6	Робиния лжеакация		Свидина кроваво-красная,	14	55	20	210	22	II	Прибалочн.	Плотная	6	Рубки ухода
31	10Р6	Робиния лжеакация		Вишня магалевка, слива колоочая, жостер слабительный, бузина черная, свидина кроваво-красная	14	60	20	2207	40	III	Прибалочн.	Плотная	8	Суховершинность, сухостой, реконструкция, частично раскорчевка, рубки ухода
32	10Р6	Робиния лжеакация		Бузина черная, роза собачья, боярышник вееролистный, бересклет, слива колоочая, вишня магалевка	14	60	20	250	40	III	Прибалочн.	Плотная	9	Много сухостоя, частично раскорчевка, реконструкция, рубки ухода
33	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колоочая, свидина кроваво-красная	8	30	10	309	9	II	Полезно-щитн.	Плотная	3	Рубки ухода
34	10Р6	Робиния лжеакация		Слива колоочая, бузина черная,	12	60	18	763	36	III	Прибалочн.	Плотная	10	Суховершинность, сухостой, реконструкция, частично раскорчевка, рубки ухода
35	10Яв	Ясень высокий		Бузина черная, клен татарский, свидина кроваво-красная, вишня магалевка, слива колоочая	14	70	40	949	60	III	Прибалочн.	Плотная	12	Много сухостоя и валежника, реконструкция
36	4Тч4Яв2Р6	Тополь черный, ясень зеленый	Робиния лжеакация	Свидина кроваво-красная, бузина черная	18	70	40	822	14	III	Придо-рожн.	Ажурно-продуваемая	4	Много сухостоя и валежника, реконструкция
37	9Яв1Дч	Ясень высокий	Дуб черешчатый	Бузина черная, вишня магалевка, алыча растопыренная, боярышник вееролистный, свидина кроваво-красная	14	60	40	478	16	II	Полезно-щитн.	Плотная	4	Рубки ухода
38	10Ти	Тополь итальянский		Алыча растопыренная	16	55	26	2250	6	II	Придо-рожн.	Продуваемая	2	Рубки ухода
39	8Р62Яв	Робиния лжеакация	Ясень высокий	Боярышник вееролистный, вишня магалевка, слива степная	16	60	22	1111	24	III	Полезно-щитн.	Плотная	7	Много сухостоя, суховершинность, реконструкция

Таблица 1. Продолжение

№ пп	Состав	Гл. породы	Сопутств. порода	Кустарники	Ср. высота	Ср. возраст	Ср. диаметр	Длина ЛП, м	Ширина ЛП, м	Категория состояния	Тип ЛП	Конструкция ЛП	Рядность ЛП	Примечание
40	6Дн4Яв	Дуб черешчатый	Ясень высокий	Клен татарский, бузина черная, алыча растопыренная, карагана древовидная	18	60	45	276	24	II	Полезашитн.	Плотная	7	Рубки ухода
41	9Дн1Ао	Дуб черешчатый	Абрикос обыкновенный	Алыча растопыренная	18	55	35	1300	16	III	Полезашитн.	Ажурно-продуваемая	4	Следы пожара, много пробелов, реконструкция, рубки ухода
42	7Тч2Вп1Р6	Тополь черный	Вяз приземистый, робиния лжеакация	Алыча растопыренная, бересклет бородавчатый, свидина кроваво-красная, бузина черная, клен американский, вишня магалевка	18	60	40	1562	50	II	Прибалочн.	Плотная	12	Много валежника, рубки ухода
43	8Р62Вп	Робиния лжеакация	Вяз приземистый	Слива колючая, бузина черная, свидина кроваво-красная	16	60	30	512	30	IV	Полезашитн.	Плотная	6	Суховершинность, много сухостоя и валежника, следы пожара и вырубки, раскорчевка, реконструкция
44	10Р6	Робиния лжеакация		Бузина черная	14	65	45	1714	24	III	Полезашитн.	Ажурно-продуваемая	6	Много поросли робинии, суховершинность, сухостоя, реконструкция
45	8Р62Вп	Робиния лжеакация	Вяз приземистый	Слива колючая, бересклет бородавчатый, свидина кроваво-красная	14	50	40	503	39	II	Прибалочн.	Плотная	9	Рубки ухода
46	10Вп	Вяз приземистый		Слива степная	18	55	26	314	24	II	Полезашитн.	Плотная	4	Много валежника, рубки ухода
47	8Яв2Вп	Ясень высокий	Вяз приземистый	Каркас ложный, вишня магалевка, клен татарский, бузина черная, свидина кроваво-красная, алыча растопыренная	16	55	24	930	24	II	Полезашитн.	Плотная	8	Много валежника, рубки ухода
48	8Яв2Р6	Ясень зеленый	Робиния лжеакация	Бузина черная, шелковица белая, вишня магалевка, клен татарский	16	60	30	1380	18	III	Полезашитн.	Плотная	4	Много валежника и сухостоя, суховершинность, реконструкция
49	10Р6	Робиния лжеакация		Вишня магалевка	12	55	18	162	14	II	Придорожн.	Ажурно-продуваемая	4	Рубки ухода

Таблица 1. Окончание

№ пп	Состав	Гл. порода	Сопутств. порода	Кустарники	Ср. высота	Ср. возраст	Ср. диаметр	Длина ЛП, м	Ширина ЛП, м	Категория состояния	Тип ЛП	Конструкция ЛП	Рядность ЛП	Примечание
50	9Р61Яв	Робиния лжеакация	Ясень высокий		14	75	50	585	27	III	Полезащитн.	Продуваемая	8	Много сухостоя, сохvoerшинность, пробелы в ЛП, реконструкция
51	6Вм2вп1Дч1Яв	Вяз малый	Вяз приземистый, дуб черешчатый, ясень высокий	Каратана древовидная, жимолость татарская, роза собачья	10	60	18	1100	42	III	Прибалочн.	Плотная	12	Много валежника и сухостоя, сохvoerшинность, реконструкция
52	6Яв2Вм1Вп1Го	Ясень высокий	Вяз малый, вяз приземистый, груша обыкновенная	Жимолость татарская, боярышник вееролистный	10	60	20	1022	18	III	Полезащитн.	Ажурно-продуваемая	6	Много валежника и сухостоя, реконструкция
53	5Яв4Вп1Го	Ясень высокий, вяз приземистый	Груша обыкновенная	Жостер слабительныйпп, роза собачья, слива степная, яблоня лесная, боярышник вееролистный	10	60	18	1890	27	II	Прибалочн.	Плотная	8	Много валежника, рубки ухода
54	8Вп2Р6	Вяз приземистый	Робиния лжеакация	Роза собачья, слива степная	12	55	16	807	16	II	Полезащитн.	Плотная	5	Рубки ухода
55	9Р61Яв	Робиния лжеакация	Ясень высокий	Дереза обыкновенная	12	55	16	935	18	II	Полезащитн.	Ажурно-продуваемая	5	Рубки ухода
56	8Р62Яв	Робиния лжеакация	Ясень высокий	Боярышник вееролистный, бересклет европейский	12	55	18	1934	16	II	Полезащитн.	Ажурно-продуваемая	5	Рубки ухода
57	8Р62Яв	Робиния лжеакация	Ясень зеленый	Слива колючая, клен татарский, вишня маглабка, боярышник вееролистный	14	55	20	804	39	II	Прибалочн.	Плотная	9	Рубки ухода
58	10Р6	Робиния лжеакация			14	60	18	630	9	III	Придожн.	Продуваемая	3	Сухvoerшинность, много сухостоя, реконструкция
59	10Р6	Робиния лжеакация			12	60	18	1343	9	III	Придожн.	Продуваемая	3	Сухvoerшинность, много сухостоя, реконструкция
60	7Р62Вм1Яв	Робиния лжеакация	Вяз малый, ясень высокий	Боярышник вееролистный, слива колючая	12	60	20	1750	16	II	Полезащитн.	Плотная	5	Сухvoerшинность, рубки ухода
61	10Р6	Робиния лжеакация			12	60	18	456	9	IV	Полезащитн.	Ажурно-продуваемая	3	Практически вырублена, сухостой, реконструкция, восстановление
62	10Р6	Робиния лжеакация			12	60	18	3054	12	III	Полезащитн.	Продуваемая	4	Сухvoerшинность, рубки ухода

Примечание. * — уборка мусора необходима во всех лесополосах района.

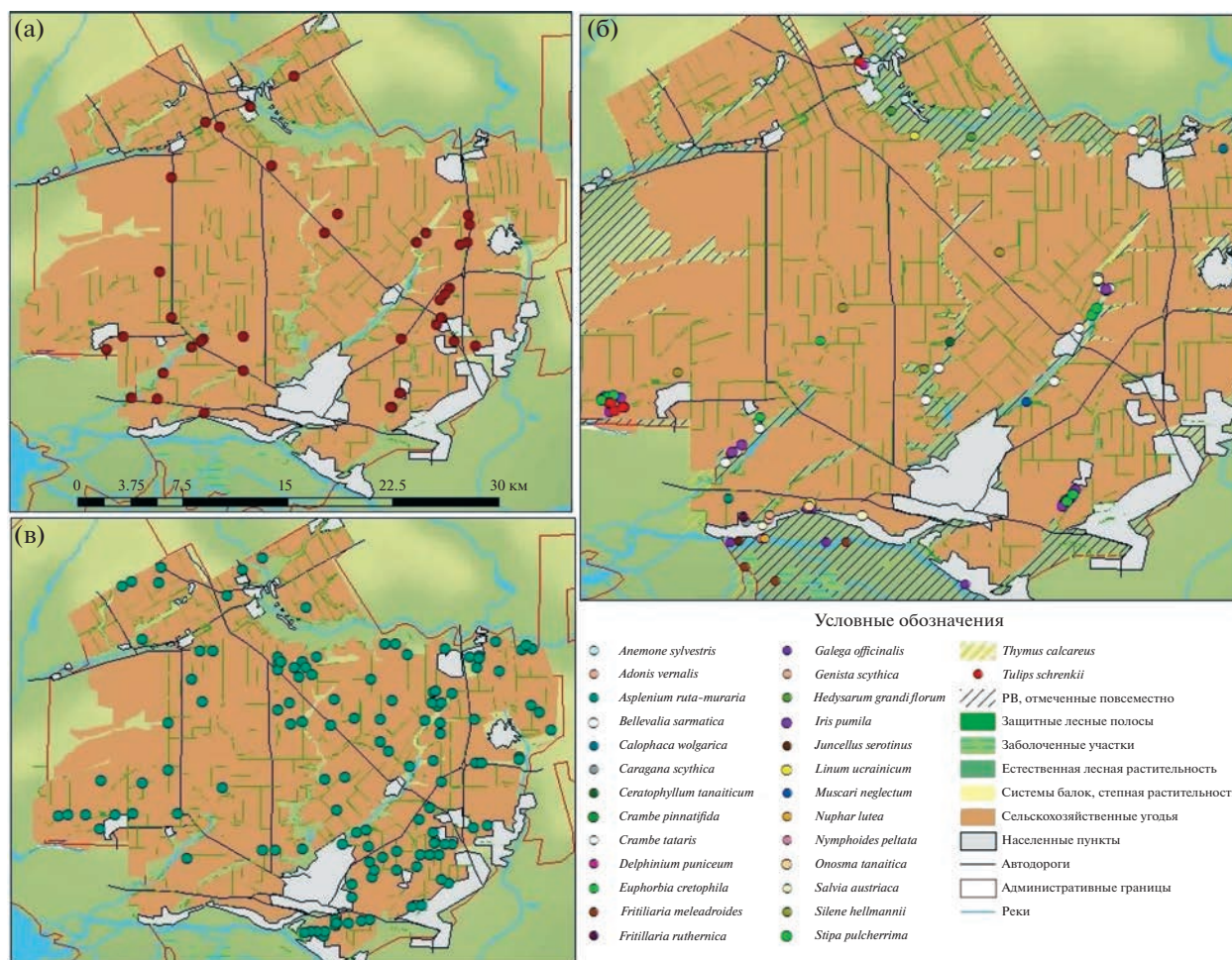


Рис. 2. Район исследований: (а) — точки проведения полных геоботанических описаний; (б) — местонахождения редких видов растений; (в) — участки защитных лесополос, требующие восстановления.

нения были утверждены следующие породы: главные — дуб, гледичия, ясень, акация белая (робиния лжеакация (*Robinia pseudoacacia* L.)); сопутствующие — клен остролистный (*Acer platanoides* L.) и полевой (*Acer campestre* L.), липа, абрикос, груша, яблоня; кустарниковые — смородина золотистая (*Ribes aureum* Pursh.), скумпия, бирючина.

На настоящее время данный набор пород актуален: ведущей породой для всех ЗЛН является робиния лжеакация, что характерно и для других южных районов области (Доманина, 2019; Макарова и др., 2020). На втором месте по встречаемости виды ясеня: ясень высокий (*Fraxinus excelsior* L.), ясень зеленый (*F. pennsylvanica* Marshall), затем вяза: вяз малый (*Ulmus minor* Mill.) и вяз приземистый (*U. pumila* L.). Виды тополя характерны для придорожных лесополос. Редко в качестве ведущих пород отмечены дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), гледичия трехколючковая (*Gleditsia triacanthos* L.), абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris* Lam.) (рис. 4в). Сопутствующие породы представлены видами: клена (клен полевой, клен

американский (*Acer negundo* L.), клен татарский (*A. tataricum* L.), вяза (вяз малый, вяз приземистый), яблони (яблоня лесная (*Malus sylvestris* Mill.), яблоня домашняя (*M. domestica* (Suckow) Borkh.)), а также грушей обыкновенной (*Pyrus communis* L.) и шелковицей белой (*Morus alba* L.) и соответствуют таковым в соседних Неклиновском и Матвеево-Курганском районах Ростовской области (Доманина, 2019). Указанная в плане преобразования липа не отмечена в лесополосах Мясикинского района, а дуб встречен только в 5 насаждениях. Разнообразен состав кустарникового яруса, что связано с выбором культур для привлечения птиц в лесополосы для борьбы с вредными насекомыми: карагана кустарниковая (*Caragana frutex* (L.) K. Koch), вишня магалебка (*Padellus mahaleb* (L.) Vassilcz.), скумпия кожевенная (*Cotinus coggygria* Scop.), боярышник вееролистный (*Crataegus rhipidophylla* Grand.), лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia* L.), бересклет (*Euonymus* sp.), бирючина обыкновенная (*Ligustrum vulgare* L.), жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.), слива колючая (*Prunus spinosa* L.), жостер



Рис. 3. Лесополосы Мясликовского района.

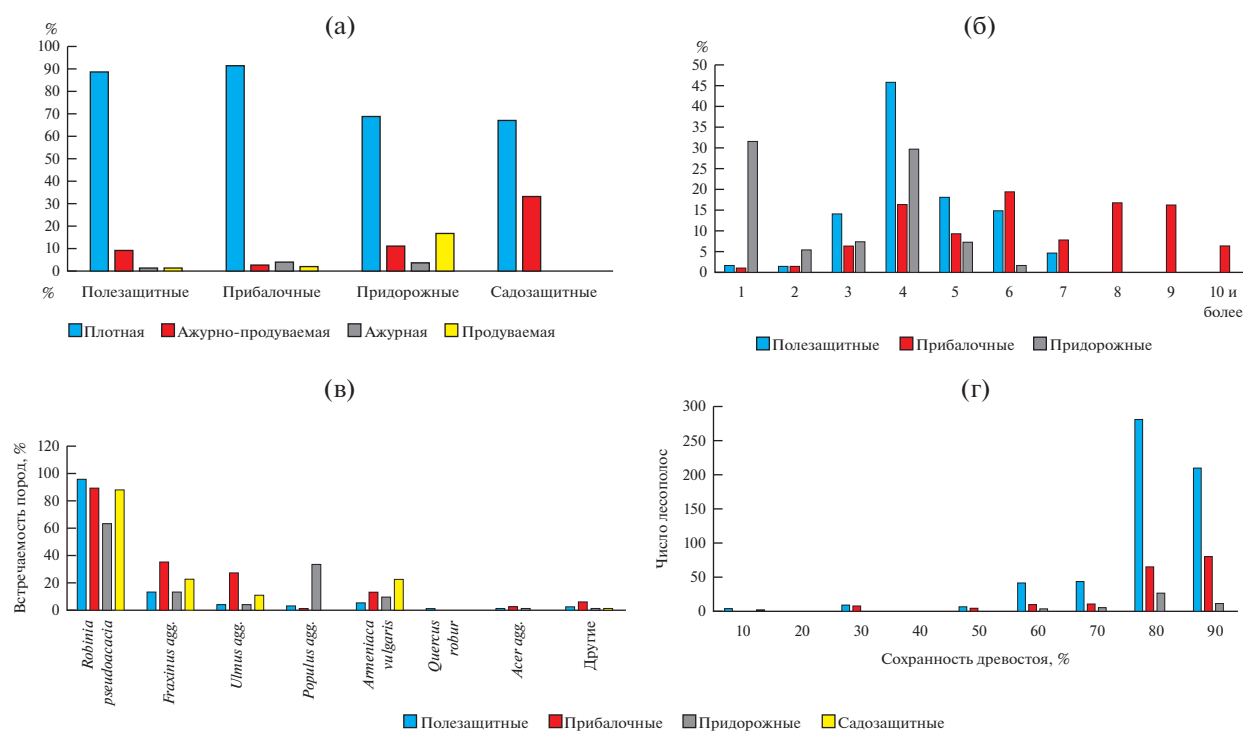


Рис. 4. Показатели лесополос Мясликовского района: (а) – конструкции ЗЛН; (б) – количество рядов в ЗЛН; (в) – состав лесобразующих пород ЗЛН; (г) – сохранность древостоя ЗЛН.

слабительный (*Rhamnus cathartica* L.), роза майская (*Rosa majalis* Herrm.), роза собачья (*R. canina* L.), бузина черная (*Sambucus nigra* L.).

В Ростовской области площадь спелых и перестойных насаждений (среди ЗЛН) превышает 35,4 тыс. га⁻¹ (27% от всех ЗЛН) (Государственный Лесной Реестр ..., 2014). Спустя почти 10 лет процент защитных насаждений (для Мясниковского района) старше 55 лет — 39%. Возраста 50 лет достигли все насаждения робинии лжеакация и видов ясеня, отмечены отдельные деревья вяза, тополя, ясеня, дуба, которые старше 70–80 лет. Высота ведущих пород ЗЛН колеблется от 11 до 14 м, а деревья тополя в придорожных ЗЛН достигают 20 м. Средний диаметр главных пород — 25–30 см (отмечены единичные деревья диаметром до 100 см). Во многих случаях насаждения, где главной породой является робиния старше 55 лет, нуждаются в реконструкции и восстановлении. Причина тому — суховершинность и усыхание деревьев робинии, разрастание поросли, изменение конструкции лесополосы. Исследования, проведенные в Аксайском, Неклиновском и Матвеево-Курганском районах Ростовской области (Власов, Балакай, 2018; Доманина, 2019; Макарова и др., 2020), также свидетельствуют о достижении спелого и перестойного возраста насаждений, об усыхании робинии, тенденции к изреженности крон.

Геоботанические исследования позволили провести классификацию растительности лесополос. Ранее в Ростовской области подобные работы не проводились. В результате был составлен продромус ЗЛН Мясниковского района. Все описанные сообщества отнесены к классу *Robinietaea*, который объединяет городскую спонтанную древесную растительность и сообщества искусственных древесных лесонасаждений. Класс включает один порядок *Chelidonio–Robinietalia* Jurko ex Nadač et Sofron 1980. Установленные ассоциации отнесены к союзу *Chelidonio–Robinietum* Jurko 1963. Из них (всего 6) выделены 3 новые, положение которых в системе классификации искусственных лесонасаждений является вопросом дальнейших исследований (табл. 2).

Ассоциация *Elytrigia repentis–Robinietum pseudoacaciae* Smetana 2002 — сообщества ассоциации широко распространены в районе исследования и в Ростовской области, чаще характерны для полевых защитных лесополос. Доминантом в древесном ярусе выступает робиния лжеакация, в травяном — пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.)).

Доминирование пырея ползучего в травяном ярусе ЗЛН характерно для полевых защитных лесных полос, которые характеризуются слабым развитием кустарникового яруса и обедненным флористическим составом. В работе Макаровой и др. (2020) отмечено, что пырей ползучий является

преобладающим видом в травяном покрове. Оттого распространение сообществ ассоциации вероятно на территории всей области. Также эти сообщества описаны в пределах Брянской, Воронежской и Курской (Булохов, Харин, 2008; Арепьева, 2015; Полуянов, 2019; Стародубцева, 2020) областей.

Ассоциация *Chelidonio majoris–Robinietum pseudoacaciae* Jurko 1963 — сообщества ассоциации встречаются реже предыдущей, однако также широко распространены в области, характерны для полевых защитных и прибалочных лесополос. Доминантом в древесном ярусе выступает робиния лжеакация, в травяном — чистотел большой (*Chelidonium majus* L.). Сообщества ассоциации характерны для Центральной Европы (Vítková, Kolbek, 2010; Vítková et al., 2017).

Ассоциация *Ceraso mahaleb–Robinietum pseudoacaciae* Smetana 2002 — сообщества ассоциации распространены в южных районах области, характерны для полевых защитных и прибалочных лесополос, чаще — для последних. Доминантом в первом древесном ярусе выступает робиния лжеакация, в кустарниковом — вишня магалебка (магалебка обыкновенная). Согласно данным (Smetana, 2002), сообщества ассоциации распространены в приграничных с западом территориях.

Ассоциация *Ceraso mahaleb–Fraxino excelsioris* ass. nov. hoc loco. — сообщества ассоциации распространены в южных районах Ростовской области, характерны для прибалочных лесополос. Доминантом в первом древесном ярусе выступает ясень высокий (либо ясень зеленый), в кустарниковом — вишня магалебка (магалебка обыкновенная). Вишня магалебка была использована в ЗЛН Ставропольского и Краснодарского края для привлечения птиц, вероятно, сообщества данной ассоциации будут отмечены и в этих регионах.

Ассоциация *Elytrigia repentis–Ulmum minoris* ass. nov. hoc loco. — сообщества ассоциации объединяют прибалочные лесополосы на границе с сельскохозяйственными полями центральных и южных районов Ростовской области. Доминантом в древесном ярусе выступает вяз малый, в травяном — пырей ползучий. Широкое распространение вяза малого на территории южных регионов страны позволяет предположить нахождение сообществ данной ассоциации на юге европейской части страны.

Ассоциация *Elytrigia repentis–Fraxino excelsioris* ass. nov. hoc loco. — сообщества ассоциации характерны для придорожных и полевых защитных ЗЛН, которые созданы в окрестностях крупных городов с использованием пород естественной флоры региона. Доминантом в древесном ярусе выступает ясень высокий, в травяном — пырей ползучий. В сообществах ГЗЛН Волгоградской, Воронежской и Ростовской областей могут быть

Таблица 2. Сокращенная синоптическая таблица растительности ЗЛН Мясниковского района класса *Robinietaea*

ОПП, %	Ярус						
древесный ярус		15–90	30–90	60–90	60–95	50–70	15–70
кустарниковый		1–80	0–80	15–50	20–80	5–80	5–15
травяной		5–90	10–80	5–20	5–60	5–60	5–15
Ср. число видов		15	16	14	18	19	14
Ср. высота древостоя		12	14	13	16	14	16
Число описаний		26	8	6	6	6	8
Номер синтаксона		1	2	3	4	5	6
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	a	V	V	V	+	.	+
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	b	III	V	IV	II	.	+
Диагностические виды (Д. в.) ассоциации <i>Elytrigio repentis–Robinetum pseudoacaciae</i>							
<i>Elytrigia repens</i> L.	d	V	V	II	II	V	V
<i>Anisantha tectorum</i> L.	d	I	.	.	.	.	.
Д. в. ассоциации <i>Chelidonio–Robinetum pseudoacaciae</i>							
<i>Chelidonium majus</i> L.	d	I	V	+	II	.	II
Д. в. ассоциации <i>Ceraso mahaleb–Robinetum pseudoacaciae</i>							
<i>Cerasus mahaleb</i> L.	c	I	+	V	V	II	.
Д. в. ассоциации <i>Ceraso mahaleb–Fraxino excelsioris</i>							
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	a	I	+	+	V	II	V
<i>Sambucus nigra</i> L.	c	II	III	III	V		II
<i>Acer tataricum</i> L.	c	+	II	+	V	+	II
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	ju	I	II		IV	II	III
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	b	I	III	+	III		II
Д. в. ассоциации <i>Elytrigio repentis–Ulmetum</i>							
<i>Ulmus minor</i> Mill.	a	I	+	.	.	V	.
<i>Ulmus minor</i>	b	I	.	.	.	V	+
Д. в. класса <i>Robinietaea</i>							
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	b	II	.	.	II	.	+
<i>Morus alba</i> L.	b	I			II		
<i>Acer negundo</i> L.	b	+	II	II	II	III	II
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	d	I	.	II	.	.	
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	c	+	.	.	.	.	+
<i>Populus italica</i> (Du Roi) Moench	a	+	.	.	+	+	.
Д. в. класса <i>Stellarietatea mediae</i>							
<i>Cannabis ruderalis</i> Janisch.	d	III	III	IV	IV	.	II
<i>Atriplex tatarica</i> L.	d	II	+	.	.	.	
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	d	I	II	+	+	.	II
<i>Atriplex patula</i> L.	d	+	II	II	.	.	.
Д. в. класса <i>Artemisietatea vulgaris</i>							
<i>Artemisia absinthium</i> L.	d	I	+	II	.	.	.
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	d	I	.	II		+	II
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	d	I	+	+	+	+	+
<i>Cichorium intybus</i> L.	d	+	II	.	.	+	.
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	d	+	II	+	.	.	+

Таблица 2. Окончание

ОПП, %	Ярус						
древесный ярус		15–90	30–90	60–90	60–95	50–70	15–70
кустарниковый		1–80	0–80	15–50	20–80	5–80	5–15
травяной		5–90	10–80	5–20	5–60	5–60	5–15
Ср. число видов		15	16	14	18	19	14
Ср. высота древостоя		12	14	13	16	14	16
Число описаний		26	8	6	6	6	8
Номер синтаксона		1	2	3	4	5	6
<i>Arctium lappa</i> L.	d	.	.	.	+	.	+
<i>Artemisia armeniaca</i>	d	I	.	.	+	.	+
Д. в. класса <i>Galio-Urticetea</i>							
<i>Galium aparine</i> L.	d	IV	II	III	.	V	II
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	d	II	II	.	.	II	+
<i>Geum urbanum</i> L.	d	I	IV	V	V	+	III
<i>Urtica dioica</i> L.	d	.	.	.	+	.	+
Д. в. класса <i>Festuco-Brometea</i>							
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	d	II	+	.	.	III	+
<i>Consolida regalis</i> Gray	d	II	.	.	.	II	.
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	d	I	.	.	.	II	+
<i>Lactuca tatarica</i> L.	d	I	.	.	.	II	.
Д. в. класса <i>Rhamno-Prunetea</i>							
<i>Prunus spinosa</i> L.	c	II	IV	.	+	+	II
<i>Swida sanguinea</i> L.	c	I	II	III	.	.	II
<i>Rhamnus catharticus</i> L.	c	I	+	+	+	.	II
<i>Crataegus curvisepala</i> Gray	c	I	II	+	II	II	+
<i>Rosa canina</i> L.	c	I	.	+	+	II	.
<i>Lonicera tatarica</i> L.	c	I	.	.	.	II	.
<i>Glechoma hederacea</i> L.	d	+	+	III	.	III	II
<i>Pyrus communis</i> L.	b	+	.	+	+	II	II
<i>Lamium maculatum</i> L.	d	.	III	III	.	.	+
<i>Ulmus pumila</i> L.	a	.	.	II	.	II	.
Прочие виды							
<i>Sonchus arvensis</i> L.	d	II	II	II	.	+	II
<i>Fallopia convolvulus</i> L.	d	II	.	+	+	+	.
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	d	I	+	.	II	+	.
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	d	I	+	.	.	+	.
<i>Anthriscus sylvestris</i> L.	d	I	.	.	+	.	II
<i>Quercus robur</i> L.	ju	+	II	.	IV	.	III
<i>Ulmus pumila</i> L.	b	+	.	II	+	.	.

Примечание. 6 синтаксон — ассоциация *Elytrigio repentis*–*Fraxino excelsioris*. Обозначения ярусов и подъярусов: а — первый подъярус древостоя, б — второй подъярус, с — кустарниковый ярус, подлесок, d — травяной ярус, ju — всходы древесных видов. Постоянство — приведено по пятибалльной шкале: + — вид присутствует, менее чем в 1% описаний, I — 2–20%, II — 21–40%, III — 41–60%, IV — 61–80%, V — в более 80% описаний.

отмечены сообщества ассоциации ввиду схожего состава древостоя (Засоба и др., 2016).

В настоящее время классификация растительности является приоритетным направлением с целью не только полного флористического обследования, но и выявления географических и экологических особенностей сообществ, тем более искусственно созданных, служит базой данных для дальнейшего прогноза состояния агроисстем (Плугатарь и др., 2020).

Во время обследования ЗЛН было отмечено более 30 новых местонахождений 8 редких видов растений, занесенных в Красную книгу Ростовской области (2014): ириса карликового (*Iris pumila* L.), бельвалии сарматской (*Bellevia sarmatica* (Pall. ex Misch.) Woronow), тюльпана Шренка (*Tulipa schrenkii* Roth), катрана перистого (*Crambe pinnatifida* R. Br.), льна украинского (*Linum ucrainicum* (Griseb. ex Planch) Czern.), оносмы донской (*Onosma tanaitica* Klokov), ковыля красивейшего (*Stipa pulcherrima* K. Koch), шалфея австрийского (*Salvia austriaca* Jacq.) (рис. 26) и подтверждены старые.

Состояние полевых лесополос Мясниковского района можно оценить как удовлетворительное. Было отмечено более 80 участков с полным отсутствием древостоя на протяжении от 2 до 10 м (рис. 2в), 25 лесополос с нарушенным древостоем на 60–70%, 15 лесополос с сохранностью 50%, с сохранностью до 80% – 122 лесополосы, остальные – с сохранностью свыше 80% (рис. 4г). Похожие цифры приводятся исследователями других районов области (Власов, Балаклай, 2018; Макарова и др., 2020; Турчин и др., 2021а) и других регионов (Дудник, Ярыгин, 2010). Функции, выполняемые ими, нарушены, изменены первоначальные состав и структура сообществ, что подтверждается исследованиями в других районах Донского края (Власов, Балаклай, 2018; Макарова и др., 2020). Нарушение функций может повлиять, например, на распределение снега зимой. Весной это приводит к тому, что одни участки поля достаточно обеспечены влагой, другие нет (Балакай и др., 2016). Время посева из-за переувлажненных участков может сдвинуться. Мелиоративная эффективность таких насаждений резко снижается.

Одной из проблем всех защитных насаждений региона является загрязнение бытовыми и промышленными отходами, повреждение пожарами, самовольными рубками. Подобная ситуация по ЗЛН наблюдается и в других регионах страны (Вараксин, Вайс, 2016; Сауткина и др., 2018; Сергеева, 2018; Чеплянский и др., 2020; Турчин и др., 2021б). Все, без исключения, насаждения Мясниковского района засорены различного вида мусором. Более 13% повреждены пожарами и 16% самовольными вырубками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Меры по оптимизации состояния ЗЛН должны включать правильно выбранную технологию создания ЗЛН, использовать рекомендованный ассортимент деревьев и кустарников для полевых лесоразведения в степной зоне с учетом почвенных и климатических особенностей (Ивонин, 1995; Ивонин, Пеньковский, 2003). Известно (Танюкевич, Ивонин, 2012), что в Ростовской области лесополосы, в которых главными породами выступают дуб, ясень или робиния, более продуктивны, нежели с вязом или гледичией. В Мясниковском районе отмечено, что лесополосы II класса состояния обычно сложные по составу: у главной породы есть сопутствующая и используются несколько видов кустарников. Монодоминантные насаждения чаще отмечены с суховершинностью и сухостоем, в них много сорных видов. Чем больше флористическое разнообразие сообществ, тем оно устойчивее и долговечнее. Отмеченные в районе исследования лесополосы, в которых главной породой выступал дуб черешчатый, находятся в хорошем состоянии, деревья дуба возрастом до 65 лет расположены в три ряда, междурядья неравномерно засажены свидиной, отмечен одиночный подрост дуба. Мы рекомендуем увеличить число ЗЛН с дубом черешчатым в качестве главной породы: они являются более долговечными и устойчивыми. Работы по опытным посадочным материалам (Ерусалимский, Турчин, 2016; Сауткина и др., 2018; Чукарина и др., 2020; Чукарина и др., 2021) показывают возможность эффективного лесовосстановления с использованием культур вяза приземистого, дуба черешчатого, ясеня ланцетолистного. Несмотря на эффективность и скорость роста насаждений с робинией лжеакацией, можно снизить их площадь: многие достигли перестойного возраста, робиния чаще остальных пород отмечена с суховершинностью, сухостоем, сообщества подвержены внедрению сорных видов.

С целью создания устойчивости, эффективно и сохранности конструкции ЗЛН необходимо проводить рубки ухода и санитарные рубки. На некоторых участках района можно провести возобновительные рубки, там основные породы достигли третьего возрастного периода (Кудряшев и др., 1985) и имеется значительное количество поросли главной породы (робинии, тополя). В настоящее время необходимо освободить ЗЛН района от мусора, вести контроль за выжиганием стерни на полях и степных склонах, проводить разъяснительную работу среди населения, устраивать лекции по значению, сохранению и восстановлению лесополос.

Согласно нормативному количеству защитных лесных полос по отношению к площади пашни в степных районах (4%) с учетом ветровой эро-

зии (Балаклаи и др., 2016; Петрова, Хохлова, 2020) для защиты сельскохозяйственных угодий Мясниковского района необходимо создать дополнительно более 1000 га защитных лесных насаждений.

Оценка состояния настоящих ЗЛН и их восстановление являются реальной потребностью повышения эффективности ведения сельского хозяйства, охраны лесов в регионах. Восстановление лесных полос — это не только содействие в аграрном секторе, но и помощь в решении социальных проблем населения. Реконструкции ЗЛН должны проводиться с учетом опыта прошлых лет, на современном уровне — с использованием новой техники и методов конструирования защитных насаждений, с применением, возможно, иного посадочного материала, использованием возможностей ДЗЗ, которые позволяют значительно удешевить и ускорить процесс инвентаризации (Кулик, Кошелев, 2017; Ковязин и др., 2020).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во Московского университета, 1956. 126 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
- Арепьева Л.А. Синантропная растительность города Курска. Курск: Курский гос. ун-т, 2015. 203 с.
- Балакай Н.И., Балакай Г.Т., Полуэктов Е.В. Особенности стока талых вод с рыхлой и уплотненной пашни на черноземах обыкновенных в условиях Ростовской области // Научный журн. Российского НИИ проблем мелиорации. 2016. № 3 (23). С. 66–82. Электронный ресурс. Режим доступа: http://rosniipm-sm.ru/dl_files/udb_files/udb13-rec429-field6.pdf
- Безуголова О.С., Назаренко О.Г., Ильинская И.Н. Динамика деградации земель в Ростовской области // Аридные экосистемы. 2020. Т. 26. № 2 (83). С. 10–15.
- Белицкая М.Н., Грибуст И.Р. Оптимизация фитосанитарного состояния лесомелиоративных комплексов // Вестник аграрной науки Дона. 2016. № 2 (34). С. 42–49.
- Булохов А.Д., Харин А.В. Растительный покров города Брянска и его пригородной зоны. Брянск, 2008. 310 с.
- Вараксин Г.С., Вайс А.А. Тенденции состояния полевых защитных лесных полос Южной Сибири // Сибирский лесной журн. 2016. № 4. С. 86–97. <https://doi.org/10.15372/SJFS20160409>
- Власов М.В., Балакай Г.Т. Текущая оценка и прогноз состояния защитных лесных насаждений в южных регионах Ростовской области // Пути повышения эффективности орошаемого земледелия. 2018. № 4 (72). С. 53–58.
- Войцеховский М.Б. Государственная лесополоса // Независимая газета. 2008. С. 11–26.
- Государственный лесной реестр 2013 (по состоянию на 01.01.2014 г.). М.: Рослесхоз, 2014. 690 с.
- Доманина О.И. Влияние ландшафтных пожаров на продуктивность и мелиоративную роль полевых защитных насаждений степного Придонья: автореф. дис. ... канд. сельскохоз. наук: 06.03.03. Новочеркасск, 2019. 143 с.
- Дудник Н.И., Ярыгин М.М. Конструкция и структура защитных лесополос и способы их посадки на территории Тамбовской области // Вестник ТГУ. 2010. Т. 15. Вып. 1. С. 181–184.
- Замолотчиков Д.Г., Грабовский В.И., Каганов В.В. Эко-системные услуги и пространственное распределение защитных лесов Российской Федерации // Лесоведение. 2021. № 6. С. 581–592.
- Засоба В.В., Чеплянский И.Я., Поповичев В.В. Семидесятилетний опыт создания государственных защитных лесных полос в степной зоне России // Живые и биокосные системы. 2016. № 27.
- Информационный сборник “Сталинский план преобразования природы”. Режим доступа: <http://www.eco-blagodat.ru/zakon/7.%20%D1%F2%E0%EB%E8%ED%F1%EA%E8%E9%20%EF%EB%E0%ED%20%EF%F0%E5%EE%E1%F0%E0%E7%EE%E2%E0%ED%E8%FF%20%EF%F0%E8%F0%EE%E4%FB.pdf> (дата обращения: 29.06.2022).
- Ивонин В.М. Экологическое обоснование земельных улучшений. Новочеркасск, 1995. 196 с.
- Ивонин В.М., Пеньковский Н.Д. Лесомелиорация ландшафтов. Ростов-на-Дону, 2003. 152 с.
- Ерусалимский В.И., Турчин Т.Я. Результаты выращивания культур дуба черешчатого в степной зоне // Лесоведение. 2016. № 6. С. 426–437.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. С. 10–20.
- Ковязин В.Ф., Виноградов К.П., Киценко А.А., Васильева Е.А. Воздушное лазерное сканирование для уточнения таксационных характеристик древостоев // Известия вузов. Лесной журн. 2020. № 6. С. 42–54. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-6-42-54>
- Красная книга Ростовской области. Т. 2. Растения и грибы. Ростов-на-Дону: Минприроды Ростовской области, 2014. 344 с.
- Кудряшев П.В., Ерусалимский В.И., Князева Л.А. Ведение хозяйства в государственных лесных полосах. М.: Агропромиздат, 1985. 79 с.
- Кулик К.Н., Кошелев А.В. Методическая основа агролесомелиоративной оценки защитных лесных насаждений по данным дистанционного мониторинга // Природопользование. 2017. № 3. С. 107–114.
- Макарова Н.М. Оптимизация лесомелиоративных комплексов сельских территорий на юге России // Эколого-мелиоративные аспекты рационального природопользования: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград: Волгоградский ГАУ, 2017. С. 195–201.
- Макарова Н.М., Литвиненко Е.В. Динамика вредных организмов в полевых защитных фитоценозах, пройденных пожаром // Проблемы и перспективы развития лесомелиораций и лесного хозяйства в Южном федеральном округе: Мат-лы Междунар. научно-практ. конф., посвященной 90-летию высшего лесного образования на Дону. Новочеркасск: НГМА, 2010. С. 254–257.
- Макарова Н.М., Литвиненко Е.В. Состояние лесных мелиораций на землях сельскохозяйственного назначения в Ростовской области // Пути повышения эффективности орошаемого земледелия. 2014. № 56. Ч. 2. С. 18–21.
- Манаенков А.С., Корнеева Е.А. Затратность мероприятий по лесной мелиорации пахотных земель на юге России, подверженных ветровой и водной эрозии // Региональная экономика. Юг России. 2015. № 2 (8). С. 69–76.

- Макарова Н.М., Балакай Г.Т., Макаров А.В. Оценка состояния полевых защитных лесных насаждений на мелиорированных землях юга России // Природообустройство. 2020. № 1. С. 20–27.
<https://doi.org/10.26897/1997-6011/2020-1-20-27>
- Областной закон Ростовской области от 21.06.2021 № 490-ЗС “О сохранении и развитии мелиоративных защитных лесных насаждений на землях сельскохозяйственного назначения”: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/6100202106230005>
- Петрова Л.А., Хохлова А.Н. Стратегия развития защитного лесоразведения в Российской Федерации на период до 2020 года // НТС Федерального агентства лесного хозяйства 2012]. URL: <https://forestforum.ru> (свободный доступ).
- Плугатарь Ю.В., Ермаков Н.Б., Крестов П.В., Матвеева Н.В., Мартыненко В.Б., Голуб В.Б., Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Аненхонов О.А., Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Чепинова В.В., Синельникова Н.В., Морозова О.В., Белоновская Е.А., Тишков А.А., Черненко Т.В., Кривобоков Л.В., Телятников М.Ю., Лапина Е.Д., Онопченко В.Г., Королева Н.Е., Черосов М.М., Семенников Ю.А., Абрамова Л.М., Лысенко Т.М., Полякова М.А. Концепция классификации растительности России как отражение современных задач фитоценологии // Растительность России. 2020. № 38. С. 3–12.
- Полуэктов Е.В., Балакай Г.Т. Влияние защитных лесных полос на урожайность сельскохозяйственных культур // Экологические проблемы развития агроландшафтов и способы повышения их продуктивности: Мат-лы Междунар. науч. экологической конф. Краснодар: КубГАУ, 2018. С. 504–507.
- Полуянов А.В. Синтаксономия лесных сообществ отвалов Михайловского горно-обогатительного комбината (Курская область) // Разнообразие растительного мира. 2019. № 2 (2). С. 38–44.
- Ростовский Росреестр о составе категорий земель земельного фонда Ростовской области: <https://rosreestr.gov.ru/upload/to/rostovskaya-oblast> (дата обращения: 10.08.2022).
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации (утв. Приказом Рослесхоза от 18.05.1992 № 90) (ред. от 20.01.1995) (Зарегистрировано в Минюсте РФ 14.09.1992 № 58) <https://legalacts.ru/doc/sanitarnye-pravila-v-lesakh-rossiiskoi-federatsii-utv/>
- Сауткина М.Ю., Кузнецова Н.Ф., Туякин В.Д. Современное состояние полевых защитных лесных полос с преобладанием дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Каменной Степи // Лесхоз. информ.: электрон. сетевой журн. 2018. № 1. С. 78–89. URL: <http://lhi.vniilm.ru/>
- Сергеева М.А. Лесные пологие: современное состояние и правовые основы функционирования и управления на примере республики Адыгея // Устойчивое лесопользование. 2018. № 4 (56). С. 21–27.
- Сочава Б.В. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 167–173.
- Стародубцева Е.А. Ценоотическая роль *Robinia pseudoacacia* L. в растительных сообществах Воронежского заповедника // Разнообразие растительного мира. 2020. № 2 (5). С. 14–28.
- Сутягин С.С. Лесное законодательство в дореволюционной России: историческая преемственность и эволюция // Юридическая техника. 2011. № 5. С. 458–462.
- Технические указания по проведению единовременной инвентаризации защитных лесных насаждений, созданных на землях сельскохозяйственных предприятий. М.: МСХ РФ, 1989. 124 с.
- СССР. Европейская часть. Карта (схема) размещения государственных лесных защитных полос и полевых защитных лесонасаждений [Карты]. Орел: Орловская правда, 1949. 1 к.: цв.
- Танюкевич В.В., Ивонин В.М. Особенности хода роста основных пород лесных полос в Ростовской области // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. 2012. № 2 (85). С. 27–31.
- Турчин Т.Я., Танюкевич В.В., Баканов И.А. Оценка качества и санитарного состояния культур ГЗЛП Воронеж – Ростов-на-Дону в условиях Ростовской области // Известия НВ АУК. 2021а. № 3 (63). С. 104–115.
<https://doi.org/10.32786/2071-9485-2021-03-10>
- Турчин Т.Я., Чеплянский И.Я., Ермолова А.С., Баканов И.А. Современное состояние насаждений государственной защитной лесной полосы “Воронеж–Ростов-на-Дону” в связи с типом культур и почвенными условиями // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2021б. № 3 (51). С. 41–58.
<https://doi.org/10.25686/2306-2827.2021.3.41>
- Хрусталева Ю.П., Смагина Т.А., Меринов Ю.Н., Кизицкий М.И., Кутилин В.С., Житников В.Г. Природа, хозяйство и экология Ростовской области. Ростов-на-Дону: Батайское книж. изд-во, 2002. 445 с.
- Чеплянский И.Я., Турчин Т.Я., Ермолова А.С. Дистанционный мониторинг государственных защитных лесных полос степной зоны европейской части России // Изв. вузов. Лесной журн. 2020. № 3. С. 44–59.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-3-44-59>
- Чукарина А.В., Чеплянский И.Я., Лобанова Е.Н. Эффективность закладки культур вяза приземистого опытным посадочным материалом в условиях степи // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2021. № 60. С. 169–173.
- Чукарина А.В., Чеплянский И.Я., Лобанова Е.Н., Проказин Н.Е. Перспективы выращивания посадочного материала ясеня ланцетного в условиях степного Придонья // Лесхоз. информ.: электронный сетевой журн. 2020. № 2. С. 25–33. URL: <http://lhi.vniilm.ru/>
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2020.2.02>
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde // 3 Aufl. Wien; N.Y.: Springer-Verlag, 1964. 865 p.
- Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Users guide. IBN-DLO, University of Lancaster, Lancaster. 1996, 59 p.
<https://www.kosmosnimki.ru/>, (дата обращения апрель–август 2021).
- Smetana M.G. Syntaxonomy of steppe and ruderal vegetation of Kryvyi Rih. Kryvyi Rih: Publishing house “IVI”, 2002. 132 p.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernandez-Gonzalez F., Bultmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edi-

tion. // Applied Vegetation Science. № 24(1):e12491. 2021. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>

Tichy L. JUICE, software for vegetation classification. J. Vegetation Science. 2002. № 13. P. 451–453.

Vítková M., Kolbek J. Vegetation classification and synecology of Bohemian *Robinia pseudoacacia* stands in a Central Eu-

ropean context // Phytocoenologia. 2010. № 40. P. 205–241. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0425>

Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe // Forest Ecology and Management. 2017. № 384. P. 287–302.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.057>

Syntaxonomical Diversity and Overall Condition of Protective Forest Plantations in the Myasnikovsky District of the Rostov Region

T. A. Sokolova*

Southern Scientific Centre of the RAS, Chekhova ave, 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia

*E-mail: sta1562@yandex.ru

Studying the current state of protective forest plantations (PFP) not only in the Rostov region, but in the country as a whole, are necessary due to the deterioration of their sanitary condition, lack of care and restoration. Such events require large financial and physical (labour) investments. That is why the development of a simplified system for assessing the state of the PFP is of crucial importance. The article provides a brief history of the PFP creation, presents the results of the inventory of the PFP in the Myasnikovsky district using various research methods (geobotanical techniques), including remote sensing. In total, 62 geobotanical sites were established to assess the state of protective forest plantations in the area. The detailed route method was used to study and measure 858 shelter belts. The main type of the local PFP are field-protective ones, followed by the gully-side PFP almost twice as small in area, and finally the least prominent of all – roadside and garden-protective ones. The age of most of the PFPs has reached 55–60 years, and measures are needed to be taken for their reconstruction. All forest belts are characterised by the presence of various types of rubbish and sanitary cuttings taking place. In addition to assessing the state of the PFP, a classification of the shelter belts vegetation was carried out. Overall, 6 associations have been identified, including 3 new ones within the framework of 1 alliance, 1 order and 1 class. Within the study area, 30 new locations were identified for 8 plant species listed in the Red List of the Rostov Region (Red List ..., 2014). The condition of the forest belts within the study area was assessed as satisfactory, however, there are areas of plantations that require restoration. Based on the information received, recommendations were given for the further management of the PFPs.

Keywords: protective forest plantations, condition assessment, Robinietea, Myasnikovsky district, Rostov region.

Acknowledgements: The work was published within the framework of the State contract with the SSC RAS No. 122020100332-8.

REFERENCES

Alisov B.P., *Klimat SSSR* (Climate of the USSR), Moscow: Izd-vo MGU, 1956, 127 p.

Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.

Arep'eva L.A., *Sinantropnaya rastitel'nost' goroda Kurska* (Synanthropic vegetation of the Kursk city), Kursk: Kurskii gos. un-t, 2015, 203 p.

Balakai N.I., Balakai G.T., Poluektov E.V., Osobennosti stoka talykh vod s rykhloi i uplotnennoi pashni na chernozemakh obyknovennykh v usloviyakh Rostovskoi oblasti (Features of snowmelt runoff from loose and tight arable land on ordinary chernozem in Rostov region), *Nauchnyi zhurnal Rossiiskogo NII problem melioratsii*, 2016, No. 3 (23), pp. 66–82, available at: http://rosniipm-sm.ru/dl_files/udb_files/udb13-rec429-field6.pdf

Belitskaya M.N., Gribust I.R., Optimizatsiya fitosanitarnogo sostoyaniya lesomeliorativnykh kompleksov (Optimization of the phytosanitary state of forest reclamation complexes), *Vestnik agrarnoi nauki Dona*, 2016, No. 2 (34), pp. 42–49.

Bezuglova O.S., Nazarenko O.G., Il'inskaya I.N., Dinamika degradatsii zemel' v Rostovskoi oblasti (Dynamics of

land degradation in the Rostov region), *Aridnye ekosistemy*, 2020, Vol. 26, No. 2 (83), pp. 10–15.

Braun-Blanquet J., *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*, 3 Aufl. Wien, N.Y.: Springer-Verlag, 1964. 865 p.

Bulokhov A.D., Kharin A.V., *Rastitel'nyi pokrov Bryanska i ego prigorodnoi zony* (Vegetation cover of Bryansk and its suburban area), Bryansk: BGU, 2008, 310 p

Cheplyanskii I.Y., Turchin T.Y., Ermolova A.S., Distantionnyi monitoring gosudarstvennykh zashchitnykh lesnykh polos stepnoi zony evropeiskoi chasti Rossii (Remote Monitoring of State Forest Shelterbelts in the Steppe Zone of European Russia), *Izv. vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2020, No. 3, pp. 44–59. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-3-44-59>

Chukarina A.V., Cheplyanskii I.Y., Lobanova E.N., Effektivnost' zakladki kul'tur vyaza prizemistogo opytym posadochnym materialom v usloviyakh stepi (The effectiveness of laying elm squat crops with experimental planting material in the conditions of the steppe), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2021, No. 60, pp. 169–173.

Chukarina A.V., Cheplyanskii I.Y., Lobanova E.N., Prokazin N.E., Perspektivy vyrashchivaniya posadochnogo materiala yasenya lantsetnogo v usloviyakh stepnogo Pridon'ya (Prospects of growing of planting material green ash in the

- conditions of the Stepped Pridonye), *Lesokhoz. inform.: elektronnyi setevoy zhurnal*, 2020, No. 2, pp. 25–33, available at: <http://lhi.vniilm.ru/index.php/ru/chukarina-a-v-cheplyanskij-i-ya-lobanova-e-n-prokazin-n-e-perspektivy-vyrashchivaniya-posadochnogo-materiala-yasenyi-lantsetnogo-v-usloviyakh-stepnogo-pridonya>
- Domanina O.I., *Vliyaniye landshaftnykh pozharov na produktivnost' i meliorativnuyu rol' polezashchitnykh nasazhdenii stepnogo Pridon'ya*. Avtoref. diss. kand. sel'skokhoz. nauk (Landscape fire's influence on productive capacity and the meliorative role of the field shelterbelt in the Steppe Pridon'e. Extended abstract of Agricultural candidate's thesis), Novocherkassk: 2019, 143 p.
- Dudnik N.I., Yarygin M.M., Konstruktsiya i struktura zashchitnykh lesopolos i sposoby ikh posadki na territorii Tambovskoi oblasti (Construction and structure of protective forest belts and ways of its planting on territories of the Tambov area), *Vestnik TGU*, 2010, Vol. 15, No. 1, pp. 181–184.
- Erusalimskii V.I., Turchin T.Y., Rezul'taty vyrashchivaniya kul'tur duba chereschatogo v stepnoi zone (Growth of the pedunculate oak plantations in steppe domain), *Lesovedenie*, 2016, No. 6, pp. 426–437.
- Gosudarstvennyi lesnoi reestr 2013 (State Forest Register 2013), Moscow: Rosleskhaz, 2014. 690 p.
- Hennekens S.M., TURBO(VEG). Software package for imput, processing, and presentation of phytosociological data. Users guide, IBN-DLO, University of Lancaster, Lancaster, 1996, 59 p.
- <https://www.kosmosnimki.ru/>, (April–August, 2021).
- Informatsionnyi sbornik "Stalinskii plan preobrazovaniya prirody" (Information collection "Stalin's plan for the transformation of nature."), available at: <http://www.ecoblagodat.ru/zakon/7.%20D1%F2%E0%EB%E8%ED%F1%EA%E8%E9%20EF%EB%E0%ED%20EF%F0%E5%EE%E1%F0%E0%E7%EE%E2%E0%ED%E8%FF%20EF%F0%E8%F0%EE%E4%FB.pdf> (June 29, 2022).
- Ivonin V.M., *Ekologicheskoe obosnovanie zemel'nykh uluchshenii* (Environmental justification for land improvements), Novocherkassk, 1995, 196 p.
- Ivonin V.M., Pen'kovskii N.D., *Lesomelioratsiya landshaftov* (Forest reclamation of landscapes), Rostov-On-Don, 2003, 152 p.
- Khrustalev Y.P., Smagina T.A., Merinov Yu.N., Kizitskii M.I., Kutilin V.S., Val'kov V.F., Fedyayeva V.V., Martynova M.I., Andreeva E.S., Volovik S.P., Bogucharskov V.T., Larionov Yu.A., Deev Yu.F., Dolzhenko G.P., Ivanov N.N., Kosolapov A.E., Minoranskii V.A., Movshovich E.V., Nazarenko V.S., Nechiporova T.P., Yangulova N.A., *Priroda, khozyaistvo i ekologiya Rostovskoi oblasti* (Nature, Economy and Ecology of Rostov Region), Rostov-na-donu: Izd-vo obl. IUU, 2002, 5–138 p.
- Kovyazin V.F., Vinogradov K.P., Kitsenko A.A., Vasil'eva E.A., Vozdushnoe lazernoe skanirovanie dlya utochneniya taksatsionnykh kharakteristik drevostoev (Airborne laser scanning for clarification of the valuation indicators of forest stands), *Izvestiya VUZov. Lesnoi zhurnal*, 2020, No. 6, pp. 42–54.
- Krasnaya kniga Rostovskoi oblasti*, (Red Data Book of Rostov Region), Rostov-na-Donu: Minprirody Rostovskoi oblasti, 2014, Vol. 2. Rasteniya i griby (Plants and fungi), 344 p.
- Kudryashev P.V., Erusalimskii V.I., Knyazeva L.A., *Vedenie khozyaistva v gosudarstvennykh lesnykh polosakh* (Farming in state forest belts), Moscow: Agropromizdat, 1985, 79 p.
- Kulik K.N., Koshelev A.V., Metodicheskaya osnova agrolesomeliorativnoi otsenki zashchitnykh lesnykh nasazhdenii po dannym distantsionnogo monitoringa (The methodical basis of the agroforest reclamation assesment of protective forest plantations by the data of remote monitoring), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2017, No. 3, pp. 107–114.
- Makarova N.M., Balakai G.T., Makarov A.V., Otsenka sostoyaniya polezashchitnykh lesnykh nasazhdenii na meliorirovannykh zemlyakh yuga Rossii (Assessment of the state of forest plantations on the reclaimed lands of the southern Russia), *Prirodooobustroistvo*, 2020, No. 1, pp. 20–27.
- Makarova N.M., Litvinenko E.V., Dinamika vrednykh organizmov v polezashchitnykh fitotsenozakh, proidennykh pozharom (Dynamics of pests in field-protective phytocenoses affected by fire), *Problemy i perspektivy razvitiya lesomelioratsii i lesnogo khozyaistva v Yuzhnom federal'nom okruge* (Problems and prospects for the development of forest reclamation and forestry in the Southern Federal District), Proc. of International Sci.-Practical. Conf., dedicated to 90 Anniversary of higher forest education on Don, Novocherkassk: NGMA, pp. 254–257.
- Makarova N.M., Litvinenko E.V., Sostoyanie lesnykh melioratsii na zemlyakh sel'skokhozyaistvennogo naznacheniya v Rostovskoi oblasti (The state of forest reclamation on agricultural land in the Rostov region), *Puti povysheniya effektivnosti oroshaemogo zemledeliya*, 2014, No. 56, Part 2, pp. 18–21.
- Makarova N.M., Optimizatsiya lesomeliorativnykh kompleksov sel'skikh territorii na yuge Rossii (Optimization of forest reclamation complexes in rural areas in the south of Russia), *Ekologo-meliorativnye aspekty ratsional'nogo prirodopol'zovaniya* (Ecological and reclamation aspects of rational nature management), Conf. Proc., 2017, pp. 195–201.
- Manaenkov A.S., Korneeva E.A., Zatratsnost' meropriyatiy po lesnoi melioratsii pakhotnykh zemel' na yuge Rossii, podverzhennykh vetrovoi i vodnoi erozii (Cost intensity of measures for forest melioration of arable lands in the south of Russia subject to wind and water erosion), *Regional'naya ekonomika. Yug Rossii*, 2015, No. 2 (8), pp. 69–76.
- Oblastnoi zakon Rostovskoi oblasti ot 21.06.2021 № 490-ZS "O sokhranении i razvitiі meliorativnykh zashchitnykh lesnykh nasazhdenii na zemlyakh sel'skokhozyaistvennogo naznacheniya" (Regional law of the Rostov region dated June 21, 2021 No. 490-3C "On the preservation and development of reclamation protective forest plantations on agricultural lands"), available at: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/6100202106230005>
- Petrova L.A., Khokhlova A.N., *Strategiya razvitiya zashchitnogo lesorazvedeniya v Rossiiskoi Federatsii na period do 2020 goda* (Strategy for the development of protective afforestation in the Russian Federation for the period up to 2020), NTS Federal'nogo agentstva lesnogo khozyaistva 2012, 2020, available at: <https://forestforum.ru>
- Plugat' Y.V., Ermakov N.B., Krestov P.V., Matveeva N.V., Martynenko V.B., Golub V.B., Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Anenkhonov O.A., Lavrinenko I.A., Lavrinenko O.V., Chepinoga V.V., Sinel'nikova N.V., Morozova O.V., Belonovskaya E.A., Tishkov A.A., Chernen'kova T.V., Krivobokov L.V., Telyatnikov M.Y., Lapshina E.D., Onipchenko V.G., Koroleva N.E., Cherosov M.M., Semenishchenkov Y.A., Abramova L.M., Lysenko T.M., Polyakova M.A., Kontseptsiya klassifikatsii rastitel'nosti Rossii kak otrazhenie sovremennykh zadach fitotsenologii (The concept of vegetation classification of Russia as an image of contemporary tasks of phytocoenology), *Rastitel'nost' Rossii*, 2020, No. 38, pp. 3–12.

- Poluektov E.V., Balakai G.T., Vliyanie zashchitnykh lesnykh polos na urozhnaynost' sel'skokhozyaystvennykh kul'tur (Influence of protective forest belts on crop productivity), *Ekologicheskie problemy razvitiya agrolandshtafrov i sposoby povysheniya ikh produktivnosti* (Ecological Problems of the Development of Agrolandscapes and Ways to Increase Their Productivity), Krasnodar, Proc. of International Scientific Ecological Conf., Krasnodar: KubGAU, 2018, pp. 504–507.
- Poluyanov A.V., Sintaksonomiya lesnykh soobshchestv otvalov Mikhailovskogo gorno-obogatitel'nogo kombinata (Kurskaya oblast') (The syntaxonomy of forest communities of the dumps of the Mikhailovsky mining and reparative combine (Kursk region)), *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*, 2019, No. 2 (2), pp. 38–44.
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Rostovskii Rosreestr o sostave kategorii zemel' zemel'nogo fonda Rostovskoi oblasti* (Rostov Rosreestr on the composition of land categories of the land fund of the Rostov region), available at: <https://rosreestr.gov.ru/upload/to/rostovskaya-oblast> (August 10, 2022).
- Sanitarnye pravila v lesakh Rossiiskoi Federatsii (utv. Prikazom Rosleskhoz ot 18.05.1992 № 90) (Sanitary rules in the forests of the Russian Federation approved By order of Rosleskhoz dated 18.05.1992), available at: <https://legalacts.ru/doc/sanitarnye-pravila-v-lesakh-rossiiskoi-federatsii-utv/>
- Sautkina M.Y., Kuznetsova N.F., Tunyakin V.D., Sovremennoe sostoyanie polezashchitnykh lesnykh polos s preobladaniem duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) v Kamennom Stepi (Current State of Forest Shelter Belts with Predominance of English Oak (*Quercus robur* L.) of the Stone Steppe), *Lesokhoz. inform.: elektron. setevoy zhurn.*, 2018, No. 1, pp. 78–89.
- Sergeeva M.A., Lesnye polomy: sovremennoe sostoyanie i pravovye osnovy funktsionirovaniya i upravleniya na primere respubliki Adygeya (Broken trees: the current state and legal foundations of functioning and management on the example of the Republic of Adygea), *Ustoichivoe lesopol'zovanie*, 2018, No. 4 (56), pp. 21–27.
- Smetana M.G., Syntaxonomy of steppe and ruderal vegetation of Kryvyi Rih, Kryvyi Rih: Publishing house "IVI", 2002, 132 p.
- Sochava B.V., Klassifikatsiya i kartografirovaniye vysshikh podrazdelenii rastitel'nosti Zemli (Classification and mapping of the higher divisions of the Earth's vegetation), In: *Sovremennye problemy geografii* (Contemporary issues of geography), Moscow: Nauka, 1964, pp. 167–173.
- SSSR. Evropeiskaya chast'. Karta (skhema) razmeshcheniya gosudarstvennykh lesnykh zashchitnykh polos i polezashchitnykh lesonasazhdenii*, (THE USSR. European part. Map (scheme) of the location of state forest protective belts and shelterbelts), Orel: Orlovskaya pravda, 1949.
- Starodubtseva E.A., Tsenoticheskaya rol' *Robinia pseudoacacia* L. v rastitel'nykh soobshchestvakh Voronezhskogo zapovednika (The coenotic role of *Robinia pseudoacacia* L. in plant communities of the Voronezhsky reserve), *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*, 2020, No. 2 (5), pp. 14–28.
- Sutyagin S.S., Lesnoe zakonodatel'stvo v dorevolutsionnoi Rossii: istoricheskaya pravopreemstvennost' i evolyutsiya (Forest legislation in pre-revolutionary Russia: historical succession and evolution), *Yuridicheskaya tekhnika*, 2011, No. 5, pp. 458–462.
- Tanyukevich V.V., Ivonin V.M., Osobennosti khoda rosta osnovnykh porod lesnykh polos v Rostovskoi oblasti (Particularities of the growth of main species in forest belts of Rostov region), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa. Lesnoi vestnik*, 2012, No. 2 (85), pp. 27–31.
- Tekhnicheskie ukazaniya po provedeniyu edinovremennoi inventarizatsii zashchitnykh lesnykh nasazhdenii, sozdannykh na zemlyakh sel'skokhozyaystvennykh predpriyatiy* (Technical guidelines for conducting a one-time inventory of protective forest plantations created on the lands of agricultural enterprises), Moscow: MSKh RF, 1989, 124 p.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernandez-Gonzalez F., Bultmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H., International Code of Phytosociological Nomenclature, *Applied Vegetation Science*, No. 24(1):e12491, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Tichy L., JUICE, software for vegetation classification, *J. Vegetation Science*, 2002, No. 13, pp. 451–453.
- Turchin T.Y., Cheplyanskii I.Y., Ermolova A.S., Bakanov I.A., Sovremennoe sostoyanie nasazhdenii gosudarstvennoi zashchitnoi lesnoi polosy "Voronezh–Rostov-na-Donu" v svyazi s tipom kul'tur i pochvennymi usloviyami (Current state of plantations of state forest shelter belt "Voronezh–Rostov-On-Don" in connection with the type of plantations and soil conditions), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2021b, No. 3 (51), pp. 41–58. <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2021.3.41>
- Turchin T.Y., Tanyukevich V.V., Bakanov I.A., Otsenka kachestva i sanitarnogo sostoyaniya kul'tur GZLP Voronezh – Rostov-na-Donu v usloviyakh Rostovskoi oblasti (Assessment of the quality and sanitary condition of crops of the state protective forest strip Voronezh-Rostov-on-Don in the Rostov region conditions), *Izvestiya NV AUK*, 2021a, No. 3 (63), pp. 104–115. DOI 10.32786/2071-9485-2021-03-10
- Varaksin G.S., Vais A.A., Tendentsii sostoyaniya polezashchitnykh lesnykh polos Yuzhnoi Sibiri (The tendencies in the condition of field-protecting shelter belts in Southern Siberia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 4, pp. 86–97. DOI 10.15372/SJFS20160409
- Vítková M., Kolbek J., Vegetation classification and synecology of Bohemian *Robinia pseudoacacia* stands in a Central European context, *Phytocoenologia*, 2010, No. 40, pp. 205–241. <http://dx.doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0425>
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P., Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: A story of an invasive tree in Central Europe, *Forest Ecology and Management*, 2017, No. 384, pp. 287–302. DOI 10.1016/j.foreco.2016.10.057
- Vlasov M.V., Balakai G.T., Tekushchaya otsenka i prognoz sostoyanii zashchitnykh lesnykh nasazhdenii v yuzhnykh regionakh Rostovskoi oblasti (Current assessment and prediction of the protective forest plantations state in the southern areas of Rostov region), *Puti povysheniya effektivnosti oroshaemogo zemledeliya*, 2018, No. 4 (72), pp. 53–58.
- Voitsekhovskii M.B., Gosudarstvennaya lesopolosa (State forest belt), *Nezavisimaya gazeta*, 2008, pp. 11–26.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kaganov V.V., Ekosistemnye uslugi i prostranstvennoe raspredeleniye zashchitnykh lesov Rossiiskoi Federatsii (The ecosystem services and spatial distribution of protective forests in Russian Federation), *Lesovedenie*, 2021, No. 6, pp. 581–592.
- Zasoba V.V., Cheplyanskii I.Y., Popovichev V.V., Semidesyatiletний opyt sozdaniya gosudarstvennykh zashchitnykh lesnykh polos v stepnoi zone Rossii (Seventy years' experience of creation of the state protective forest strips in a steppe zone of Russia), *Zhivye i biokosnye sistemy*, 2016, No. 27.

УДК 574.42+581.553+592

ВИДОВОЕ И СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ БАССЕЙНА РЕКИ ПШЕХИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ¹

© 2023 г. Н. Е. Шевченко^а, *, А. П. Гераськина^а^аЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: angersgma@gmail.com

Поступила в редакцию 01.05.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

В статье представлено видовое и структурное разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи — крупнейшего притока р. Кубани. Выделено и описано 7 основных типов леса: пихто-буковый папоротниково-разнотравный, пихто-грабовый ожино-разнотравный, осино-грабовый жимолостно-мелкотравный, грабово-черноольховый нитрофильно-высокотравный, грабово-дубовый рододендро-ожиновый, грабово-буковый ожино-разнотравный и грабовый жимолостно-ожиновый. Состав флоры лесов р. Пшехи насчитывает 270 видов, из них — 221 вид сосудистых растений и 49 видов мхов. Флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи находится в обратной зависимости от сомкнутости крон древостоя и доли бука восточного (*Fagus orientalis*). Наибольшая видовая насыщенность отмечена в грабово-черноольховом нитрофильно-высокотравном типе леса, наименьшая — в пихто-буковом папоротниково-разнотравном типе. Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных типов леса р. Пшехи зависит от высоты над ур. м., определяющего показатели среднегодового количества осадков и среднегодовой температуры — с понижением высоты над ур. м. доля бореальных видов в составе флоры уменьшается, а доля неморальных и лугово-опушечных видов увеличивается. В хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи выявлено 11 видов дождевых червей, принадлежащих к четырем морфо-экологическим группам: подстилочным, почвенно-подстилочным, собственно почвенным и норным. В лесах с высоким качеством опада (с преобладанием граба) наибольший вклад в биомассу вносят группы подстилочных (до 41%) и почвенно-подстилочных (до 45%) дождевых червей. В лесах с низким качеством опада (пихты и бука) высока доля собственно почвенных дождевых червей (до 66%). Норные черви в большей степени приурочены к лесам на увлажненных почвах. Во всех типах леса большой вклад в биомассу и численность вносят крымско-кавказские эндемики: полиморфный вид *D. schmidtii*, норный *D. mariupolienis*, а также средиземноморские виды: подстилочный *D. attemsi* (часто населяет валеж дуба и граба) и собственно почвенный *A. jassyensis*. Космополитные виды (*D. r. tenuis*, *D. octaedra*) многочисленны среди группы подстилочных червей и часто населяют валеж хвойных видов деревьев.

Ключевые слова: типы леса, эколого-ценотическая структура, видовое богатство, дождевые черви, люмбрициды, валеж.

DOI: 10.31857/S0024114823060086, EDN: EKCZVM

Горные хвойно-широколиственные леса Северо-Западного Кавказа представляют большой интерес для изучения структурно-функциональной организации лесных экосистем, характеризующихся высоким биологическим разнообразием и эндемизмом флоры и фауны (Рапопорт, Цепкова, 2015; Шевченко и др., 2019; Shevchenko, Geraskina, 2019; Гераськина, Шевченко, 2021; Шевчен-

ко, Браславская, 2021). Для современных оценок понимания роли лесов в формировании многочисленных экосистемных функций необходимы комплексные оценки биоты разных трофических уровней как провайдера этих функций (The Economics ..., 2010; Лукина и др., 2020; Provost et al., 2023). Информативным предиктором устойчивости лесных экосистем служит не только таксономическое, но в большей степени функциональное разнообразие (Лукина и др., 2021). Функционально значимый в трансформации опада компонент почвенной фауны — почвенные сапрофаги — во многом зависит от типа леса, рельефа местности,

¹ Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН “Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем”, регистрационный номер НИОКТР 121121600118-8.

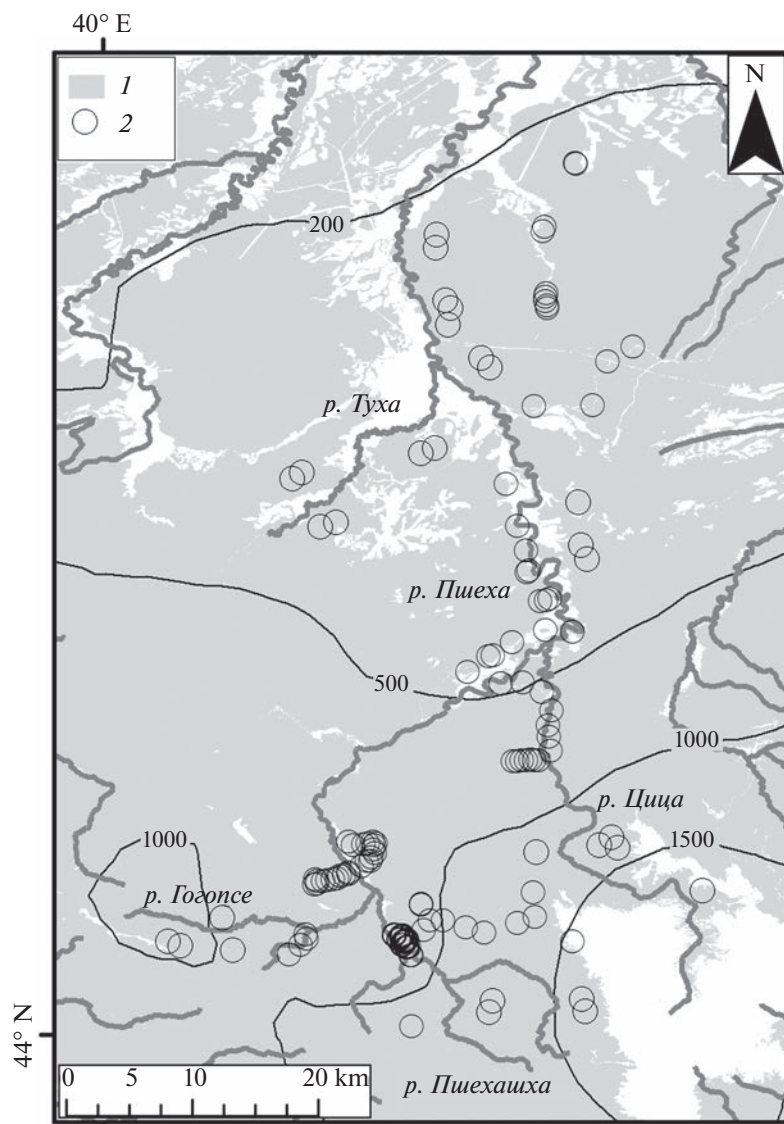


Рис. 1. Картограмма геоботанических описаний и почвенно-зоологических исследований в хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи. Примечание. 1 – лесопокрытая территория; 2 – места заложения геоботанических и почвенно-зоологических площадок.

наличия лесных микросайтов, поддерживающих их разнообразие, а также предшествующей истории природопользования (Гераскина, Шевченко, 2018; Geraskina, Kuprin, 2021). Наибольшим разнообразием как растительности, так и почвенной фауны характеризуются хвойно-широколиственные леса. Формируемый смешанный опад в этих лесах более оптимален как в трофическом, так и топическом отношении для почвенных животных (Sariyildiz, 2008; Sariyildiz, Küçük, 2008; Kuznetsova et al., 2021). Как правило, значительно преобладают по биомассе среди других групп макропрофагов дождевые черви (Shevchenko et al., 2021; Shevchenko, Geraskina, 2023).

Цель работы – оценка видового и структурного разнообразия хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи (Северо-Западный Кавказ).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследования включает горные и предгорные районы р. Пшехи на юге Краснодарского края и Республики Адыгеи (западнее горы Эльбрус) (рис. 1). В системе физико-географического районирования эти территории относятся к Большому Кавказу, к Западной высокогорной провинции (Гвоздецкий, 1963). В системе ботанико-географического районирования – к Северокавказской подпровинции Эвксинский провинции

(Растительность ..., 1980). Высота над ур. м. — 650–700 м. Среднегодовая температура составляет 9,3°C, годовое количество осадков — 1200 мм (Агроклиматический ..., 1961). В геолого-геоморфологическом отношении район исследования входит в область северной сланцевой депрессии, характеризующейся широким распространением глинистых сланцев юрского возраста, алевритов и песчаников (Геология ..., 1968). В почвенном покрове преобладают бурые и серые лесные почвы (Гвоздецкий, 1963).

Пшеха представляет собой крупнейший приток р. Кубани, общая протяженность реки более 150 км, а площадь бассейна — 2090 км². Наиболее крупные притоки — Цица, Гогопсе, Пхехашха и Туха. Истоки реки находятся между вершинами гор Фишт и Пшехо-Су (Гвоздецкий, 1963).

В растительном покрове р. Пшехи в зависимости от высоты над ур. м. можно выделить 4 высотных пояса (по исследованиям И.С. Сафарова, В.А. Олисаева, 1991). В предгорном (до 200 м) и низкоротном (200–600 м) лесных поясах произрастают дубово-грабовые леса из граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и дуба скального (*Quercus petraea*) с примесью ясеня высокого (*Fraxinus excelsior* L.), липы бегониелистной (*Tilia begoniifolia*) и др.; в среднегорном (600–1400 м) — буковые (бук восточный) и буково-грабовые леса с примесью пихты Нордманна (*Abies nordmanniana*), ясеня высокого, клена остролистного (*Acer platanoides* L.), липы бегониелистной, вяза малого (*Ulmus minor*), дуба скального, осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и др.; в высокогорном (1400–2000 м) — пихтовые леса из пихты Нордманна с примесью клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus* L.), бука восточного, березы пушистой (*Betula pubescens*), рябины (*Sorbus* spp.), тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) и др.

Полевые исследования проведены с июня по август 2016–2019 гг.

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

Для оценки видового и структурного разнообразия хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи было заложено 174 геоботанических описания (рис. 1) в 7 типах леса: 1 — пихто-буковых папоротниково-разнотравных (13 описаний); 2 — пихто-грабовых ожино-разнотравных (41); 3 — осино-грабовых жимолостно-мелкотравных (22); 4 — грабово-

черноольховых нитрофильно-высокотравных (10); 5 — грабово-дубовых рододендро-ожиновых (25); 6 — грабово-буковых ожино-разнотравных (13); 7 — грабовых жимолостно-ожиновых (50).

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

Для оценки структурного разнообразия хвойно-широколиственных типов леса р. Пшехи проведен анализ их эколого-ценотической структуры. Выделено шесть эколого-ценотических групп: Bg — бореальные виды, Md — лугово-опушечные, Nm — неморальные, Nt — нитрофильные, Wt — околородные, ост. — остальные виды.

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

1) флористического состава и характеристик местообитаний при помощи алгоритма DCA (Detrended Correspondence Analysis); для расчета флористического сходства баллы обилия видов преобразовали в значения процентов ($\pm 1\%$, 1 — 3%, 2 — 13%, 3 — 38%, 4 — 63%, 5 — 88%), из которых извлекли квадратные корни (Peet, Roberts, 2013), чтобы выравнять веса видов с низким и высоким обилием;

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

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

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

Почвенно-зоологические методы. Во всех типах леса проведены количественные учеты дождевых

червей путем ручной раскопки почвенных проб (Гиляров, 1975) и разбора валежа (Гераськина, Шевченко, 2021). В каждом типе леса взято от 36 до 92 почвенных проб размером 25×25 см, глубиной 25–30 см и разобрано от 8 до 16 фрагментов валежа 2–3-й стадий разложения (Спирин, Широков, 2002) длиной 80–100 см, периметром 20–60 см. Поскольку дождевые черви в валеже 2–3-й стадий разложения не проникали внутрь гниющих стволов, а обитали преимущественно под корой или во мхах на стволах, результаты учетов пересчитывали на 1 м^2 как в почве, так и в валеже; для расчетов численности червей в валеже использовали формулу расчета площади боковой поверхности цилиндра (Гераськина, Шевченко, 2021). Дождевые черви зафиксированы в 96% этаноле. Биомасса определена путем взвешивания зафиксированных особей с наполненным кишечником на электронных весах. Видовой состав установлен по Кадастру и определителю дождевых червей фауны России (Всеволодова-Перель, 1997). Всего разобрано 468 проб почвы и 45 фрагментов валежа, собрано и определено более 1100 особей дождевых червей. При сравнении выборок для выявления значимых различий использовался непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (Унгурану, Гржибовский, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типы хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. *Пихто-буковые напоротниково-разнотравные леса* представлены малонарушенными лесами в верховьях р. Пшехи и ее притоков – рек Гогопсе, Пшехашхи и Цица (Краснодарский край и Республика Адыгея) в диапазоне высот от (487) 500 до 1000 (965) м, на покатых и крутых склонах разных экспозиций. Почвы мощные и маломощные бурые лесные без следов плоскостной эрозии. Во всех обследованных сообществах отмечены следы выборочной рубки, следы пожара не выявлены. В ярусе древостоя доминирует бук восточный (медиана обилия – 3 балла), содоминирует пихта Нордманна (медиана обилия – 2 балла) с примесью граба обыкновенного и дуба Гартвиса (*Quercus hartwissiana*). Сомкнутость крон древесного яруса – 85–95%. Ярус подлеска выражен хорошо, сомкнутость яруса – 30–70%. В ярусе масово развивается подрост пихты Нордманна и бука восточного. В примеси часто встречаются падуб колхидский (*Ilex colchica*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), волчеягодник кавказский (*Daphne caucasica*), подрост граба обыкновенного и липы бегониелистной.

Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует от 25 до 85%, высокую константность имеют кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.), вороний

глаз неполный (*Paris incompleta*), купена восточная (*Polygonatum orientale*), пахифрагма крупнолистная (*Pachyphragma macrophyllum*), ежевика сизая (*Rubus caesius* L.), ежевика кавказская (*Rubus caucasicus*), тамус обыкновенный (*Tamus communis* L.) и фиалка душистая (*Viola odorata* L.), а также подрост пихты Нордманна, бука восточного и липы бегониелистной. Ярус напочвенных мхов почти не выражен, его покрытие не превышает 3–5%, обычно развита синузия эпиксильных мхов (ОПП от 5 до 25%) на пристволовых повышениях деревьев и упавших стволах; наиболее константны брахитециум кочерга (*Brachythecium rutabulum*), гомалотециум Филиппе (*Homalothecium philippeanum*), изотециум лисохвостовидный (*Isothecium alopecuroides*), гипнум кипарисовидный (*Hypnum cupressiforme*), леукодон погруженный (*Leucodon immersus*) и неккера сплюснутая (*Neckera complanata*).

Население дождевых червей представлено 6-ю видами (один из которых *Dendrobaena schmidtii* (Michaelsen, 1907) – полиморфный), принадлежащих к сем. Lumbricidae. Общая численность дождевых червей в почве составляет 34.2 ± 5.5 ос./ м^2 , биомасса – 10.7 ± 3.2 г/ м^2 . Комплекс дождевых червей включает подстилочную, почвенно-подстилочную, собственно почвенную и норную группы. Подстилочная группа представлена тремя видами и одной формой: космополитами *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) (встречаемость в пробах почвы (B_n) – 86%) и *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874) (B_n – 14%), средиземноморским видом *D. attemsi* (Michaelsen, 1902) (B_n – 36%), подстилочной формой крымско-кавказского эндемика *D. schmidtii* (B_n – 14%). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей (табл. 1) в этом типе леса составляет 29%, биомасса – 9% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная группа представлена почвенно-подстилочной формой *D. schmidtii*, которая встречена в 14% почвенных проб, при этом доля этого вида от общей численности люмбрицид составляет 17%, биомасса – 18%. Группу собственно почвенных видов составляют: собственно почвенная форма *D. schmidtii* (B_n – 36%) и *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) (средиземноморский ареал, B_n – 90%). Доля собственно почвенных видов составляет 43% от общей численности и 59% от общей биомассы. Норная группа представлена одним видом – *Dendrobaena mariupolienis* (Wyssotzky, 1898) (крымско-кавказский эндемик), который встречен в 64% почвенных проб и составляет 11% от общей численности и 14% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже пихты 2 и 3-й стадий разложения, преобладающем в этом типе леса, численность дождевых червей составляет 14.4 ± 5.5 ос./ м^2 , биомасса – 0.9 ± 0.2 г/ м^2 . Валеж населяют преимущественно подстилочные виды: *D. r. tenuis* (встречаемость в пробах валежа (B_v) – 70%), *D. oc-*

Таблица 1. Характеристики населения дождевых червей хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи

Группы дождевых червей и показатели разнообразия	Тип леса						
	1	2	3	4	5	6	7
Подстилочные	9.9 ± 2.5	11.4 ± 3.5	$18.1 \pm 4.2^*$	$18.7 \pm 3.6^*$	$25.7 \pm 3.6^*$	9.5 ± 2.7	$17.7 \pm 5.3^*$
	1.0 ± 0.2	0.98 ± 0.1	$2.4 \pm 0.3^*$	1.9 ± 0.1	$5.2 \pm 0.2^*$	0.8 ± 0.1	$2.4 \pm 0.4^*$
Почвенно-подстилочные	5.7 ± 3.5	4.3 ± 1.3	2.9 ± 1.6	$14.1 \pm 2.9^*$	9.4 ± 1.9	$14.6 \pm 4.1^*$	$12.9 \pm 5.1^*$
	1.9 ± 1.5	1.6 ± 0.9	1.0 ± 0.9	$6.0 \pm 0.6^*$	4.4 ± 0.8	$6.2 \pm 0.5^*$	4.7 ± 0.9
Собственно почвенные	$14.6 \pm 2.2^*$	$15.6 \pm 4.2^*$	$17.6 \pm 3.5^*$	8.7 ± 3.7	7.7 ± 3.2	8.5 ± 2.5	12.1 ± 3.8
	$6.3 \pm 0.7^*$	$7.4 \pm 0.8^*$	$8.4 \pm 0.6^*$	4.0 ± 0.8	3.0 ± 0.9	$7.0 \pm 0.5^*$	5.2 ± 1.0
Норные	$4.0 \pm 1.0^*$	2.4 ± 1.5	1.7 ± 1.7	4.0 ± 2.5	2.4 ± 1.5	3.7 ± 1.1	2.5 ± 1.5
	$1.5 \pm 1.1^*$	1.2 ± 1.0	0.5 ± 1.0	1.3 ± 0.6	0.2 ± 0.2	1.1 ± 0.8	1.0 ± 1.0
Число видов	7	7	8	8	8	7	9
Индекс доминирования Симпсона	0.17	0.15	0.25	0.19	0.12	0.16	0.10
Индекс разнообразия Шенона	2.0	2.2	1.9	2.0	2.2	2.1	2.3

Примечание. Числитель — численность (особи/м², $X \pm SE$), знаменатель — биомасса (г/м², $X \pm SE$), * — показатели значимо различаются в сравнении с другими типами леса (Kruskal–Wallis test, $p < 0.05$). 1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые.

taedra ($B_v - 25\%$), *D. attemsi* ($B_v - 20\%$). Также в валее обитает почвенно-подстилочный вид *Eisenia fetida* (Savigny, 1826) (космополит, $B_v - 20\%$), который не удалось обнаружить при разборе почвенных проб.

Пихто-грабовые ожино-разнотравные леса распространены в верховьях р. Пшехи и ее притоков — рек Цица и Пшехашхи (Краснодарский край и Республика Адыгея) в диапазоне высот от (595) 600 до 1000 (971), в автоморфных и транзитных ландшафтах разных экспозиций склонов. Почвы мощные и маломощные бурые лесные без валунов и камней. Данный тип леса представляет собой послерубочный вариант пихто-буковых папоротниково-разнотравных лесов, пройденных выборочными и сплошными рубками, без следов пожара. Сомкнутость крон древесного яруса — 70–90%. В древостое доминирует граб обыкновенный (медиана обилия — 3 балла), содоминирует пихта Нордманна (медиана обилия — 2 балла), в примеси встречаются дуб Гартвиса, груша кавказская (*Pyrus caucasica*), рябина глоговина (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz.) и осина обыкновенная. Сомкнутость яруса подлеска и подроста сильно варьирует от 20 до 70%. В ярусе доминирует подрост пихты Нордманна и бука восточного, наиболее константны лещина обыкновенная, волчегонник кавказский, рододендрон желтый (*Rhododendron luteum*), подрост граба обыкновенного и дуба Гартвиса.

ОПП травяно-кустарничкового яруса — 30–60%, редко 80–90%. Нередко доминируют ежевика сизая, жимолость козья (*Lonicera caprifolium* L.) и овсяница лесная (*Festuca drymeja*). Наиболее константны земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), осока лесная (*Carex sylvatica*), кочедыжник женский, ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), вороний глаз неполный, любка зеленоцветковая (*Platanthera chlorantha*), тамус обыкновенный, фиалка душистая и подрост пихты Нордманна, клена остролистного, ясеня высокого и дуба Гартвиса. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 10–15%, редко — 20–25%; константные виды — аномодон утонченный (*Anomodon attenuates*), брахитеций кочерга (*Brachythecium rutabulum*), гипнум кипарисовидный, гомотеций Филиппе и леукодон погруженный.

В этом типе леса обитает 7 видов дождевых червей, так же, как и в предыдущем, обнаружены три формы *D. schmidtii*. Общая численность дождевых червей в почве составляет 33.7 ± 6.7 ос./м², биомасса — 11.2 ± 4.5 г/м². Подстилочная группа люмбрицид представлена четырьмя видами и одной формой: *D. octaedra* ($B_n - 48\%$), *D. attemsi* ($B_n - 27\%$), *D. r. tenuis* ($B_n - 10\%$), *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) (космополит, $B_n - 5\%$) и подстилочной формой *D. schmidtii* ($B_n - 5\%$). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей (табл. 1) в этом типе леса составляет

34%, при этом биомасса — только 8% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная группа представлена почвенно-подстилочной формой *D. schmidtii*, которая встречена в 19% почвенных проб, доля этого вида от общей численности составляет 13%, биомасса — 14%. Группа собственно почвенных видов представлена собственно почвенной формой *D. schmidtii* (B_n — 62%) и *A. jassyensis* (B_n — 81%). Доля собственно почвенных видов составляет 46% от общей численности и 66% от общей биомассы. Норная группа представлена видом *D. mariupolienis*, который встречен в 30% почвенных проб и составляет 7% от общей численности и 12% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 28.0 ± 6.5 ос./м², биомасса — 3.9 ± 1.6 г/м². В валеже пихты 3-й стадий разложения 8.2 ± 1.3 ос./м², биомасса — 0.7 ± 1.2 г/м² соответственно. Валеж граба населяют как подстилочные виды: *D. r. tenuis* (B_b — 70%), *D. octaedra* (B_b — 25%), *D. attemsi* (B_b — 20%), так и собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b — 10%) и *A. jassyensis* (B_b — 8%). В валеже пихты преимущественно встречены подстилочные виды: *D. octaedra* (B_b — 75%), *D. r. tenuis* (B_b — 70%), *D. attemsi* (B_b — 60%), собственно-почвенные виды единичны.

Грабово-буковые ожино-разнотравные леса распространены в среднем течении р. Пшехи (Краснодарский край) на высотах от 200 (214) до 700 (704) м, преимущественно на северных и северо-восточных склонах, на склонах разной крутизны. Почвы маломощные бурые лесные со следами плоскостной эрозии. Почты во всех описанных сообществах имеются следы выборочной рубки, следов пожара не отмечено. Сомкнутость крон древесного яруса — 85–90%. В древостое доминирует бук восточный (медиана обилия — 3 балла), содоминирует граб обыкновенный (медиана обилия — 2 балла), нередко содоминирует дуб Гартвиса. В примеси часто встречается вишня птичья (*Cerasus avium* (L.) Moench), редко — осина обыкновенная и ясень высокий. Сомкнутость яруса подроста и подлеска — 20–30%, редко — 50%. Доминирует подрост бука восточного, высокую константность имеют пихта Нордманна, лещина обыкновенная, рододендрон желтый и свидина южная (*Swida australis*).

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 70%. В ярусе доминирует ежевика сизая, содоминирует жимолость козья, высокую константность имеют осока лесная, плющ обыкновенный (*Hedera helix* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), шалфей клейкий (*Salvia glutinosa* L.), окопник шершавый (*Symphytum asperum*), тамус обыкновенный и калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), подрост пихты Нордманна, клена остролистного и бука восточного. Ярус напочвен-

ных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–15%, редко — 20%. Наиболее константны аномодон утонченный, аномодон усатый (*Anomodon viticulosus*), гипнум кипарисовидный и изотетиум лисохвостовидный.

Население дождевых червей включает 7 видов, один из которых (*D. schmidtii*) представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве составляет 36.3 ± 5.9 ос./м², биомасса — 15.1 ± 4.2 г/м². Подстилочная группа представлена двумя видами и одной формой: *D. octaedra* (B_n — 42%), *D. attemsi* (B_n — 5%) и подстилочной формой *D. schmidtii* (B_n — 8%). Доля подстилочных видов от общей численности дождевых червей (табл. 1) в этом типе леса составляет 26%, биомасса — 5% от общей биомассы. Почвенно-подстилочная группа представлена почвенно-подстилочной формой *D. schmidtii*, которая встречена в 25% почвенных проб, и *E. fetida* (B_n — 12%). Доля почвенно-подстилочных видов от общей численности люмбрицид составляет 40%, биомасса — 41%. Группа собственно почвенных видов включает: собственно почвенную форму *D. schmidtii* (B_n — 42%) и *Aporrectodea jassyensis* (B_n — 83%). Доля собственно почвенных видов составляет 23% от общей численности и 46% от общей биомассы. Норная группа представлена одним видом *D. mariupolienis*, который встречен в 42% почвенных проб и составляет 11% от общей численности и 8% от общей биомассы люмбрицид.

В валеже бука 2-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 11.0 ± 3.2 ос./м², биомасса — 1.1 ± 1.6 г/м². Валеж населяют как подстилочные виды: *D. r. tenuis* (B_b — 25%), *D. octaedra* (B_b — 25%), *D. attemsi* (B_b — 10%), так и собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b — 5%) и *A. jassyensis* (B_b — 5%).

Осино-грабовые жимолостно-мелкотравные леса встречаются на старых вырубках в верхнем и среднем течении р. Пшехи (Краснодарский край) в диапазоне высот от 500 (513) до 650 м, преимущественно в автоморфных ландшафтах на разных экспозициях склонов. Почвы мощные бурые лесные без следов плоскостной эрозии. Почты во всех обследованных сообществах имеются следы выборочной рубки, следов пожара не отмечено. Сомкнутость яруса древостоя — 80–90%. В древостое доминирует граб обыкновенный (медиана обилия — 4 балла), содоминирует осина обыкновенная (медиана обилия — 2 балла), в примеси — бук восточный, дуб Гартвиса, береза пушистая и вишня птичья. Ярус подлеска и подроста выражен слабо, сомкнутость — 10–20%. В ярусе доминируют пихта Нордманна и бук восточный. Высокую константность имеют лещина обыкновенная, рододендрон желтый, подрост боярышника

мелколиственного (*Crataegus microphylla*), ясеня высокого и граба обыкновенного.

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 30 до 70%. В ярусе доминирует жимолость козья, высокую константность имеют кочедыжник женский, осока лесная, земляника зеленая (*Fragaria viridis*), плющ обыкновенный, ожика волосистая, вороний глаз неполный, ежевика сизая, золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), тамус обыкновенный, подрост пихты Нордманна, клена остролистного и ясеня высокого. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%, очень редко – 20%; константные виды – аномодон утонченный, брахитециаструм бархатистый (*Brachytheciastrum velutinum*), гипнум кипарисовидный, леукодон погруженный и оксиринхиум зияющий (*Oxyrrhynchium hians*).

Население дождевых червей составляет 8 видов, один из которых (*D. schmidtii*) представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 40.3 ± 5.5 ос./м², биомасса – 12.3 ± 4.3 г/м². Подстилочная группа представлена тремя видами и одной формой: *D. octaedra* (В_п – 86%), *D. attemsi* (В_п – 41%), *D. r. tenuis* (В_п – 9%) и подстилочной формой *D. schmidtii* (В_п – 27%). Доля подстилочных видов составляет 45% от общей численности и 20% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* (В_п – 18%) и *E. fetida* (В_п – 3%). Доля почвенно-подстилочных видов составляет только 7% от общей численности и 8% от общей биомассы. Группу собственно почвенных видов составляют: собственно почвенная форма *D. schmidtii* (В_п – 55%), *A. jassyensis* (В_п – 95%) и *D. tellermanica* (Perel, 1966) (восточно-азиатский вид, В_п – 23%). Доля собственно почвенных видов составляет 44% от общей численности и 66% от общей биомассы. Норная группа представлена видом *D. mariupolienis*, который встречен в 30% почвенных проб и составляет 4% от общей численности и 6% от общей биомассы дождевых червей.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 16.6 ± 8.3 ос./м², биомасса – 6.2 ± 2.2 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (В_в – 45%), *D. r. tenuis* (В_в – 20%) и почвенно-подстилочные: *E. fetida* (В_в – 25%).

Грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные леса распространены в среднем течении р. Пшехи и ее притоке – реке Цица (Краснодарский край, Республика Адыгея) в поясе от 200 (202) до (968) 1000 м, на покатых и ровных склонах, преимущественно северных и северо-западных экспозициях склонов. Почвы мощные бурые лесные с мощным горизонтом подстилки. Дан-

ный тип леса формируется на старых сплошных вырубках, во всех описанных сообществах имеются следы выборочной рубки, следов пожара не обнаружено. Сомкнутость яруса древостоя – 70–90%. В древостое доминирует ольха черная (медиана обилия – 4 балла), содоминирует граб обыкновенный (медиана обилия – 2 балла), в примеси очень редко встречаются дуб скальный, клен полевой (*Acer campestre* L.) и груша кавказская. Сомкнутость яруса подлеска и подроста 10–30%, нередко доминирует лещина обыкновенная, бузина черная (*Sambucus nigra* L.), высокую константность имеет подрост пихты Нордманна, клена полевого, граба обыкновенного и бука восточного.

ОПП травяно-кустарничкового яруса – 70–80%, нередко доминирует ежевика сизая, высокую константность и обилие имеют крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), звездчатка средняя (*Stellaria media* (L.) Vill.), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), осока раздвинутая (*Carex remota* L.), осока лесная, двулестник парижский (*Circaea lutetiana* L.) и кочедыжник женский. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%, редко – 20%; константных видов не отмечено.

В этих лесах выявлено 8 видов дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidtii* представлен двумя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 45.5 ± 6.5 ос./м², биомасса – 13.2 ± 3.5 г/м². Среди подстилочных видов в почвенных пробах обнаружены: *D. octaedra* (В_п – 20%) и *D. hortensis* (Michaelson, 1889) (средиземноморский ареал, В_п – 5%). Доля подстилочных видов составляет 41% от общей численности и 14% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* (В_п – 30%) и *E. fetida* (В_п – 20%). Доля почвенно-подстилочных видов составляет 31% от общей численности и 45% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов включает: собственно почвенную форму *D. schmidtii* (В_п – 70%) и *A. jassyensis* (В_п – 50%). Доля собственно почвенных видов составляет 19% от общей численности и 8% от общей биомассы. Норный вид *D. mariupolienis* встречен в 12% почвенных проб и составляет 9% от общей численности и 10% от общей биомассы.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей – 18.2 ± 6.4 ос./м², биомасса – 7.1 ± 1.8 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (В_в – 45%), *D. r. tenuis* (В_в – 20%) и *D. attemsi* (В_в – 20%) (два последних не были обнаружены в почвенных пробах). Также встречены почвенно-подстилочные: *E. fetida* (В_в –

10%), собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b – 8%) и *A. jassyensis* (B_b – 5%).

Грабово-дубовые рододендро-ожиновые леса распространены в нижнем, редко в среднем течении р. Пшехи и ее притоке – р. Цица (Краснодарский край) в поясе от 100 (112) до 600 (601) м, преимущественно на южных, юго-западных и юго-восточных экспозициях склонов. Почвы мощные и маломощные бурые и серые лесные с развитым органо-генным профилем. Во всех описанных сообществах имеются следы выборочной рубки, редко – следы низового пожара. Сомкнутость яруса древостоя – 75–80%. В ярусе доминируют дуб Гартвиса или дуб скальный и дуб черешчатый (медиана обилия – 3 балла), содоминирует граб обыкновенный (медиана обилия – 2 балла), в примеси нередко встречаются груша кавказская, рябина глоговина, редко – бук восточный и клен остролистный. Сомкнутость яруса подлеска – 15–40%. Часто доминирует рододендрон желтый (медиана обилия – 3 балла), высокую константность имеют лещина обыкновенная, свидина южная, подрост граба обыкновенного, боярышника мелколистного (*Crataegus microphylla*) и бука восточного.

ОПП травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует от 20 до 70%. Доминирует ежевика сизая, нередко содоминирует жимолость козья. Высокую константность имеют осока лесная, земляника зеленая, чина луговая, купена восточная, первоцвет весенний (*Primula veris* L.), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), тамус обыкновенный, ластовень выющийся (*Vincetoxicum scandens*) и фиалка душистая. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%. Наиболее константны аномодон усатый, атрихум волнистый (*Atrichum undulatum*), брахитециум кочерга, гипнум кипарисовидный и леукодон погруженный.

В этих лесах выявлено 8 видов дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidtii* представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 45.2 ± 3.5 ос./м², биомасса – 12.8 ± 2.8 г/м². Среди подстилочных видов в почве обнаружены: *D. octaedra* (B_n – 40%), *D. attemsi* (B_n – 5%), *D. r. tenuis* (B_n – 5%) и подстилочная форма *D. schmidtii* (B_n – 20%). Доля подстилочных видов составляет 57% от общей численности и 41% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* (B_n – 12%) и *E. fetida* (B_n – 10%). Доля почвенно-подстилочных видов составляет 21% от общей численности и 34% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов представлена собственно почвенной формой *D. schmidtii* (B_n – 20%) и *A. jassyensis* (B_n – 40%). Доля собственно почвенных видов составляет 17% от об-

щей численности и 23% от общей биомассы. Норный вид *D. mariupolienis* встречается в 28% почвенных проб и составляет 5% от общей численности и 2% от общей биомассы.

В валеже граба 3-й стадии разложения численность дождевых червей – 16.2 ± 2.4 ос./м², биомасса – 5.1 ± 1.5 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* (B_b – 25%), *D. r. tenuis* (B_b – 15%) и *D. attemsi* (B_b – 10%). Также встречаются почвенно-подстилочные: *E. fetida* (B_b – 20%), собственно почвенные: *D. schmidtii* (B_b – 5%) и *A. jassyensis* (B_b – 5%). В валеже дуба 3-й стадии разложения численность дождевых червей составляет 30.2 ± 8.4 ос./м², биомасса – 7.1 ± 1.9 г/м². Валеж дуба населяют преимущественно подстилочные виды: *D. attemsi* (B_b – 90%), *D. octaedra* (B_b – 45%), *D. r. tenuis* (B_b – 15%). Также единично встречается почвенно-подстилочный *D. veneta* (Rosa, 1886) (средиземноморский ареал, B_b – 10%).

Грабовые жимолостно-ожиновые леса широко распространены в верхнем, среднем и нижнем течении р. Пшехи и ее притоке – р. Цица (Краснодарский край и Республика Адыгея) в диапазоне высот от 150 (156) до 700 (711) м, на склонах разной экспозиции и крутизны. Почвы мощные, средне- и маломощные серые и бурые лесные со следами и без следов плоскостной эрозии. Почти во всех описанных сообществах имеются следы рубок, нередко следы выпаса и очень редко низового пожара. Сомкнутость древостоя – 70–80%. В ярусе доминирует граб обыкновенный (медиана обилия – 4 балла), в примеси встречаются и иногда содоминируют дуб Гартвиса, бук восточный и ясень высокий. Сомкнутость яруса подроста и подлеска – 30–40%, редко – 50–60%. Высокую константность имеют лещина обыкновенная, свидина южная, подрост боярышника мелколистного, бук восточного, клена полевого, редко встречается пихта Нордманна.

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 90%. В ярусе доминирует ежевика сизая, содоминирует жимолость козья. Высокую константность имеют кочедыжник женский, осока лесная, двулепестник парижский, плющ обыкновенный, подлесник европейский (*Sanicula europaea* L.), тамус обыкновенный, ластовень выющийся и фиалка душистая. Ярус напочвенных мхов не выражен, ОПП редко превышает 1–2%. ОПП эпиксильных мхов составляет 5–10%. Наиболее константны аномодон утонченный, брахитециум кочерга, гипнум кипарисовидный и леукодон погруженный.

В этих лесах выявлено 9 видов дождевых червей, полиморфный вид *D. schmidtii* представлен тремя формами. Общая численность дождевых червей в почве – 45.2 ± 4.5 ос./м², биомасса – 13.3 ± 3.4 г/м². Среди подстилочных видов в почве

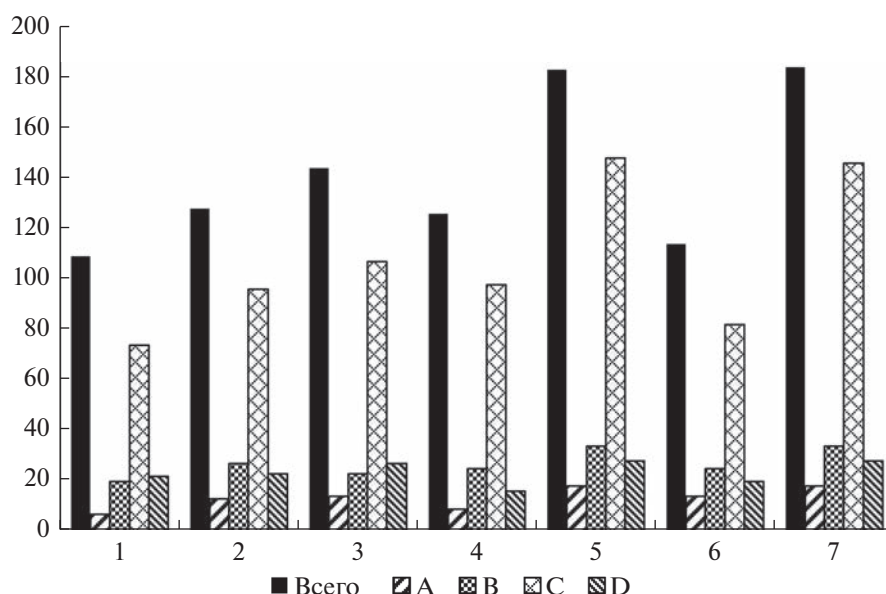


Рис. 2. Видовое богатство растительности хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. Примечание. По оси абсцисс — типы леса (1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые); по оси ординат — число видов; Всего — общее число видов в типе леса; А — число видов в ярусе древостоя, В — подлеска и подраста, С — травяно-кустарничковом, D — мохово-лишайниковом.

обнаружены: *D. octaedra* ($B_{\text{п}} - 42\%$), *D. attemsi* ($B_{\text{п}} - 14\%$), *D. r. tenuis* ($B_{\text{п}} - 4\%$), *E. tetraedra* ($B_{\text{п}} - 4\%$) и подстилочная форма *D. schmidtii* ($B_{\text{п}} - 8\%$). Доля подстилочных видов составляет 38% от общей численности и 18% от общей биомассы. Среди почвенно-подстилочных видов выявлены почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* ($B_{\text{п}} - 13\%$), *D. veneta* ($B_{\text{п}} - 10\%$) и *E. fetida* ($B_{\text{п}} - 8\%$). Доля почвенно-подстилочных видов составляет 29% от общей численности и 35% от общей биомассы. Группа собственно почвенных видов представлена собственно почвенной формой *D. schmidtii* ($B_{\text{п}} - 48\%$) и *A. jassyensis* ($B_{\text{п}} - 77\%$). Доля собственно почвенных видов составляет 27% от общей численности и 39% от общей биомассы. Норный вид *D. mariupolienis* встречен в 42% почвенных проб и составляет 6% от общей численности и 8% от общей биомассы.

В валеже граба 3-й стадии разложения, преобладающем в этих лесах, численность дождевых червей — 12.1 ± 3.8 ос./м², биомасса — 4.1 ± 1.3 г/м². Валеж граба населяют подстилочные виды: *D. octaedra* ($B_{\text{в}} - 40\%$), *D. r. tenuis* ($B_{\text{в}} - 28\%$) и *D. attemsi* ($B_{\text{в}} - 8\%$), почвенно-подстилочные: *D. veneta* ($B_{\text{в}} - 16\%$), *E. fetida* ($B_{\text{в}} - 14\%$), собственно почвенные: *D. schmidtii* ($B_{\text{в}} - 6\%$) и *A. jassyensis* ($B_{\text{в}} - 4\%$). Единично встречен и норник — *D. mariupolienis*.

Видовое богатство и видовая насыщенность хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи. Наибольшее флористическое разнообразие (сосуди-

стые растения и мхи) (рис. 2) было отмечено в грабовом жимолостно-ожинном (184 вида) и грабово-дубовом рододендро-ожинном (183) типах леса, что связано с низкой сомкнутостью крон яруса древостоя (70–80%). В условиях повышенной освещенности напочвенного покрова создаются наиболее благоприятные условия для произрастания не только собственно лесных неморально-бореальных, но и лугово-опушечных видов растений. В этих двух типах леса выявлены и наибольшие показатели разнообразия дождевых червей: в грабовом жимолостно-ожинном типе леса отмечено наибольшее число видов люмбрицид среди всех обследованных лесов р. Пшехи, наименьшее значение индекса доминирования Симпсона и наибольшее — индекса разнообразия Шенона. Несколько ниже показатели разнообразия люмбрикофауны в грабово-дубовом рододендро-ожинном типе леса, однако значимо выше в сравнении с другими типами леса (табл. 1). Благоприятным трофическим фактором для дождевых червей в этих типах леса служит прежде всего легкоразлагаемый опад граба (Korboulevsky et al., 2016; Kuznetsova et al., 2021).

Наименьшее флористическое разнообразие (рис. 2) отмечено в пихто-буковом папоротниково-разнотравном (109 видов) и грабово-буковом (114) ожиново-разнотравном типах леса. В этих типах леса негативное воздействие на флористическое разнообразие оказывает не только сильно сомкнутый полог древостоя (85–95%), но и высо-

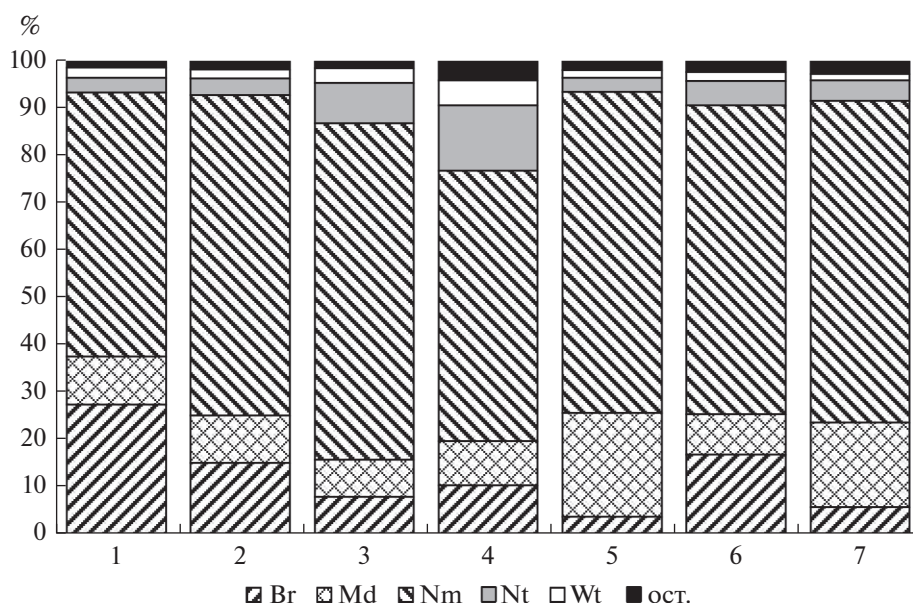


Рис. 4. Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи.

Примечание. По оси абсцисс — типы леса (1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые); по оси ординат — доля видов в %: Br — бореальные виды, Md — лугово-опушечные, Nm — неморальные, Nt — нитрофильные, Wt — околотовидные, ост. — остальные виды.

предгорных районах нижнего течения р. Пшехи, здесь в условиях более высоких значений показателей среднегодовой температуры и низких значений показателей среднегодового количества осадков формируются наиболее благоприятные условия для термофильной и ксерофильной лугово-опушечной растительности.

Для грабово-черноольхового типа леса отмечена наибольшая доля нитрофильных видов (рис. 4), формирующихся на сплошных вырубках пихто-буковых, буковых и пихто-грабовых лесов. В этих лесах в условиях повышенной освещенности и увлажнения почвы создаются наиболее благоприятные условия для развития влаголюбивого нитрофильного высокотравья, в старых колеях лесовозов обильно распространены околотовидные виды растений.

ДСА-ординация хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по сходству флористического состава и экологическим шкалам Э. Ландольта. Диаграмма ДСА-ординации хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по флористическому сходству (рис. 5) достаточно хорошо подтверждает выделение типов леса, а ее совмещение с трендами оценок по экологическим шкалам Э. Ландольта (Landolt et al., 2010) позволяет обсудить экологические предпосылки дифференциации выделенных типов леса. На диаграмме приведены векторы экологических факторов, длина и направление которых отражают степень корреляции факторов с осями, но не

являются регрессионными прямыми в строгом смысле. Наибольший коэффициент корреляции Пирсона с первой осью ДСА ($p < 0.005$) имеет только показатель богатства почвы азотом ($r = 0.799$), со второй осью значимой корреляции не выявлено, с третьей наибольшая значимая корреляция отмечена для показателей гумусированности почвы (-0.776), освещенности (0.773), теплообеспеченности (0.708), континентальности (0.678), увлажнения почвы (-0.556) и кислотности/щелочности почвы (0.451).

Результаты многомерной ординации по шкале Э. Ландольта показали (рис. 5), что пихто-буковые папоротниково-разнотравные, в меньшей степени пихто-грабовые ожино-разнотравные леса, по сравнению с другими типами леса, приурочены к наиболее увлажненным гумусированным кислым почвам, во флоре сообществ преобладают теневыносливые холодоустойчивые виды растений. Приуроченность к хорошо увлажненным почвам и высокая доля холодоустойчивых видов растений объясняется высотным распространением данных типов леса, занимающих наиболее высокие участки рельефа в долине р. Пшехи, где выпадает наибольшее количество осадков. Высокий показатель кислотности почвы пихто-буковых и пихто-грабовых лесов объясняется низким качеством опада пихты Нордманна и бука восточного. При этом высокая гумусированность почвы может быть связана с высокой био-

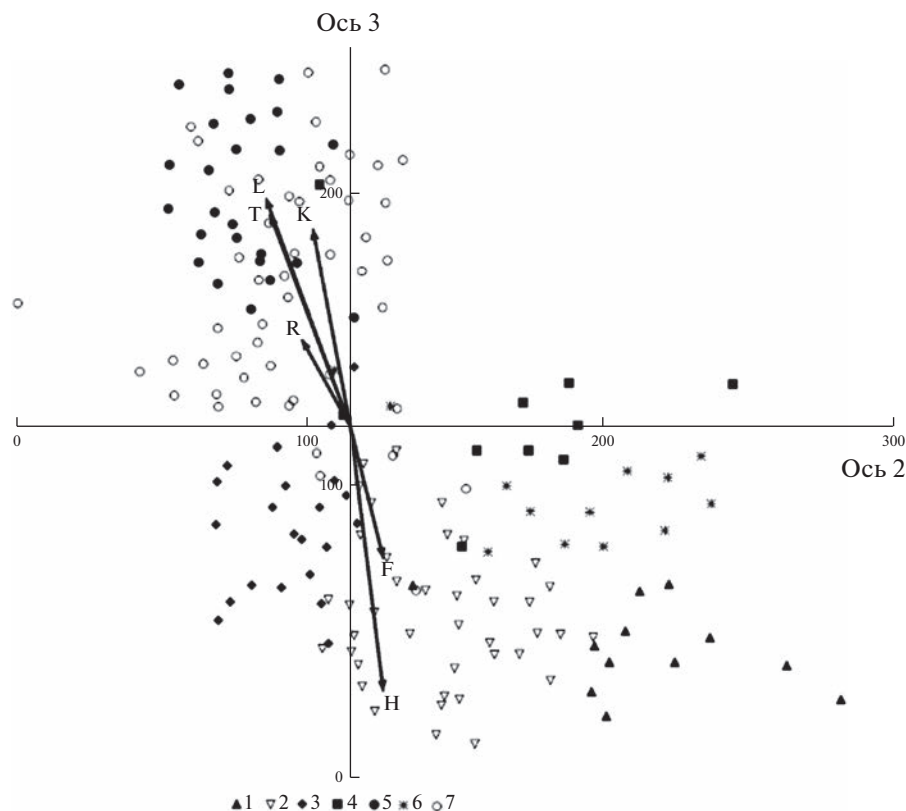


Рис. 5. DCA-ординация хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по сходству флористического состава и экологическим шкалам Э. Ландольта. Примечание. 1 — пихто-буковые папоротниково-разнотравные; 2 — пихто-грабовые ожино-разнотравные; 3 — осино-грабовые жимолостно-мелкотравные; 4 — грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные; 5 — грабово-дубовые рододендро-ожиновые; 6 — грабово-буковые ожино-разнотравные; 7 — грабовые жимолостно-ожиновые.

массой собственно почвенных дождевых червей (табл. 1), активная жизнедеятельность которых проходит в гумусовом и минеральных горизонтах. По причине низкого качества опада в этих лесах невысокая биомасса важнейших гумусообразователей почвенно-подстилочных и норных червей, однако известно, что гумусообразованию способствуют и собственно почвенные черви, в копролитах которых выявлено усложнение формы гумусовых соединений без снижения содержания углерода в них (Кутовая, 2012), кроме того черви этой группы способны ассимилировать углерод тонких корней (Шиленкова, Тиунов, 2014).

Грабово-дубовые рододендро-ожиновые и грабовые жимолостно-ожиновые типы леса, по сравнению с другими типами леса, приурочены к наиболее сухим почвам, имеющим низкую кислотность и низкий показатель гумусированности, в их флоре выше доля светолюбивых термофильных видов растений. Грабово-дубовые и грабовые леса занимают нижний равнинный и предгорный пояс распространения лесов р. Пшехи, где выпадает значительно меньше осадков по сравнению с низкогорьями верховьев реки. Богатство почв

азотом и низкая кислотность почвы объясняется высоким качеством опада яруса древостоя данных типов леса, представленных широколиственными видами деревьев — грабом обыкновенным, ясенем высоким, видами дуба и др.

Осино-грабовые жимолостно-мелкотравные, грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные и грабово-буковые ожино-разнотравные типы леса распространены в среднем течении р. Пшехи, занимают промежуточное положение по условиям местообитания и составу флор.

Биотопическая приуроченность морфо-экологических групп дождевых червей к типам леса. Всего в хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи выявлено 11 видов дождевых червей, что составляет 50% разнообразия люмбрикофауны Северо-Западного Кавказа (Рапопорт, Цепкова, 2015; Гераськина, 2016). Во всех выделенных типах леса комплекс дождевых червей можно охарактеризовать как полноценный, т.к. в них обитают все четыре морфо-экологические группы червей: подстилочные, почвенно-подстилочные, собственно почвенные и норные, которые населяют разные почвенные горизонты и осуществляют разные

этапы деструкции опада и трансформации органического вещества. В каждом типе леса выявлено не менее 7 видов люмбрицид. Различается соотношение групп дождевых червей как по численности, так и биомассе в разных типах леса.

Группа *подстилочных дождевых червей* приурочена к лесам с преобладанием граба (осино-грабовые жимолостно-мелкотравные, грабово-черноольховые нитрофильно-высокотравные, грабово-дубовые рододендро-ожиновые, грабовые жимолостно-ожиновые), в этих типах леса численность и биомасса подстилочных видов значительно выше в сравнении с другими типами (табл. 1). Основным фактором, способствующим поддержанию высокой численности червей данной группы, можно считать легкоразлагаемый опад граба, поскольку подстилочные черви тесно связаны с горизонтом подстилки, от трофических условий которого зависит их численность и биомасса. В указанных типах леса разнообразие, численность и биомасса подстилочных червей в почве выше, чем в валеже, за исключением вида *D. attemsi*, который в данном исследовании часто приурочен к валежу дуба, что было выявлено в грабово-дубовых лесах, в которых его встречаемость в валеже дуба составила 90%. В пихто-буковых и пихто-грабовых лесах численность и биомасса подстилочных червей в два раза ниже, чем в грабовых, что объясняется низким качеством опада бука и пихты. При этом в этих лесах роль валежа для поддержания разнообразия и численности подстилочных червей возрастает. Встречаемость *D. r. tenuis*, *D. octaedra* часто выше в валеже пихты, чем в горизонте подстилки. Приуроченность данных видов червей к валежу хвойных видов деревьев была отмечена и в других лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа (Geraskina, Shevchenko, 2019).

Среди подстилочных видов во всех типах леса многочисленны космополиты (*D. r. tenuis*, *D. octaedra*) и средиземноморский вид *D. attemsi* (чаще населяет валеж, чем подстилку), реже встречен крымско-кавказский эндемик *D. schmidtii* (подстилочная форма).

Почвенно-подстилочные виды так же, как и подстилочные, приурочены к высокому качеству опада и вносят большой вклад в численность и биомассу люмбрицид в грабово-буковых ожино-разнотравных лесах, грабово-черноольховых нитрофильно-высокотравных и грабовых жимолостно-ожиновых лесах. Наибольший вклад в биомассу вносит почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii*. Реже встречены *D. veneta* и *E. fetida*, которые наряду с почвенными пробами часто обнаруживаются в валеже граба.

В группе почвенно-подстилочных видов во всех исследуемых типах леса наибольший вклад в биомассу вносит крымско-кавказский эндемик *D. schmidtii*. Реже встречены космополит *E. fetida* и

средиземноморский вид *D. veneta*, которые в большой степени приурочены к валежу лиственных видов.

Группа собственно почвенных видов приурочена к буково-пихтовым папоротниково-разнотравным, пихто-грабовым ожино-разнотравным и осино-грабовым жимолостно-мелкотравным лесам. Данные типы леса характеризуются увлажненными почвами (рис. 5), что способствует распространению этой группы дождевых червей в лесах Северо-Западного Кавказа, поскольку в этих лесах преобладают эндемичные виды, которые более требовательны к влажности почвы в отличие от собственно почвенных космополитных червей, обитающих в средней полосе (Geraskina, Shevchenko, 2021). В первых двух указанных типах леса выше доля трудноразлагаемого опада в связи с преобладанием в древостое бука и пихты, опад ограничивает обитание видов, трофически связанных с подстилкой, но в меньшей степени оказывает влияние на эндогеяных (собственно почвенных) червей, которые потребляют в значительной степени переработанное органическое вещество, подвергая его дальнейшей трансформации. Валеж в меньшей степени имеет значение для поддержания разнообразия собственно почвенных видов дождевых червей, чем подстилочных и почвенно-подстилочных. Лишь в небольшом числе проб в валеже лиственных (граб и бук) встречены собственно почвенные виды.

Среди группы собственно почвенных червей в исследуемых лесах не обнаружены космополитные виды, во всех типах леса большой вклад в биомассу вносят крымско-кавказский эндемик *D. schmidtii* и средиземноморский *A. jassyensis*. Восточно-азиатский *D. tellermanica* встречен только в среднем течении р. Пшехи в осиново-грабовых лесах.

Норная группа представлена только крымско-кавказским эндемиком *D. mariupolienis*, который встречен во всех типах леса, в большей степени приурочен к лесам на увлажненных почвах. Наибольшая численность и биомасса представлена в пихто-буковых папоротниково-разнотравных лесах. Ранее и в других районах Северо-Западного Кавказа была отмечена приуроченность данного вида к позднесукцессионным типам леса (Гераскина, 2018).

ВЫВОДЫ

1. Для хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи по эколого-фитоценотической классификации выделено 7 типов леса: пихто-буковый папоротниково-разнотравный, пихто-грабовый ожино-разнотравный, осино-грабовый жимолостно-мелкотравный, грабово-черноольховый нитрофильно-высокотравный, грабово-дубовый родо-

дендро-ожиновый, грабово-буковый ожино-разнотравный и грабовый жимолостно-ожиновый.

2. Флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи насчитывает 270 видов, из них — 221 вид сосудистых растений и 49 видов мхов. Наибольшее флористическое разнообразие отмечено для грабового жимолостно-ожинового (184 вида) и грабово-дубового рододендро-ожинового (183) типов леса, наименьшее — пихто-букового папоротниково-разнотравного (109) и грабово-букового ожиново-разнотравного (114) типов леса. Установлено, что флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи находится в обратной зависимости от сомкнутости крон древостоя и доли бука восточного в ярусе древостоя и подлеска: чем выше сомкнутость и доля бука в древостое и подлеске, тем меньше флористическое разнообразие.

3. Наибольшая видовая насыщенность отмечена для грабово-черноольхового нитрофильно-высокотравного типа леса, наименьшая — для пихто-букового папоротниково-разнотравного типа леса. Установлено, что видовая насыщенность хвойно-широколиственных лесов р. Пшехи зависит от интенсивности рубок леса и влажности почвы.

4. Эколого-ценотическая структура хвойно-широколиственных типов леса р. Пшехи зависит от высоты над ур. м., определяющего показатели среднегодового количества осадков и среднегодовой температуры — с понижением высоты над ур. м. доля бореальных видов в составе флоры уменьшается, а доля неморальных и лугово-опушечных видов увеличивается.

5. В хвойно-широколиственных лесах р. Пшехи выявлено 11 видов дождевых червей, принадлежащих к четырем морфо-экологическим группам: подстилочным, почвенно-подстилочным, собственно почвенным и норным. В лесах с высоким качеством опада (с преобладанием граба) наибольший вклад в биомассу вносят группы подстилочных (до 41%) и почвенно-подстилочных (до 45%) дождевых червей. В лесах с низким качеством опада (пихты и бука) высока доля собственно почвенных дождевых червей (до 66%). Норные черви в большей степени приурочены к лесам на увлажненных почвах.

6. Во всех типах леса преобладают крымско-кавказские эндемики: полиморфный вид *D. schmidtii* (леса населяют три формы), норный вид *D. mariupolienis* и средиземноморские виды *A. jassyensis* (собственно почвенный) и *D. attemsi* (подстилочный, приурочен к валежу лиственных деревьев). Космополитные виды вносят большой вклад в биомассу и численность только в группе подстилочных червей: *D. r. tenuis*, *D. octaedra* (приурочены к валежу хвойных деревьев).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар, 1961. 466 с.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Гвоздецкий Н.А. Кавказ. Очерк природы. М.: Географиз, 1963. 264 с.
- Геология СССР. Геологическое описание. Северный Кавказ / Под ред. В.Л. Андрушук, А.Я. Дубинского, В.Е. Хаина. М.: Недра, 1968. Т. 9. Ч. 1. 760 с.
- Гераськина А.П. Динамика комплекса дождевых червей в ходе послерубочных сукцессий в лесах Северо-Западного Кавказа // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. Р. 1–14.
- Гераськина А.П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 450–466.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. 2018. № 6. С. 464–478.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3–16.
- Гиляров М.С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 304 с.
- Кутовая О.В. Характеристика гумусовых веществ агромерно-подзолистой почвы и копролитов дождевых червей. Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2012. № 69. С. 46–59.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. Р. 1–90.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Басова Е.В. Функциональная классификация лесов: актуальность и подходы к разработке. Лесоведение. 2021. № 6. С. 566–580.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Л.Б. Заугольной, Т.Ю. Браславской. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 33–39.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.

- Сафаров И.С., Олисаев В.А. Леса Кавказа: социально-экологические функции. Владикавказ, 1991. 271 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоцено-тические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра, 2002. С. 145–194.
- Спирин В.А., Широков А.И. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. № 3. С. 25–31.
- Унгуриану Т.Н., Гржибовский А.М. Сравнение трех и более независимых групп с использованием непараметрического критерия Краскела–Уоллиса в программе Stata // Экология человека. 2014. № 6. С. 55–58.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Cambridge: Cambridge university press, 1995. 516 p.
- Шевченко Н.Е., Браславская Т.Ю. Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. I. Порядок *Carpineta lia betuli* Р. Fukerek 1968 // Растительность России. 2021. № 42. С. 118–145.
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенкова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераскина А.П., Горнов А.В., Грабенко Е.А., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176.
- Шиленкова О.Л., Тиунов А.В. Освоение подвижного углерода почвы тропическими дождевыми червями *Pontosclex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 12. С. 1397–1403.
- Geraskina A., Kuprin A. Functional diversity of earthworm communities in forests in the south of the Russian Far East // Ecological Questions. 2021. V. 32. № 2. P. 81–91.
- Geraskina A., Shevchenko N. Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus // Zootaxa. 2021. V. 4975. № 3. P. 561–573.
- Geraskina A., Shevchenko N. Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus // Turkish Journal of Zoology. 2019. V. 43. № 5. P. 480–489.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. The checklist of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M. Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*) // Oecologia. 2010. № 164. P. 1083–1094.
- Korboulewsky N., Perez G., Chauvat M. How tree diversity affects soil fauna diversity: a review // Soil Biology and Biochemistry. 2016. V. 94. P. 94–106.
- Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V., Smirnov V.E., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N. Linking vegetation, soil carbon stocks, and earthworms in upland coniferous – broadleaf forests // Forests. 2021. V. 12. № 9. Article 1179.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgenuth T. Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern: Haupt-Verlag, 2010. 376 p.
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.10. MjM Software. 2006. Gleneden Beach, Oregon.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D., Degen T. Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica* // Journal of Ecology. 2012. V. 100. P. 1557–1608.
- Peet R.K., Roberts D.W. Classification of natural and semi-natural vegetation // Vegetation ecology. Second edition. New York: Oxford university Press, 2013. P. 28–70.
- Provost G.L., Schenk N.V., Penone C., Thiele J., Westphal C., Allan E., Ayasse M., Blüthgen N., Boeddinghaus R.S., Boesing A.L., Bolliger R., Busch V., Fischer M., Gossner M.M., Hölzel N., Jung K., Kandeler E., Klaus V.H., Kleinebecker T., Leimer S., Marhan S., Morris K., Müller S., Neff F., Neyret M., Oelmann Y., Perović D.J., Peter S., Prati D., Rillig M.C., Saiz H., Schäfer D., Scherer-Lorenzen M., Schloter M., Schöning I., Schrumph M., Steckel J., Steffan-Dewenter I., Tschapka M., Vogt J., Weiner C., Weisser W., Wells K., Werner M., Wilcke W., Manning P. The supply of multiple ecosystem services requires biodiversity across spatial scales // Nature Ecology & Evolution. 2023. V. 7. № 2. P. 236–249.
- Sariyildiz T. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris* // Scandinavian Journal of Forest Research. 2008. V. 23. № 4. P. 330–338.
- Sariyildiz T., Küçük M. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 2008. V. 32. № 6. P. 547–559.
- Shevchenko N., Geraskina A. Northwest Caucasus forest spreading evaluation by GIS modeling and historical and geographic data analysis // Ecological Questions. 2019. V. 30. № 2. P. 47–55.
- Shevchenko N., Geraskina A. Structural and species diversity on North and South slopes in coniferous-deciduous forests of the North-Western Caucasus // Ecological Questions. 2023. V. 34. № 1. P. 17–33.
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E. The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus // Ecological Questions. 2021. V. 32. № 2. P. 93–110.
- The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature. A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB. Malta: Progress Press, 2010. 49 p.
- www.cepl.rssi.ru/bio/forest/ (дата обращения: 27.02.2023).

Species and Structural Diversity of Coniferous-Broadleaved Mixed Forests of the Pshekha River, North-Western Caucasus

N. E. Shevchenko^{1, *} and A. P. Geraskina¹

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

*E-mail: angersgma@gmail.com

The article presents the species and structural diversity of coniferous-broadleaved forests of the Pshekha river — the largest tributary of the Kuban river. All in all, 7 main types of forest were identified and described: fir-beech fern-forb forest, fir-hornbeam blackberry-forb forest, aspen-hornbeam honeysuckle-small-herb forest, hornbeam-black alder nitrophilic-tall-herb forest, hornbeam-oak rhododendron-blackberry forest, hornbeam-beech blackberry-forb forest and hornbeam honeysuckle-blackberry forest. The composition of the forest flora of the Pshekha river includes 270 species, including 221 species of vascular plants and 49 species of mosses. Floristic diversity of coniferous-broadleaved forests of the Pshekha river is inversely related to the crown density of the stand and the proportion of oriental beech (*Fagus orientalis*). The highest species saturation was noted in the hornbeam-black alder nitrophilic-high-grass forest type, the lowest — in the fir-beech fern-forb type. Ecological and coenotic structure of coniferous-broadleaved forest types of the Pshekha river depends on the height above sea level, which determines the indicators of the average annual precipitation and average annual temperature — with a decrease in altitude above sea level. m. the proportion of boreal species in the composition of the flora decreases, while the proportion of nemoral and meadow-edge species increases. In the coniferous-broadleaved forests of the river. Pshekha, 11 species of earthworms were identified, belonging to four morpho-ecological groups: epigeic, epi-endogeic and endogeic, as well as anecic. In forests with a high quality of litter (hornbeam-dominated), the greatest contribution to the biomass is made by epigeic (up to 41%) and endogeic (up to 45%) groups of earthworms. In forests with low quality litter (fir- and beech-dominated), the share of endogeic earthworms is high (up to 66%). Anecic worms are mostly confined to forests on moist soils. In all types of forests, Crimean-Caucasian endemics make a large contribution to biomass and abundance: polymorphic species *D. schmidtii*, anecic *D. mariupolienis*, as well as Mediterranean species: litter *D. attemsi* (often inhabiting oak and hornbeam deadwood) and proper soil *A. jassyensis*. Cosmopolitan species (*D. r. tenuis*, *D. octaedra*) are numerous among the epigeic worms and often inhabit deadwood of coniferous tree species.

Keywords: forest types, ecological and coenotic structure, species number, earthworms, Lumbricidae, deadwood.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the state contract with the CEPF RAS “Methodic approach to assessing the structural organization and functioning of the forest ecosystems” No. 121121600118-8.

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnodarskomu krayu (Agro-climatic guide for the Krasnodar Krai), Krasnodar: Kn. izd-vo, 1961, 466 p.
- Cherepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Geologiya SSSR. Geologicheskoe opisanie. Severnyi Kavkaz (Geology of the USSR. Geological description. Northern Caucasus), Moscow: Nedra, 1968, Vol. 9, Part 1, 760 p.
- Geraskina A., Kuprin A., Functional diversity of earthworm communities in forests in the south of the Russian Far East, *Ecological Questions*, 2021, Vol. 32, No. 2, pp. 81–91.
- Geraskina A., Shevchenko N., Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus, *Zootaxa*, 2021, Vol. 4975, No. 3, pp. 561–573.
- Geraskina A., Shevchenko N., Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus, *Turkish Journal of Zoology*, 2019, Vol. 43, No. 5, pp. 480–489.
- Geras'kina A.P., Dinamika kompleksa dozhdevykh chervei v khode poslerubochnykh suktessii v lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Dynamics of the complex of earthworms during of successions after-felling in the forests of the North-Western Caucasus), *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, No. 1, pp. 1–14.
- Geraskina A.P., Dozhdevye chervi (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) okrestnostei pos. Dombai Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz, Karachaevo-Cherkessiya) (Earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia)), *Trudy zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, Vol. 320, No. 4, pp. 450–466.
- Geras'kina A.P., Shevchenko N.E., Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervei v malonarushennykh lesakh Teberdinskogo biosfernogo zapovednika (Biotopic association of earthworms in intact forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 464–478.
- Geras'kina A.P., Shevchenko N.E., Otsenka priurochennosti morfo-ekologicheskikh grupp dozhdevykh chervei (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) k osnovnym tipam lesa basseina reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Assessment of the restrictions of morpho-ecological groups of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) to the basic types

- of forest in the basin of Big Laba river, Northwestern Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 100, No. 1, pp. 3–16.
- Gilyarov M.S., *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil-zoological research), Moscow: Nauka, 1975, 304 p.
- Gvozdetkii N.A., *Kavkaz. Ocherk prirody* (Caucasus: a sketch of environment), Moscow: Geografiz, 1963, 262 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Junkonienė I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I., The checklist of mosses of East Europe and North Asia, *Arctoa*, 2006, Vol. 15, pp. 1–130.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M., Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*), *Oecologia*, 2010, No. 164, pp. 1083–1094.
- Korboulewsky N., Perez G., Chauvat M., How tree diversity affects soil fauna diversity: a review, *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, Vol. 94, pp. 94–106.
- Kutovaya O.V., Kharakteristika gumusovykh veshchestv agrodernovo-podzolistoi pochvy i koprolitov dozhdevykh chervei (Characteristics of humus and coprolites of earthworms in agro-soddy podzolic soils), *Byulleten' Pochvenno-goinstituta imeni V.V. Dokuchaeva*, 2012, No. 69, pp. 46–59.
- Kuznetsova A.I., Geraskina A.P., Lukina N.V., Smirnov V.E., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N., Linking vegetation, soil carbon stocks, and earthworms in upland coniferous – broadleaf forests, *Forests*, 2021, Vol. 12, No. 9, Article 1179.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W., Nobis M., Rudmann-Maurer K., Schweingruber F.H., Theurillat J.-P., Urmi E., Vust M., Wohlgenuth T., *Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*, Bern: Haupt-Verlag, 2010. 376 p.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniy (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Kuznetsova A.I., Smirnov V.E., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Tikhonova E.V., Teben'kova D.N., Basova E.V., Funktsional'naya klassifikatsiya lesov: aktual'nost' i podkhody k razrabotke (Forests' functional classification: relevance and approaches to development), *Lesovedenie*, 2021, No. 6, pp. 566–580.
- McCune B., Mefford M.J., *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 5.10. MjM Software, 2006, Glendened Beach, Oregon.
- Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki (Methodical approaches to environmental assessment of forest cover in a small catchment), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 383 p.
- Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia), Moscow: Nauchnyi mir, 2000, 186 p.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D., Degen T., Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*, *Journal of Ecology*, 2012, Vol. 100, pp. 1557–1608.
- Peet R.K., Roberts D.W., Classification of natural and semi-natural vegetation, In: *Vegetation ecology*, New York: Oxford university Press, 2013, pp. 28–70.
- Provost G.L., Schenk N.V., Penone C., Thiele J., Westphal C., Allan E., Ayasse M., Blüthgen N., Boeddinghaus R.S., Boesing A.L., Bolliger R., Busch V., Fischer M., Gossner M.M., Hölzel N., Jung K., Kändler E., Klaus V.H., Kleinebecker T., Leimer S., Marhan S., Morris K., Müller S., Neff F., Neyret M., Oelmann Y., Perović D.J., Peter S., Prati D., Rillig M.C., Saiz H., Schäfer D., Scherer-Lorenzen M., Schlöter M., Schöning I., Schrumpf M., Steckel J., Steffan-Dewenter I., Tschapka M., Vogt J., Weiner C., Weisser W., Wells K., Werner M., Wilcke W., Manning P., The supply of multiple ecosystem services requires biodiversity across spatial scales, *Nature Ecology & Evolution*, 2023, Vol. 7, No. 2, pp. 236–249.
- Rapoport I., Tsepkova N., Struktura naseleniya i topicheskie preferendy dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v pochvakh etalonnnykh lesnykh formatsii basseinov rek Teberda i Bol'shoi Zelenchuk (Teberdinskii zapovednik, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda Nature Reserve, North-western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No. 6–1, pp. 33–39.
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 431 p.
- Safarov I.S., Olisaev V.A., *Les Kavkaza: sotsial'no-ekologicheskie funktsii* (Forests of the Caucasus: socio-ecological functions. Vladikavkaz), Vladikavkaz, 1991, 271 p.
- Sariyildiz T., Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris*, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2008, Vol. 23, No. 4, pp. 330–338.
- Sariyildiz T., Küçük M., Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2008, Vol. 32, No. 6, pp. 547–559.
- Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E., The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the forests of the northwestern Caucasus, *Ecological Questions*, 2021, Vol. 32, No. 2, pp. 93–110.
- Shevchenko N., Geraskina A., Northwest Caucasus forest spreading evaluation by GIS modeling and historical and geographic data analysis, *Ecological Questions*, 2019, Vol. 30, No. 2, pp. 47–55.
- Shevchenko N., Geraskina A., Structural and species diversity on North and South slopes in coniferous-deciduous

forests of the North-Western Caucasus, *Ecological Questions*, 2023, Vol. 34, No. 1, pp. 17–33.

Shevchenko N.E., Braslavskaya T.Y., Shirokolistvennye lesa Severo-Zapadnogo Kavkaza. I. Poryadok Carpinetalia betuli P. Fukerek 1968 (Broad-leaved forests in the North-Western Caucasus. I. Order Carpinetalia betuli P. Fukerek 1968), *Rastitel'nost' Rossii*, 2021, No. 42, pp. 118–145.

Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Grabenko E.A., Tikhonova E.V., Lukina N.V., 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.

Shilenkova O.L., Tiunov A.V., Osvoenie podvizhnogo ugleroda pochvy tropicheskimi dozhdevymi chervyami *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) (Assimilation of movable soil carbon by tropical earthworms *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta)), *Zoologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 93, No. 12, pp. 1397–1403.

Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Khanina L.G., Bobrovskii M.V., Toropova N.A., Populyatsionnye i fitotsenoticheskie metody analiza bioraznoobraziya rastitel'nogo

pokrova (Population and phytocenotic methods for the analysis of vegetation biodiversity), In: *Sokhranenie i vosstanovlenie bioraznoobraziya* (Conservation and restoration of biodiversity), Moscow: Izd-vo nauchnogo i uchebno-metodicheskogo tsentra, 2002, pp. 145–194.

Spirin V.A., Shirokov A.I., Osobennosti gumifikatsii valezha v nenarushennykh pikhtovo-elovykh lesakh Nizhegorodskoi oblasti (The features of the wood-decay in the virgin abies-fir forests from Nizhny Novgorod Region), *Mikologiya i fitopatologiya*, 2002, Vol. 36, No. 3, pp. 25–31.

The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature. A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB, Malta: Progress Press, 2010. 49 p.

Unguryanu T.N., Grzhibovskii A.M., Sravnenie trekh i bol'she nezavisimykh grupp s ispol'zovaniem neparametricheskogo kriteriya Kraskela Uollisa v programme Stata (Analysis of three independent groups using non-parametric Kruskal–Wallis test in Stata software), *Ekologiya cheloveka*, 2014, No. 6, pp. 55–58.

Vsevolodova-Perel' T.S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.

www.cepl.rssi.ru/bio/forest/ (February 27, 2023).

УДК 632.754.1

ОЦЕНКА НЕГАТИВНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ КАРАНТИННОГО ВРЕДИТЕЛЯ КРУЖЕВНИЦА ДУБОВОЙ НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

© 2023 г. А. Р. Бибин^{а, б, с, *}, О. Г. Белоус^д, Н. Б. Платонова^д

^аИнститут экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
ул. И. Арманд, д. 37 а, Нальчик, Кабардино-Балкарская республика, 360051 Россия

^бКавказский государственный природный биосферный заповедник им. Г.Х. Шапошникова,
ул. Карла Маркса, д. 8, Сочи, Краснодарский край, 354340 Россия

^сМайкопский государственный технологический университет,
ул. Первомайская, д. 191, Майкоп, Республика Адыгея, 385000 Россия

^дСубтропический научный центр Российской академии наук,
ул. Яна Фабрициуса, д. 2/28, Сочи, Краснодарский край, 354002 Россия

*E-mail: bibin@inbox.ru

Поступила в редакцию 17.05.2022 г.

После доработки 08.01.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

В 2015 г. на территории Краснодарского края был обнаружен инвазивный клоп дубовая кружевница (*Corythucha arcuata*) (Say, 1832) — представитель североамериканской фауны клопов-кружевниц (Heteroptera: Tingidae). Основная вредоносность дубовой кружевницы заключается в высасывании клеточных соков из листьев, в результате чего развивается их хлороз, что может представлять особую опасность и является причиной угнетения и гибели дубов. Для оценки воздействия питания дубовой кружевницы мы проанализировали пигментный состав листьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) до и после повреждения. Оптическую плотность экстрагированных пигментов измеряли на спектрофотометре. Оценку функционального состояния фотосинтетического аппарата вели на портативном хлорофилл-флуорометре. В результате установлено существенное снижение содержания основного фотосинтетического пигмента — хлорофилла и каротиноидов, что свидетельствует о подавлении механизма неспецифической защиты растений. Параллельно происходит снижение коэффициента фотосинтетической активности и уровня жизнеспособности. Однако эти негативные процессы хотя бы отчасти компенсируются увеличением хлорофилла b, что предотвращает угнетение ассимиляции CO₂. Поражение вредителем вызывает существенное уменьшение толщины листа в основном за счет уменьшения биометрических параметров губчатой и столбчатой паренхимы.

Ключевые слова: дубовая кружевница, хлорофилл, каротиноиды, негативное воздействие.

DOI: 10.31857/S0024114823060025, **EDN:** YXTROW

В рамках исследования была предпринята попытка оценить воздействие питания клопа дубовой кружевницы на пигментный состав листьев дуба черешчатого. В настоящее время распространено мнение, что столь масштабная дехромация листьев дубов, вызванная питанием клопа-кружевницы, влечет за собой существенное ослабление дубов вследствие сокращения периода фотосинтеза. По этой причине нами поставлена задача — выявить наличие такой тенденции путем анализа изменения пигментного состава листа.

Дубовая кружевница — представитель североамериканской фауны клопов-кружевниц (Heteroptera: Tingidae) (Orvis, Grissino-Mayer, 2002).

Вредоносность дубовой кружевницы заключается в высасывании клеточных соков из листьев (в результате чего развивается их хлороз, вплоть

до полного обесцвечивания) и в загрязнении листьев экскрементами и экзuviaми личинок. Существует мнение, что снижение фотосинтетической активности листьев представляет особую опасность и является причиной угнетения и гибели дубов (Стрюкова и др., 2019).

Основное питание клопы проходят на дубах различных видов, но также могут питаться и развиваться на других растениях (Борисов и др., 2018).

В настоящее время этот вид заселил Северный Кавказ во всем ареале дуба. Наибольшая его численность и видимые повреждения отмечены на территории Краснодарского края, республик Адыгеи и Кабардино-Балкарии.

Ранее нами была предпринята попытка оценить воздействие и экономические потери из-за возможного снижения прироста древесины в дуб-

равах Кавказского экорегиона. Результаты проведенных исследований не дают возможности говорить о негативном влиянии питания клопа на прирост дубов (Бибин, Грабенко, 2021), в связи с чем была поставлена задача определить функциональное состояние растений с привлечением анатомо-физиологических параметров.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для изучения изменения пигментного состава листьев дуба вследствие питания дубовой кружевницей брались пробы до 17.06.2021 и после 20.08.2021 г. поражения клопом с одного дерева на территории 6 кв. Курджипского участка лесничества, Майкопского лесничества Республики Адыгеи.

Возраст искусственных дубрав насаждения в среднем 32 года. Тип леса — свежие дубняки дуба черешчатого (СВДЧ), тип условий произрастания — Д2 (свежая дубрава). Для наших целей было выбрано дерево Д-38, Н-12 м, находящееся в сомкнутых лесных культурах рядовой посадки, с разных сторон кроны которого были срезаны ветки с листьями и переданы в лабораторию.

Следует отметить, что в связи с очень высокой численностью дубовой кружевницы на протяжении последних 5 лет поражение ассимиляционного аппарата дубов оказывается сплошным (фото). Состояние “до поражения” характеризуется нормальным, темно-зеленым цветом листовой у всех деревьев в насаждении, клопы регистрируются единично, следов питания не обнаружено. Состояние “после поражения” отличается светло-серым (кремовым) цветом листовой во всем насаждении, в дальнейшем неизменяемым (не имеет в виду сезонное увядание листовой). Экспозиция кроны и положение дерева в древостое играют роль в начале патологического процесса, влияя на скорость его развития, к концу сезона все деревья оказываются одинаково и тотально дехромированы.

Определение физиологических характеристик состояния растений дуба осуществлялось в лаборатории физиологии и биохимии растений ФИЦ СНИЦ РАН. Все аналитические определения проводились в трехкратной повторности.

При определении содержания фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод определения содержания хлорофилла и каротиноидов с экстракцией пигментов 96%-ным этанолом и использованием расчетных формул Смита и Бенитеса (Шлык, 1971). Оптическую плотность экстрагированных пигментов измеряли на спектрофотометре ПЭ-5400ВИ (производитель — ООО “ЭКРОСХИМ” (Россия)) при длине волны для хлорофиллов *a* и *b* — 665 и 649 нм,

для каротиноидов — 440.5 нм в кюветах с толщиной слоя 10 мм.

Оценку функционального состояния фотосинтетического аппарата вели по параметрам медленной индукции флуоресценции хлорофилла на портативном хлорофилл-флуориметре LPT-3CF/RT-Df (Россия). Флуоресценция возбуждается в синей области спектра (470 нм), регистрируется кривая медленной индукции флуоресценции хлорофилла (МИФХ) — медленная фаза кривой Каутского, и на ее базе определяются параметры фотосинтетического преобразования световой энергии в растительной клетке. Полученные показатели позволяют судить о функциональном состоянии фотосинтезирующих тканей и всего растения в целом. Перед измерением мы проводили темновую адаптацию объектов, для чего листья помещали в условия низкой освещенности (менее 50 лк) на 15–20 мин (Будаговская и др., 2006).

Экспериментальные данные, полученные в ходе исследований, были обработаны с использованием общепринятых методов математической статистики с применением пакета ANOVA в STATGRAPHICS Centurion XV (версия 15.1.02, StatPoint Technologies) и MS Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ показал, что при поражении существенно изменяется содержание фотосинтетической группы пигментов: снижение отмечено по группе хлорофилла *a* и, что самое значимое, по группе каротиноидов (табл. 1). Так как основным фотосинтетическим пигментом — это именно хлорофилл *a*, его снижение может приводить к ингибированию фотосинтетической активности листьев, а также — к изменению окраски листовых пластинок (Belous et al., 2018; Кунина, Белоус, 2020). Следует отметить, что хлорофиллы, в частности, хлорофилл *a*, не играют прямой роли в устойчивости. Изменение количества хлорофилла *a* идет на фоне практически любого воздействия.

Однако одновременно происходит существенное увеличение синтеза хлорофилла *b*, который является показателем, связанным с устойчивостью растений к уровню освещенности: у растений, приспособленных к низкой освещенности, его количество выше, чем у светолюбивых (Любименко, 1963; Заленский, 1977; Насыров, 1982; Naboudane et al., 2002; Ракутько и др., 2020). В результате этого процесса сумма хлорофиллов не изменяется. Возможно, в этом причина отсутствия снижения радиального прироста.

Более значимым с точки зрения формирования устойчивости является изменение в содержании пигментов из группы каротиноидов (Крас-

Таблица 1. Характеристика пигментного комплекса листьев дуба

Образец	Оценки фотосинтетической группы пигментов, $M \pm m$, мг/г сырой массы					
	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	$\Sigma_{\text{Хл}}$	$\Sigma_{\text{Кар}}$	Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i>	$\Sigma_{\text{Хл}}/\Sigma_{\text{Кар}}$
До поражения	2.13 ± 0.12	0.80 ± 0.04	2.94 ± 0.16	3.64 ± 0.39	0.54 ± 0.06	0.81 ± 0.03
После поражения	1.75 ± 0.21	1.22 ± 0.12	2.97 ± 0.33	2.20 ± 0.24	0.32 ± 0.04	1.35 ± 0.04
НСР($P \leq 0.05$)	0.23	0.12	НС	0.04	0.03	0.46

Примечание. НСР — наименьшая существенная разность между вариантами; НС — несущественно; Хл *a* — хлорофилл *a*; Хл *b* — хлорофилл *b*; $\Sigma_{\text{Кар}}$ — каротиноиды.

Таблица 2. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата листьев дуба

Образец	Оценки параметров флуоресценции хлорофилла, $M \pm m$, условных единиц		
	Fm/F _T	Kf _T	Kf _n
До поражения	4.46 ± 0.31	0.78 ± 0.01	0.76 ± 0.01
После поражения	2.36 ± 0.05	0.57 ± 0.00	0.54 ± 0.00
НСР($P \leq 0.05$)	0.14	0.07	0.01

новский, 1994; Cuttriss et al., 2004; Edge, Truscott, 2010). Снижение каротиноидов, а следовательно, и изменение соотношения хлорофиллы/каротиноиды — отрицательный факт, который свидетельствует о подавлении механизма неспецифической защиты, компонентом которого и являются каротиноиды (Рындин и др., 2014).

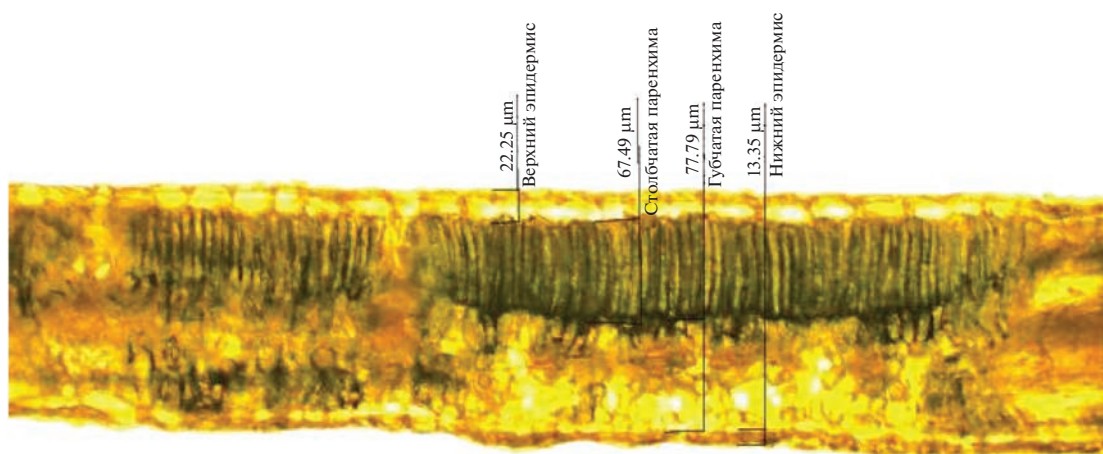
Надежным показателем функционального состояния растений, а также характеристикой, связанной с ассимиляционной деятельностью, является флуоресценция хлорофилла (Baake, Schloder, 1992; Будаговская и др., 2006). Метод оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата по измерению параметров медленной индукции флуоресценции хлорофилла дает возможность быстро оценить реакцию фотосинтетического аппарата на действие факторов среды, в том числе на биотические стрессоры (Корнеев, 2002). Так, В.Н. Гольцевым (Гольцев и др., 2014) показаны примеры использования флуоресценции хлорофилла в изучении стрессовой реакции растений. Авторами отмечено, что по повышению величины минимальной флуоресценции можно судить о способности растений “справляться” со световым стрессом, в то время как при воздействии температурного стресса (заморозки) происходит снижение флуоресценции. Исследователями установлено: в засуху у растений происходит окислительный стресс, что также фиксируется увеличением флуоресценции хлорофилла (Oukarroum et al., 2007; Guo et al., 2008; Longenberger et al., 2009). Ряд авторов отмечает, что флуоресценция хлорофилла является одним из наиболее высокоинформативных, быстрых и неdestructивных диагностических методов для обнаружения и

количественного определения повреждений фотосинтетического аппарата в результате экологического стресса в растениях (Strasser et al., 2004; Strasser et al., 2010).

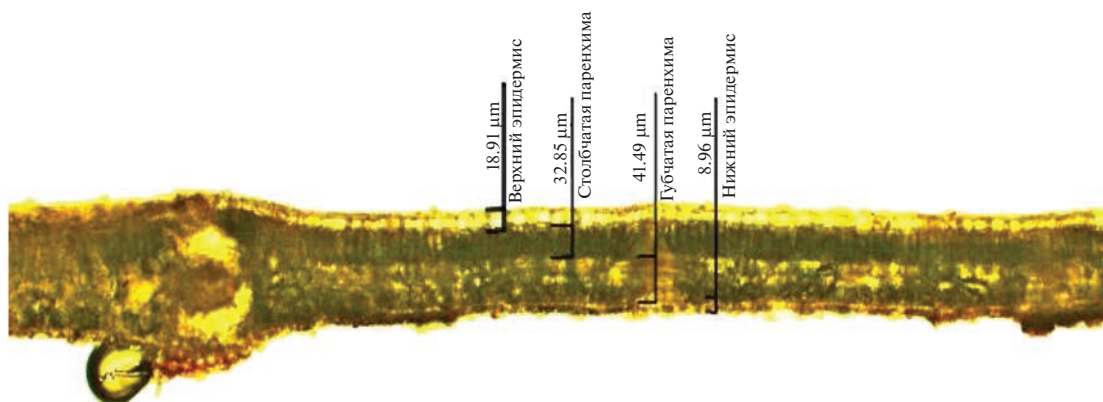
В табл. 2 представлены основные параметры флуоресценции: уровень жизнеспособности (Fm/F_T), показатель фотосинтетической активности по алгоритму экстраполяции (Kf_T), показатель фотосинтетической активности, рассчитанный в каждый текущий момент измерений (Kf_n).

Если уровень жизнеспособности (Fm/F_T), который рассматривается как мера потенциальной активности фотосинтеза, составляет 2.5 единицы и выше, это указывает на высокую активность фотосинтеза, в то время как снижение показателя ниже 2.5 условных единиц, и особенно ниже 1.0, говорит о том, что процесс ассимиляции CO₂ подавлен (Baake, Schloder, 1992; Будаговская, 2001; Гольцев и др., 2014).

Как видно из табл. 2, уровень жизнеспособности (Fm/F_T — т.н. потенциальная активность фотосинтеза) у растений до поражения находится на достаточно высоком уровне, в то время как после поражения существенно снижается, однако не достигает критических (ниже 1.0 единиц) отметок. При этом и коэффициент фотосинтетической активности (Kf_n) у растений после поражения ниже оптимального показателя, что свидетельствует о наличии некоторого стресса, так как в норме эффективность утилизации света при фотосинтезе (т.н. коэффициент фотосинтетической активности — Kf_n) составляет 0.6 единиц и выше, а при стрессах различного происхождения снижается пропорционально ослаблению фото-



Примечание. До поражения (июнь).



Примечание. После поражения (август).

Рис. 1. Биометрические характеристики листьев дуба (показано одно измерение). Примечание. До поражения (июнь). Примечание. После поражения (август).

синтетической функции. В нашем случае поражение кружевницей не только приводит к изменению количественного соотношения фотосинтетических пигментов, но и ослаблению ассимиляционной активности листьев.

Одним из факторов, обеспечивающим устойчивость культур, являются анатомо-морфологические особенности структуры листьев растений (Кунина и др., 2021), создающих естественный механический барьер на пути действия паразитов.

В связи с этим нами были проанализированы изменения анатомо-морфологических характеристик ассимиляционного аппарата. Исследования показали: поражение вредителем вызывает существенное уменьшение толщины не только листа в целом, но и каждого структурного компонента, что хорошо просматривается на рис. 1.

Из данных табл. 3, отражающей полные анатомо-морфологические характеристики листьев ду-

ба, видно, что наиболее сильные изменения затрагивают столбчатую и губчатую паренхимы (вариабельность от 34 до 42%).

Предварительно можно предположить, что некоторое снижение толщины верхнего и нижнего эпидермиса (соответственно в 1.1 и 1.3 раза) приводит к повышению проницаемости мембран, которая провоцирует торможение поглотительной активности клеток и других физиолого-биохимических процессов, осуществляющихся в обычных условиях (Чудинова, Орлова, 2006). Данный вопрос также требует дополнительного исследования, так как влияние клопа-кружевницы, скорее всего, имеет не только видимое изменение вследствие питания растительными соками, но и изменение окраски растительных тканей. В результате действия ферментов слюнных желез, вводимых в ткани, может происходить изменение биохимического состава в повреждаемых частях растений, что также может влиять на



Рис. 2. Листва дуба, пораженного дубовой кружевницей.

метаболические процессы и приводят к увяданию листьев, усыханию растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, установлено, что питание кружевницы дубовой приводит к существенному изменению ассимиляционного аппарата дуба: происходит существенное снижение содержания основного фотосинтетического пигмента — хлорофилла *a* (в 1.2 раза) и каротиноидов (в 1.65 раза). Это приводит к значительному изменению соотношения

хлорофилл/каротиноиды (в 1.85 раза) и свидетельствует о подавлении механизма неспецифической защиты растений.

Параллельно после поражения происходит ухудшение характеристик фотосинтетической активности, о чем свидетельствуют снижение коэффициента фотосинтетической активности (Kf_n) — в 1.36 раза и уровня жизнеспособности (Fm/F_T) — в 1.88 раза. Однако эти негативные процессы хотя бы отчасти компенсируются увеличением хлорофилла *b*, что предотвращает угнетение ассимиляции CO_2 . Поражение вредителем

Таблица 3. Анатомо-морфологические характеристики листьев дуба

Структурный компонент	Оценки структурных компонентов листа				НСР ($P \leq 0.05$)	V , %
	до поражения		после поражения			
	$M \pm m$, мкм	%	$M \pm m$, мкм	%		
Верхний эпидермис	21.51 ± 0.81	12.0	19.03 ± 0.83	17.0	0.88	9
Столбчатая паренхима	67.37 ± 2.27	37.4	36.32 ± 5.24	32.1	3.84	42
Губчатая паренхима	78.01 ± 1.08	43.4	48.03 ± 8.84	42.2	3.76	34
Нижний эпидермис	12.98 ± 0.41	7.2	9.79 ± 0.93	8.7	1.02	20
Общая толщина	179.87 ± 2.59	100.0	113.16 ± 5.92	100.0	12.4	32

Примечание. НСР — наименьшая существенная разность между вариантами; V , % — коэффициент вариации, $n = 20$.

вызывает уменьшение толщины листа в основном за счет существенного уменьшения (в 1.62–1.85 раза) биометрических параметров губчатой и столбчатой паренхимы. В результате влияние клопа-кружевницы вызывает четко фиксируемый стресс у растений дуба, исследование механизма которого требует детального изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бибин А.Р., Грабенко Е.А. Предварительная оценка негативного воздействия карантинного вредителя кружевница дубовая на дубравы Западного Кавказа // Устойчивое лесопользование. 2021. № 2 (66). С. 20–23. https://doi.org/10.12345/2308-541X_2021_66_2_20
- Борисов Б.А., Карпун Н.Н., Бибин А.Р., Грабенко Е.А., Ширяева Н.В., Лягузов М.Е. Новые данные о трофических связях инвазионного клопа дубовой кружевницы *Corythucha arcuata* (Heteroptera: Tingidae) в Краснодарском крае и Республике Адыгея по результатам исследований в 2018 году // Субтропическое и декоративное садоводство. 2018. № 67. С. 188–203.
- Будаговская О.Н., Будаговский А.В., Будаговский И.А., Гончаров С.А. Комплексная диагностика функционального состояния растений // Научные основы эффективного садоводства. 2006. С. 101–111.
- Будаговская О.Н. Новые оптические методы и приборы количественной оценки адаптивного потенциала садовых растений // Плодоводство и ягодоводство России. 2001. Т. 28. С. 74–79. ISSN 2073-4948
- Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с. ISBN 978-5-4344-0180-7
- Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // Тимирязевские чтения. Л.: Наука, 1977. Вып. 37. 57 с.
- Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев, 2002. 191 с.
- Красновский А.А. Синглетный молекулярный кислород: механизмы образования и пути дезактивации в фотосинтетических системах // Биофизика. 1994. Т. 39. № 2. С. 236–250.
- Кунина В.А., Белоус О.Г. Состояние фотосинтетических пигментов листьев древесных растений в условиях городской среды // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. 2020. Том 6 (72). № 2. С. 108–118. <https://doi.org/10.37279/2413-1725-2020-6-2-108-118>
- Кунина В.А., Белоус О.Г., Коннов Н.А. Морфологические параметры листовой пластинки как показатель функционального состояния городских видов // Субтропическое и декоративное садоводство. 2021. № 77. С. 120–131. <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2021-77-120-131>
- Любименко В.Н. Работы по фотосинтезу и пигментам растений. Киев: АН УССР, 1963. Т. 2. 598 с.
- Насыров Ю.С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 146–164.
- Ракутько С.А., Мишанов А.П., Ракутько Е.Н., Маркова А.Е. Дисперсионный анализ биометрических показателей и содержания хлорофилла в листьях рассады томата, выращиваемой в различных условиях световой среды // АгроЭкоИнженерия. 2020. № 2 (103). С. 30–44. <https://doi.org/10.24411/0131-5226-2020-10239>
- Рындин А.В., Белоус О.Г., Маляровская В.И., Притула З.В., Абиляфазова Ю.С., Кожевникова А.М. Использование физиолого-биохимических методов для выявления механизмов адаптации субтропических, южных плодовых и декоративных культур в условиях субтропиков России // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 3. С. 40–48.
- Стрюкова Н.М., Омеляненко Т.З., Голуб В.Б. Дубовая кружевница в Республике Крым // Защита и карантин растений. 2019. № 9. С. 43–44.
- Чудинова Л.А., Орлова Н.В. Физиология устойчивости растений. Пермь, 2006. 124 с. ISBN 5-7944-0653-4
- Шлык А.А. Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Baake E., Schloder J.P. Modelling the fast fluorescence rise of photosynthesis // Bulletin of Mathematical Biology. 1992. V. 54. P. 999–1021.
- Belous O., Klemeshova K., Malyarovskaya V. Photosynthetic Pigments of Subtropical Plants // Photosynthesis – from its evolution to future improvements in photosynthetic efficiency using nanomaterials. London: IntechOpen Limited, 2018. P. 31–52. ISBN 978-1-78923-786-3
- Cuttriss A.J., Pogson B.J. Carotenoids // Plant Pigments and Their Manipulation. Boca Raton: CRC Press, 2004. P. 57–91.
- Edge R., Truscott G. Properties of carotenoid radicals and excited states and their potential role in biological systems // Carotenoids: Physical, Chemical, and Biological Functions and Properties. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2010. P. 283–30.
- Guo P., Baum M., Varshney R., Graner A., Grando S., Ceccarelli S. QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought // Euphytica. 2008. V. 163 (2). P. 203–214.
- Haboudane D., Miller J.R., Tremblay N., Zarco-Tejada P.J., Dextraze L. Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture // Remote Sensing of Environment. 2022. V. 81. № 2. P. 416–426.
- Longenberger P.S., Smith C.W., Duke S.E., McMichael B.L. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton // Euphytica. 2009. V. 166 (1). P. 25–33.
- Orvis K.H., Grissino-Mayer H.D. Standardizing the reporting of abrasive papers used to surface tree-ring samples // Tree-Ring Research. 2002. V. 58 (1/2). P. 47–50.
- Oukarroum A., Madidi S.E., Schansker G., Strasser R.J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering // Environmental and Experimental Botany. 2007. V. 60 (3). P. 438–446.
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Qiang S., Goltsev V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis* // Biochimica Biophysica Acta – Bioenergetics. 2010. V. 1797. P. 1313–1326.
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient // Advances in Photosynthesis and Respiration. Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2004. P. 321–362.

Assessment of the Negative Impact of the Quarantine Pest Oak Lace Bug in the Western Caucasus

A. R. Bibin^{1, 2, 3, *}, O. G. Belous⁴, and N. B. Platonova⁴

¹*Tembotov's Institute of Ecology of Mountainous Territories of the RAS, I. Armand st. 37 a, Nalchik, 360051 Russia*

²*Caucasian State Natural Biosphere Reserve, Karl Marx st. 8, Sochi, 354340 Russia*

³*Maykop State Technological University, Pervomayskaya st. 191, Maykop, 385000 Russia*

⁴*Subtropical Scientific Center of the RAS, Jan Fabricius st. 2/28, Sochi, 354002 Russia*

*E-mail: bibin@inbox.ru

In 2015, an invasive oak lace bug (*Corythucha arcuata*) (Say, 1832), a representative of the North American fauna of lace bugs (Heteroptera: Tingidae), was discovered in the Krasnodar Territory. The main harmfulness of oak lace bug lies in it sucking the cell juices from the leaves, as a result of which their chlorosis develops, which can be especially dangerous and serve as a cause of repression and death of oaks. To assess the foraging impact of oak lace bug, we analysed the pigment composition of English oak (*Quercus robur* L.) leaves before and after infestation. The optical density of the extracted pigments was measured on a spectrophotometer. The functional state of the photosynthetic apparatus was assessed using a portable chlorophyll fluorometer. As a result, a significant decrease in the content of the main photosynthetic pigment, chlorophyll, as well as carotenoids was found, which indicates the suppression of the plant's nonspecific protective mechanism. In parallel, there occurs a decrease in the photosynthetic activity coefficient and the vitality level. However, these negative processes are at least partially offset by an increase in chlorophyll b, which prevents the inhibition of CO₂ assimilation. Pest damage causes a significant decrease in leaf thickness, mainly due to a decrease in the biometric parameters of spongy and columnar parenchyma.

Keywords: oak lace bug, chlorophyll, carotenoids, negative impact.

REFERENCES

- Baake E., Schloder J.P., Modelling the fast fluorescence rise of photosynthesis, *Bulletin of Mathematical Biology*, 1992, Vol. 54, pp. 999–1021.
- Belous O., Klemeshova K., Malyarovskaya V., Photosynthetic Pigments of Subtropical Plants, In: *Photosynthesis – from its evolution to future improvements in photosynthetic efficiency using nanomaterials*, London: IntechOpen Limited, 2018, pp. 31–52.
- Cuttriss A.J., Pogson B.J., Carotenoids, In: *Plant Pigments and Their Manipulation*, Boca Raton: CRC Press, 2004, pp. 57–91.
- Edge R., Truscott G., Properties of carotenoid radicals and excited states and their potential role in biological systems, In: *Carotenoids: Physical, Chemical, and Biological Functions and Properties*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2010, pp. 283–30.
- Guo P., Baum M., Varshney R., Graner A., Grando S., Ceccarelli S., QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought, *Euphytica*, 2008, Vol. 163 (2), pp. 203–214.
- Haboudane D., Miller J.R., Tremblay N., Zarco-Tejada P.J., Dextraze L., Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture, *Remote Sensing of Environment*, 2022, Vol. 81, No. 2, pp. 416–426.
- Longenberger P.S., Smith C.W., Duke S.E., McMichael B.L., Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton, *Euphytica*, 2009, Vol. 166 (1), pp. 25–33.
- Orvis K.H., Grissino-Mayer H.D., Standardizing the reporting of abrasive papers used to surface tree-ring samples, *Tree-Ring Research*, 2002, Vol. 58 (1/2), pp. 47–50.
- Oukarroum A., Madidi S.E., Schansker G., Strasser R.J., Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering, *Environmental and Experimental Botany*, 2007, Vol. 60 (3), pp. 438–446.
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Qiang S., Goltsev V., Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*, *Biochimica Biophysica Acta – Bioenergetics*, 2010, Vol. 1797, pp. 1313–1326.
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A., Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient, In: *Advances in Photosynthesis and Respiration. Chlorophyll a Fluorescence: a Signature of Photosynthesis*, Springer, Dordrecht, The Netherlands, 2004, pp. 321–362.
- Zalenskii O.V., *Ekologo-fiziologicheskie aspekty izucheniya fotosinteza* (Ecological and physiological aspects of the photosynthesis study), Leningrad: Nauka, 1977, 56 p.
- Lyubimenko V.N., *Raboty po fotosintezu i pigmentam rastenii* (Research on photosynthesis and plant pigments), Kiev: Izd-vo AN Ukrainkoi SSR, 1963, Vol. 2, 681 p.
- Bibin A.R., Grabenko E.A., Predvaritel'naya otsenka negativnogo vozddeistviya karantinnoogo vreditelya kruzhevnitsa dubovaya na dubravy Zapadnogo Kavkaza (Preliminary assessment of the negative impact of the quarantine pest oak laceweed on the oak forests of the Western Caucasus), *Us-toichivoe lesopol'zovanie*, 2021, No. 2 (66), pp. 20–23. DOI 10.12345/2308-541X_2021_66_2_20
- Borisov B.A., Karpun N.N., Bibin A.R., Grabenko E.A., Shiryayeva N.V., Lyanguzov M.E., Novye dannye o troficheskikh svyazyakh invazionnogo klopa dubovoi kruzhevnitsy *Corythucha arcuata* (Heteroptera: Tingidae) v Krasnodarskom krae i Respublike Adygeya po rezul'tatam issledovaniy

- v 2018 godu (New data on trophic relations of the invasive oak lace bug *Corythucha arcuata* (Heteroptera: Tingidae) in the Krasnodar region and in the Republic of Adygea based on the research findings for the year 2018), *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo*, 2018, No. 67, pp. 188–203.
- Budagovskaya O.N., Budagovskii A.V., Budagovskii I.A., Goncharov S.A., Kompleksnaya diagnostika funktsional'nogo sostoyaniya rastenii (Comprehensive diagnostics of the functional state of plants), In: *Nauchnye osnovy effektivnogo sadovodstva* (Scientific foundations of effective horticulture), 2006, pp. 101–111.
- Budagovskaya O.N., Novye opticheskie metody i pribory kolichestvennoi otsenki adaptivnogo potentsiala sadovykh rastenii (New optical methods and instruments for quantitative assessment of the adaptive potential of garden plants), *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*, 2001, Vol. 28, pp. 74–79.
- Gol'tsev V.N., Kaladzhi M.K., Kuzmanova M.A., Allakhverdiev S.I., *Peremennaya i zamedlennaya fluorestsentsiya khlorofilla a — teoreticheskie osnovy i prakticheskoe prilozhenie v issledovanii rastenii* (Variable and Delayed Chlorophyll a Fluorescence — Basics and Application in Plant Sciences), Moscow-Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2014, 220 p.
- Korneev D.Y., *Informatsionnye vozmozhnosti metoda induktsii fluorestsentsii khlorofilla* (Information possibilities of the method of chlorophyll fluorescence induction), Kyiv, 2002, 191 p.
- Krasnovskii A.A., Singletnyi molekulyarnyi kislorod: mekhanizmy obrazovaniya i puti dezaktivatsii v fotosinteticheskikh sistemakh (Singlet molecular oxygen: formation mechanisms and deactivation pathways in photosynthetic systems), *Biofizika*, 1994, Vol. 39, No. 2, pp. 236–250.
- Kunina V.A., Belous O.G., Sostoyanie fotosinteticheskikh pigmentov list'ev drevesnykh rastenii v usloviyakh gorodskoi sredy (State of photosynthetic pigments leaves of woody plants in an urban environment), *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 2020, Vol. 6 (72), No. 2, pp. 108–118. DOI: 10.37279/2413-1725-2020-6-2-108-118
- Kunina V.A., Belous O.G., Konnov N.A., Morfologicheskie parametry listvoi plastinki kak pokazatel' funktsional'nogo sostoyaniya gorodskikh vidov (Leaf morphological parameters as an indicator of functional state of plant species used in urban landscaping), *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo*, 2021, No. 77, pp. 120–131. <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2021-77-120-131>
- Nasyrov Y.S., Geneticheskaya regulyatsiya formirovaniya i aktivnosti fotosinteticheskogo apparata (Genetic regulation of the formation and activity of the photosynthetic apparatus), In: *Fiziologiya fotosinteza* (Physiology of photosynthesis), Moscow: Nauka, 1982, pp. 146–164.
- Rakut'ko S.A., Mishanov A.P., Rakut'ko E.N., Markova A.E., Dispersionnyi analiz biometricheskikh pokazatelei i sodержaniya khlorofilla v list'yakh rassady tomata, vyrashchi-vaemoi v razlichnykh usloviyakh svetovoi sredy (Variance analysis of biometric indicators and chlorophyll content in tomato seedling leaves grown in different light conditions), *AgroEkoInzheneriya*, 2020, No. 2 (103), pp. 30–44. DOI: 10.24411/0131-5226-2020-10239
- Ryndin A.V., Belous O.G., Malyarovskaya V.I., Pritula Z.V., Abil'fazova Y.S., Kozhevnikova A.M., Ispol'zovanie fiziologo-biokhimicheskikh metodov dlya vyavleniya mekhanizmov adaptatsii subtropicheskikh, yuzhnykh plodovykh i dekorativnykh kul'tur v usloviyakh subtropikov Rossii (Physiological and biochemical approaches in studying adaptation mechanisms of subtropical, fruit and ornamental crops grown in Russian subtropics), *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*, 2014, No. 3, pp. 40–48.
- Stryukova N.M., Omel'yanenko T.Z., Golub V.B., Dubovaya kruzhavnitsa v Respublike Krym (Oak lace bug in the Republic of Crimea), *Zashchita i karantin rastenii*, 2019, No. 9, pp. 43–44.
- Chudinova L.A., Orlova N.V., *Fiziologiya ustoichivosti rastenii* (Physiology of plant resistance), Perm, 2006, 124 p.
- Shlyk A.A., *Biokhimicheskie metody v fiziologii rastenii* (Biochemical methods in plant physiology), Moscow: Nauka, 1971, 154–170 p.

УДК 911.9,338.001.36,574.4

ПОДХОДЫ К СЕКВЕСТРАЦИИ УГЛЕРОДА В КЛИМАТИЧЕСКИХ ПРОЕКТАХ

© 2023 г. С. А. Некрасов^а, *^аЦентральный экономико-математический институт РАН, Нахимовский просп., д. 47, Москва, 117418 Россия

*E-mail: san693@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2021 г.

После доработки 07.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Проекты, направленные на достижение углеродной нейтральности, будут все в большей степени определять направление развития мировой экономики. Их реализация вызовет не только увеличение стоимости энергоснабжения, но и приведет к дополнительной добыче природных ископаемых и к росту спроса на электроэнергию. В этих условиях Российской Федерации следует скорректировать вектор своего развития и использовать природные ресурсы с учетом накопленного опыта решения сложных задач на основе системного подхода. Переход от фрагментарного подхода к комплексному использованию секвестрационной возможности лесоразведения и лесовосстановления является путем сохранения структурной устойчивости отечественной экономики. Показано, что результатом лесовосстановления и лесоразведения на территориях, эквивалентных занятым водохранилищами каскада Волжско-Камских ГЭС, станет увеличение поглощения углекислого газа по сравнению со снижением выбросов при замещении генерации газовых тепловых электростанций на гидроэнергию. Приведены численные оценки увеличения поглощения CO₂ при лесовосстановлении на территории древнего озера, находившегося в значительной части Молого-Шекснинской низины в конце ледникового периода, при изменении уровня Рыбинского водохранилища.

Ключевые слова: климатическая нейтральность, секвестрация парниковых газов, системный подход, лесовосстановление и лесоразведение, гидроэнергетика, солнечная и ветровая энергетика, Волжско-Камский каскад ГЭС.

DOI: 10.31857/S0024114823060050, EDN: EKFMVY

Изменение климата — одна из наиболее масштабных проблем, требующая объединения усилий всего человечества (IPCC, 2018; IEA, 2019). Актуальность ее решения возрастает с каждым годом. 2020 г. стал самым теплым за период наблюдений и для России, и в целом для суши земного шара. На территории России температура превысила норму (среднюю за базовый период 1961–1990 гг.) на 3.2°C¹. Несмотря на отсутствие единой точки зрения в мировом сообществе на причины изменения климата, официальная позиция ООН и большинства стран связывает этот вопрос с сокращением антропогенной эмиссии парниковых газов (Макаров, 2008).

Основой международного правового режима в сфере климата является Парижское соглашение. В этом документе сформулированы взаимоувязанные цели: удержать рост средней температуры на планете в пределах 2°C; обеспечить переход на

низкоуглеродный путь развития; переформатировать мировые финансы с тем, чтобы их распределение служило целям декарбонизации; пройти пик выбросов парниковых газов и приступить к их абсолютному сокращению с тем, чтобы во второй половине века выйти на баланс между антропогенными выбросами парниковых газов и их поглощением из атмосферы. Более 120 стран заявили о том, что видят главной целью своей деятельности в климатической сфере полную декарбонизацию, “то есть ноль по выбросам за вычетом поглощения”². Достижение “климатической нейтральности” является целью не только государств и их союзов (Европейского союза, Японии — достижение “климатической нейтральности” к 2050 г., Китая — к 2060 г.), но и мировых корпораций Maersk, Volkswagen, в том числе таких нефтяных компаний, как Shell, Total, BP, Лукойл.

¹ Климатические особенности 2020 г. Новости Института глобального климата и экологии, январь 2021. [Электронный ресурс] <http://www.igce.ru/2021/01/климатические-особенности-2020-года-пре/> (дата обращения 19.11.21).

² Глобальная перестройка: мировое сообщество готовится обнулить вредное воздействие на климат. 22.01.21 НИУ ВШЭ [Электронный ресурс] <https://www.hse.ru/news/science/436158523.html> (дата обращения 19.11.21).

В 2021 г. в США начала использоваться принципиально новая лексика: изменение климата названо “экзистенциальной угрозой”, провозглашен общегосударственный подход к тому, чтобы поставить изменение климата в центр национальной безопасности и внешней политики, тем самым климатической повестке дан сверхвысокий статус и приоритет над остальными направлениями деятельности администрации США (Рогинко, 2021). Примером влияния задачи декарбонизации на мировую экономику является практически синхронная корректировка в различных странах исследований в области получения, транспортировки и использования водорода с целью замещения потребления органических энергоносителей. После утверждения водородной стратегии 2017 г. Японии, дорожной карты водородной экономики 2019 г. Южной Кореи, Национальной водородной стратегии 2019 г. Австралии были приняты Национальная водородная стратегия 2020 г. Германии, Национальная стратегия развития чистого водорода 2020 г. Франции, Государственная стратегия по водороду 2020 г. Голландии, водородная стратегия 2020 г. Норвегии, Национальная водородная стратегия 2020 г. Португалии и т.д. Водород предполагается получать паровой и парокислородной конверсией природного газа, газификацией угля, дополняя эти процессы утилизацией образующегося углекислого газа, электролизом воды. Несмотря на отсутствие единой точки зрения по вопросу наиболее эффективной технологии получения водорода, принятые программы объединяет комплексный подход: они предполагают замещение потребления ископаемых видов топлива не только в энергетике, но и в промышленности, на транспорте, в домохозяйствах. Реализация предусмотренных в них задач не только полностью преобразит сектор потребления энергетических ресурсов, но и потребует качественных изменений в энергомашиностроении, двигателестроении, изменит спрос на редкие и цветные металлы и т.д. В России в 2020 г. был утвержден План мероприятий (дорожная карта) по развитию водородной энергетики в Российской Федерации до 2024 г. Одной из его задач является “формирование в зарубежных странах репутации Российской Федерации как поставщика экологичного водорода, произведенного без выбросов двуокиси углерода” (План мероприятий, 2020). В результате информационная поддержка экологичности производства и минимизации негативного антропогенного влияния на окружающую среду будет основополагающим принципом экспортных поставок произведенного в России водорода.

Ускорение развития водородной энергетики дополняется не менее синхронным стартом достаточно капиталоемких проектов по секвестрации углекислого газа. Наименее затратной технологией улавливания CO_2 является его химическая

абсорбция из уходящих газов в энергетике. Удельные затраты секвестрации углекислого газа составляют более 50 долл./т без учета издержек на транспортировку (4 долл./т 1000 км) и захоронение CO_2 (8–23 долл./т) (Ключевые социально-экономические аспекты, 2019). Суммарные затраты на улавливание и захоронение CO_2 в пределах 70 долл./т для тепловых электростанций эквивалентны удорожанию природного газа на 130 долл./тыс. м^3 . Применение систем улавливания CO_2 уходящих газов парогазовых (ПГУ) энергоблоков, ПГУ с газификацией угля, угольных энергоблоков с суперсверхкритическими параметрами позволит снизить выбросы CO_2 на 75–90%, но приведет к увеличению удельных капиталовложений на 50–90% и снижению на 6–8% КПД установок. В результате стоимость производства электроэнергии на этих электростанциях повысится на 30–65 долл./МВт ч (IEA, 2012). При улавливании 90% CO_2 на ПГУ его стоимость составит 53–56 долл./т. Эти показатели не включают в себя издержки на транспортировку (4 долл./т 1000 км) и захоронение CO_2 (8–23 долл./т) (Ключевые социально-экономические аспекты, 2019). Затраты на улавливание CO_2 в промышленности выше, чем в электроэнергетике, и составляют более 60–80 долл./т (Tan, 2009; Stéphenne, 2014; LEILAC, 2017; Paoluzzi et al., 2019).

Рыночным механизмом стимулирования оснащения производственных процессов промышленности и энергетики системами улавливания углекислого газа является повышение оплаты выбросов. Джозеф Стиглиц, Нобелевский лауреат по экономике 2001 г., предлагает повышение ставки углеродного налога в ближайшие 10 лет до 80 долл./т CO_2 (Strategy for International Climate Negotiations). Согласно докладу МГЭИК на Конференции ООН по климату в Катовице (декабрь 2018 г.), правительствам необходимо будет ввести эффективные цены на углерод от 135 до 5500 долл./т CO_2 к 2030 г., чтобы общее глобальное потепление было ниже 1.5°C (Рогинко, 2019). С призывом установить общий минимальный стандарт для определения цен на эмиссию парниковых газов к участникам Всемирного климатического саммита под эгидой ООН (COP26) 02.11.2021 обратился премьер-министр Канады Джастин Трюдо и предложил повысить к 2030 г. в Канаде платы за выброс 1 т парниковых газов до 170 канадских долларов, а также последовать ее примеру остальные страны³.

³ (Ввести единый стандарт платы за эмиссию парниковых газов предложил премьер Канады [Электронный ресурс] <https://www.hse.ru/news/science/436158523.html> https://oil-capital.ru/news/markets/02-11-2021/vvesti-edinyy-standart-platy-za-emissiyu-parnikovyh-gazov-predlozhit-premier-kanady?utm_source=yxnews&utm_medium=desktop) (дата обращения 19.04.2021).

Но улавливания CO_2 только на промышленных и энергетических предприятиях не будет достаточным для компенсации антропогенного воздействия на окружающую среду. Для предотвращения дальнейшего роста концентрации углекислого газа в атмосфере в США рассматривается проект создания системы по улавливанию 36 млрд т CO_2 в год. Она будет состоять из 30000 станций прямого захвата (Direct Air Carbon Capture and Storage (DACCS)) углекислого газа. Капитальные затраты строительства одной станции производительностью 1.2 млн т CO_2 в год достигнут 500 млн долл. На первоначальном этапе удельные затраты улавливания составят 94 долл. т/ CO_2 ⁴. Сравнительный анализ показал, что предложенная технология улавливания CO_2 , основанная на двухконтурной гидроксидно-карбонатной системе (Keith et al., 2018), является наименее капиталоемкой из множества способов прямого захвата углекислого газа из атмосферы (Realmonte et al., 2019). Лимитирующим фактором создания такой системы являются не затраты, а темпы, с которыми суммарная мощность DACCS может быть увеличена: максимальная скорость масштабирования DACCS составляет в среднем 1.5 млрд т CO_2 /год. Важным ограничивающим фактором являются имеющиеся мировые мощности по производству гидроксида калия. Уже на первоначальном этапе при запуске системы производительностью 10 млрд т CO_2 /год потребуется в 1.5 раза увеличить его производство в мире. Итогом реализации проектов по снижению негативного антропогенного влияния на окружающую среду станет не столько снижение этого влияния, но и формирование платежеспособного спроса на добычу калийных солей и их последующий электролиз для получения необходимых химических реагентов. В дополнение к наращиванию энергоемкого производства гидроксида калия для эксплуатации системы улавливания CO_2 в объеме 36 млрд т/год к 2100 г. потребуется около 50 ЭДЖ/год электроэнергии, что составляет более половины сегодняшнего общего объема ее производства. Помимо обеспечения процесса улавливания энергией и реагентами остается открытым вопрос надежности захоронения подобных объемов CO_2 и вероятности последующего его возврата в атмосферу. Несмотря на декларируемые цели, такой подход приведет к увеличению негативного экологического воздействия на окружающую среду.

Таким образом, все более настойчиво предлагаемые международным сообществом пути решения проблемы секвестрации парниковых газов подразумевают выполнение крайне капиталоем-

ких решений. В случае их реализации результатом некоторых из них станут негативные побочные эффекты, противоположные ожидаемому результату — снижению негативного антропогенного воздействия. Итоговым результатом движения в этом направлении станет перенаправление совокупности ресурсов в целый ряд проектов, позволяющих крупным финансово-промышленным структурам получить ожидаемые дивиденды от их реализации, а также существенное замедление социально-экономического развития в первую очередь тех стран, экономика которых ориентирована на увеличение товарного производства, а не на развитие сферы услуг.

Например, исходя из предлагаемых ограничений на выбросы парниковых газов, не менее 25% газовых и 70% угольных российских электростанций к 2050 г. должны быть оснащены системами улавливания CO_2 (Лагерева, Ханаева, 2010). Результатом следования в предлагаемом международной повесткой векторе станет удорожание энергоснабжения, что вызовет снижение структурной устойчивости отечественной экономики (Nekrasov, Grachev, 2020; Nekrasov, 2021). В этой связи следует отметить, что системный подход, предусматривающий взаимоувязку развития отраслей экономики, был характерной особенностью российской энергетики. При всей значимости энергетики ее доля в структуре сметы первого общенационального плана развития экономики — плана ГОЭЛРО — не была доминирующей. Доля капитальных затрат на электростанции и электросети составляла 7% (затраты на транспорт — 47%, обрабатывающую индустрию — 29% и добывающие отрасли — 17%) (Гвоздецкий, 2001). Это значение следует сопоставить со структурой затрат при развитии электроэнергетики в России в конце XIX века. Вложения в энергоустановки «Обществом электрического освещения 1886 г.» составляли 80%. К 1896 г. этой компанией было построено 12 наиболее крупных из 35 действовавших электростанций (Симонов, 2017). Технологические решения основного оборудования тепловых электростанций конца XIX и начала XX веков изменились незначительно. И более чем десятикратное различие соотношений в структуре капитальных затрат предприятия, основной задачей которого являлось получение прибыли и плана ГОЭЛРО, свидетельствует о направленности последнего на развитие народного хозяйства как единого целого.

В 1990-е гг. системное развитие экономики трансформировалось в максимизацию результатов экономической деятельности, получивших самостоятельность в результате приватизации новых экономических объектов. Отечественная экономика стала фрагментарной. Фрагментарность экономики ограничивает конкуренцию и провоцирует инфляцию. Для фрагментированной экономики

⁴ The device that reverses CO2 emissions. 12.03.21. [Электронный ресурс] <https://www.bbc.com/future/article/20210310-the-trillion-dollar-plan-to-capture-co2> (дата обращения 20.11.21).

характерны и низкий уровень взаимного доверия агентов, и вытекающая отсюда несклонность к долгосрочным инвестициям. В такой экономике низка эффективность использования всех видов ресурсов, поскольку фрагментарность препятствует их перетоку в точку наивысшего спроса (Клейнер, 2016). По истечении 30 лет проведения следующих друг за другом реформ, по мнению разработчика принципов построения и функционирования автоматизированной системы плановых расчетов, создаваемой в Госплане СССР⁵, а в последующем экс-министра экономики и заместителя председателя правления РАО «ЕЭС России» Я.М. Уринсона, необходима разработка нового целевого видения развития не только энергетики, но и связанных с потреблением электроэнергии областей (Уринсон и др., 2020). И сегодня системный подход в неменьшей мере необходим для снижения негативного антропогенного влияния на окружающую среду.

Россия обладает значительным природным потенциалом, квалифицированная реализация которого способна в значительной степени компенсировать негативное антропогенное воздействие. Естественные природные процессы ведут к изменению содержания парниковых газов. И научно обоснованное использование территорий для поглощения CO₂ должно стать дополнительным фактором в принятии решений о реализации новых проектов и о продолжении функционирования действующих предприятий.

Целью статьи является обоснование целесообразности перехода к системному подходу использования способности секвестрации углекислого газа территорий для дальнейшего развития лесоводства и энергетики, направленного на снижение издержек перехода России к климатической нейтральности.

Координация развития энергетики и лесоводства обладает значительным потенциалом повышения эффективности использования природного потенциала по поглощению углекислого газа, так как источником более 80% эмиссии парниковых газов являются предприятия энергетики, а доминирующая доля в регулировании наземного углеродного баланса приходится на леса. Они содержат 86% углерода Земли, а лесные почвы включают в себя 73% углерода, имеющегося во всех почвах планеты. В биомассе лесов содержится в 1.5 раза, а в лесном гумусе в 4 раза больше углерода, чем в атмосфере (Одум, 1975). Особенностью последних десятилетий является сокращение площади лесов. Этот негативный процесс происходит не только в развивающихся, но и в развитых странах. Например, в Северной Амери-

ке, где в 2001–2014 гг. только в Северной Каролине более 160 км² территории в результате продвижения вглубь материка береговой линии океана изменилось от прибрежного леса к переходнопризрачному лесу, характеризующемуся солеустойчивыми кустарниками и травянистыми растениями (Fabio, 2020). Согласно отчету (Глобальная оценка лесных ресурсов, 2021), общая площадь лесов в мире продолжает сокращаться, и в 1990–2020 гг. мир потерял более 4.38% лесов (178 млн га). В итоге от обезлесения мир теряет экологических услуг на сумму 2–5 трлн долл. в год (Бобылев, Захаров, 2015).

В отличие от уменьшения площади лесов в мире, в России ежегодная абсорбция парниковых газов, связанных с землепользованием и лесным хозяйством (ЗИЗЛХ), повысилась в 1990–2017 гг. на 500 млн т CO₂ (Четвертый двухгодичный доклад, 2019). Но эта оценка не учитывает вклад ряда происходящих процессов. Например, леса на сельскохозяйственных землях в Национальном кадастре парниковых газов относятся к сельскохозяйственным угодьям и повышение поглощения ими не относится к разделу лесов. Но при этом происходит возрастание поглощающей емкости парниковых газов в результате естественного лесовосстановления на заброшенных сельскохозяйственных землях (Kurganova et al., 2015). Начиная с 1990 г. 38 млн га пахотных земель России было выведено из сельскохозяйственного оборота. На этих территориях восстанавливается естественный зональный тип почвообразования с последовательной сменой биогеоценозов в ряду: агроценоз–залежь–лес (Таллер и др., 2019). В то же время противоположный процесс – уничтожение лесов с последующим использованием освобожденных территорий для сельского хозяйства и увеличения городских агломераций – является значимым фактором снижения площади лесов в мире. Не менее дискуссионным является вопрос разграничения вклада в изменение поглощения углекислого газа в результате самозаращания территории, в том числе ранее используемой в сельскохозяйственном обороте, лесом и за счет искусственного лесовосстановления (Коротков и др., 2021).

Но наиболее значимой причиной роста объемов поглощения CO₂ является повышение аккумуляющей способности уже существующих лесов, в том числе в результате снижения объемов рубок после 1990 г. Расчеты, выполненные на основе информации государственного учета лесного фонда (ГУЛФ) и государственного лесного реестра Российской Федерации (ГЛР), показывают, что с 1990 по 2008 г. чистая продуктивность (разность между чистой первичной продуктивностью растений и гетеротрофным дыханием) лесов России ежегодно росла на 0.48% (Федоров, 2014).

⁵ Уринсон Я.М. Совершенствование технологии народнохозяйственного планирования. М.: Экономика, 1986. 197 с.

Аналогичная динамика наблюдается и в Беларуси. Согласно Национальному плану действий по увеличению абсорбции парниковых газов поглотителями (леса, болота) на период до 2030 г., в 1945–2017 гг. увеличилась общая площадь лесного фонда в 1.55 раза, продуктивность (средний запас насаждений) – в 3.1 раза (с 70 до 215 м³/га⁻¹) (Национальный план действий, 2019).

Одна из проблем ЗИЗЛХ России заключается в том, что, несмотря на ведение расчетов изменений поглощающей способности парниковых газов на основе данных государственного лесного реестра (ГЛР), среднеквадратическая ошибка определения запаса древесины в материалах лесоустройства составляет от ± 15 до $\pm 30\%$, а систематические ошибки допускаются до $\pm 10\%$ (Филипчук и др., 2020). Например, в Хабаровском крае в 2020 г. средний запас древесины, по данным государственной инвентаризации лесов (ГИЛ), составил 126.2 м³/га⁻¹, по данным ГЛР, – 98.9 м³/га⁻¹. (Филипчук, Малышева, 2020). При столь высоких погрешностях исходных данных любой расчет изменений объемов связывания CO₂ за несколько лет является практически недоказуемым. Результатом этого противоречия является невозможность монетизации Россией своих естественных природных возможностей. За 1990–2019 гг. известно незначительное число прецедентов монетизации Российской Федерацией своего вклада в снижение негативного антропогенного воздействия, например, продажа ПАО “Газпром нефть” японским компаниям Mitsubishi и Nippon Oil углеродных квот на сумму около 3.5 млн евро в 2010 г.⁶ Сам факт существования решения данной задачи с получением итогового финансового результата свидетельствует о потенциальной возможности привлечения в отечественную экономику финансовых ресурсов в рамках предлагаемого международного подхода. Но столь незначительные объемы за прошедшее тридцатилетие свидетельствуют о практической блокировке коммерческих инициатив, исходящих от действующих хозяйствующих субъектов.

Поэтому наряду с продолжением работы по гармонизации российской и международной систем учета состояния ЗИЗЛХ необходимо реализовывать локальные проекты лесонасаждения и лесовосстановления. Согласно прогнозам Ассоциации ответственного инвестирования (United Nations Principles for Responsible Investment (UNPRI)), проекты лесонасаждения и лесовосстановления к 2050 г. достигнут в мире 350 млн га, а связанные с лесами природные решения обеспечат к 2050 г. ежегодный доход в размере 800 млрд долл. (UNPRI, 2019). Восстановлению лесов как меха-

низму сдерживания роста концентрации углекислого газа посвящены исследования Bastin et al. (2019), Lewis et al. (2019).

По данным Люри с соавторами (Люри и др., 2010), на суглинистых почвах южной тайги России следует ожидать примерно к 2030 г. после начала восстановления леса стабилизации общих запасов углерода в экосистеме на уровне примерно 35 кг С/м². Максимальная скорость накопления углерода приходится на время активного формирования древесного яруса и колеблется в пределах 0.22–0.26 кг С/м² в год. Через 80–100 лет накопление углерода составляет 27.6 кг С/м² (Рыжкова и др., 2015). Таким образом, поглощающая способность проектов восстановления лесов на суглинистых почвах в пересчете на углекислый газ на протяжении 80–100 лет равна 0.81–0.95 кг/м² в год. Этот показатель изменяется для различных климатических зон, но в первом приближении на него можно ориентироваться при получении оценок изменения поглощающей способности территорий южной тайги при реализации на ней проектов лесоразведения и лесовосстановления.

Проведем сопоставление данной величины с удельными показателями производственной деятельности безуглеродной энергетики: солнечных, ветровых электростанций (СЭС, ВЭС) (табл. 1) и ГЭС (табл. 2). Вклад в снижение эмиссии парниковых газов, считающихся безуглеродными источниками, будем оценивать из предположения, что они замещают природный газ. Его сжигание при производстве электроэнергии без последующей секвестрации углекислого газа на тепловых электростанциях (ТЭС) приводит к выбросу 462 г CO₂/кВт ч (Черняховская, 2017).

Поглощение CO₂ лесами, расположенными на эквивалентной с занимаемой СЭС территории, составляет не более 3% и в некоторых случаях не превышает 2.5% по сравнению со снижением эмиссии углекислого газа в результате замещения на солнечную энергетику генерации газовых ТЭС. Для ВЭС диапазон этих значений составляет 8–10%.

Можно видеть, что ГЭС производят значительно меньше электроэнергии на единицу площади по сравнению с СЭС и ВЭС. Только стечение совокупности природных факторов, как правило, в горных районах обеспечивает гидроэнергетике сопоставимое с СЭС удельное производство электроэнергии. Одним из таких уникальных мест является ГЭС “Три ущелья” в КНР (табл. 2). Помимо задействования гидравлического потенциала столь редких природных мест, перспективным является строительство деривационных ГЭС. С плотинными электростанциями равнинных рек и связанной с ними территорий затопления ситуация качественно иная. Так, поглощающая способность территории водохранилищ Волжско-Камского каскада ГЭС в случае гипотетического за-

⁶ На пути к чистым доходам: что несет России Парижское соглашение. АКРА. 18.11.19. [Электронный ресурс] URL: <https://www.acra-ratings.ru/research/1518>.

Таблица 1. Снижение выбросов CO₂ в результате замещения солнечными и ветровыми электростанциями сжигания природного газа на ТЭС

Название электростанции (год строительства)	Годовой объем производства электроэнергии, млн кВт ч	Площадь электростанции, км ²	Удельное производство электроэнергии, кВт ч/м ² в год	Снижение выбросов CO ₂ в результате замещения сжигания природного газа, кг CO ₂ /м ² в год
Перовская СЭС, Крым (2011 г.)	132.5	2.1	63.1	29.2
Copper Mountain Solar Facility СЭС, США (2016 г.)	1291	16.2	79.7	36.8
Адыгейская ВЭС (2019 г.)	354	16.4	21.6	10.0
Shepherds Flat ВЭС, США (2009 г.)	1740	78	22.3	10.3

Примечание. Составлено по данным открытых источников.

Таблица 2. Снижение выбросов CO₂ в результате замещения гидроэнергетикой сжигания природного газа на ТЭС

Название электростанции год ввода плотины ГЭС	Производство электроэнергии, млн кВт ч в год	Площадь водохранилища, км ²	Удельное производство электроэнергии, кВт ч/м ² в год	Снижение выбросов CO ₂ в результате замещения сжигания природного газа, кг CO ₂ /м ² в год
Угличская ГЭС (1940 г.)	240	249	0.96	0.45
Рыбинская ГЭС (1941 г.)	935	4580	0.20	0.09
Нижегородская ГЭС (1955 г.)	1513	1590	0.95	0.44
Чебоксарская ГЭС (1980 г.)	2100	2190	0.96	0.44
Камская ГЭС (1954 г.)	1700	1910	0.89	0.41
Воткинская ГЭС (1961 г.)	2280	1120	2.04	0.94
Нижекамская ГЭС (1979 г.)	1280	1370	0.93	0.43
Жигулевская ГЭС (1955 г.)	10370	6450	1.61	0.74
Саратовская ГЭС (1967 г.)	5400	1831	2.95	1.36
Волжская ГЭС (1958 г.)	11500	3117	3.69	1.70
Итого по Волжско-Камскому каскаду ГЭС	37318	24407	1.53	0.71
Крапивинская ГЭС (начало строительства 1976 г.)	1895	670	2.83	1.31
Братская ГЭС (1961 г.)	22600	5480	4.12	1.91
Бурейская ГЭС (2003 г.)	7100	750	9.47	4.37
Три ущелья ГЭС, Китай (2003 г.)	98800	1045	94.55	43.68

Примечание. Составлено на основе данных открытых источников. Курсивом выделены показатели, не превышающие значения поглощающей способности проектов лесоразведения и лесовосстановления.

нения ее лесами будет по меньшей мере не ниже, чем сокращение эмиссии углекислого газа в результате производства электроэнергии на каскаде ГЭС, эквивалентного генерации газовых ТЭС. Сопоставление удельных результатов производственной деятельности ГЭС Волги и Камы, расположенных выше плотины Жигулевского водохранилища, с поглощающей способностью проектов лесовосстановления и лесоразведения на эквивалентной территории указывает на возрас-

тание значимости замещения равнинных водохранилищ на новые леса по мере роста цен на единицу выбросов парниковых газов.

Переход от использования территории для производства гидроэнергии к разведению и восстановлению на ней леса с учетом обязательств, следующих из вступления России в Парижское соглашение, по сути является продолжением системного подхода к развитию страны. Альтернативой капиталоемким проектам секвестрации уг-

лекислового газа в промышленности и энергетике, результатом реализации которых в случае движения в предлагаемом мейнстриме станет удорожание энергоснабжения, является концентрация усилий на проектах лесовосстановления и лесоразведения. Данное утверждение особенно актуально для Российской Федерации в связи с высокой энергоемкостью ее экономики и более высокими затратами на энергообеспечение в силу климатических особенностей. Поэтому для сохранения структурной устойчивости отечественной экономики (способности функционировать при изменении внешних воздействий) необходимо использовать альтернативные способы выполнения обязательств по достижению климатической нейтральности.

Одним из следствий полученного вывода является переосмысление оценки проектов лесовосстановления и лесоразведения на различных территориях, в том числе и на освобождаемых при снижении уровня водохранилищ. Результативность использования их территории для производства электроэнергии приводит к выводу о необходимости пересмотра как завершения проектов строительства ГЭС, например, Крапивинской ГЭС в Кемеровской области, так и дальнейшей эксплуатации действующих станций, например, проведения сравнения двух вариантов: продолжения функционирования Рыбинской ГЭС при нормальном подпорном уровне (НПУ) 102 м и в новом режиме на отметке 98 м.

Снижение уровня Рыбинского водохранилища приведет к сокращению его площади на 2380 км² и уменьшению среднегодового производства электроэнергии на 340 млн кВт ч/год. Уровень 98 м был первоначально выбран при проектировании Рыбинского гидроузла. Он был на 3 м выше максимального уровня паводков, предполагал затопление 2500 км² и обеспечивал создание энергетической базы для интенсификации индустриального развития центральных и частично отдаленных районов СССР, гарантированный глубоководный транспортный путь, соединяющий пять морей, улучшение водоснабжения населения и промышленности, использование водных ресурсов для ирригации засушливых сельскохозяйственных угодий (Бурдин, 2011). Решение о повышении НПУ до 102 м было принято с целью увеличения производства электроэнергии. Сегодня значимость производства электроэнергии на Рыбинской ГЭС существенно снизилась по сравнению с 1940–1970 гг., и годовые изменения генерации ТЭС, расположенных вблизи Рыбинского водохранилища, сопоставимы со среднегодовой генерацией Рыбинской ГЭС, а эффективность использования их установленной мощности ниже среднероссийского уровня. Например, в 2020 г. снижение выработки на Костромской ГРЭС составило 5648 млн кВт ч. В

2020 г. на этой станции было произведено 9635 млн кВт ч, в 2019 г. — 15283 млн кВт ч, в 2018 г. — 13210 млн кВт. Коэффициент использования установленной мощности (КИУМ) Костромской ГРЭС составил в 2018 г. — 41.9%, в 2019 г. — 48.5%, в 2020 г. — 30.5%⁷, а КИУМ Череповецкой ГРЭС в 2018 г. — 33.2%, в 2019 г. — 35.5%, в 2020 г. — 30%⁸.

Результатом снижения НПУ Рыбинского водохранилища станет естественное восстановление лесов на территории в 2380 км², как это и произошло при исчезновении древнего озера, находившегося в значительной части Молого-Шекснинской низины в конце ледникового периода. Связывание углерода лесами на этой территории составит 84 млн т, в том числе 66 млн т к 100 году. Процесс будет происходить со скоростью 0.66 млн т углерода в год или в пересчете на CO₂ — 2.4 млн т в год. При цене 58 евро/т CO₂ по состоянию на 30.10.21 возможные ежегодные платежи за поглощение углекислого газа (139 млн евро/год) более чем в 15 раз будут превышать сокращение выручки на оптовом рынке электрической энергии и мощности от уменьшения производства электроэнергии на Рыбинской ГЭС.

Снижение производства электроэнергии ГЭС приведет к замещению генерации на ТЭС, росту использования газа и увеличению выбросов CO₂. Подобного сценария можно избежать при учете альтернативных возможностей экологически чистого производства электроэнергии. Сопоставление удельных показателей производственной деятельности ветровых электростанций как на территории России, так и в США с удельными показателями сокращения производства электроэнергии на Рыбинском гидроузле при снижении НПУ водохранилища со 102 до 98 м показывает, что производство экологически чистой электроэнергии на эквивалентной площади может быть повышено более чем в 100 раз (табл. 1 и табл. 2). Более значимого результата можно достичь путем развития солнечной энергетики в регионах с высокой инсоляцией, например, в Краснодарском и Забайкальском крае, в Калмыкии, Дагестане, Крыму и Адыгее, Читинской и Астраханской областях с занятием СЭС площади, эквивалентной освобожденным территориям при изменении НПУ Рыбинского водохранилища. В этом случае производство электроэнергии увеличится с 0.2 до 63–79 кВт ч/м² в год или с сегодняшнего значения 0.03% (изменение генерации

⁷ Годовой отчет ПАО «ИнтерРАО» за 2020 г. с. 89. [Электронный ресурс] https://www.interrao.ru/upload/InterRAO_AR2020_RUSF_2.pdf (дата обращения 19.11.21).

⁸ Годовой отчет ПАО «ОГК-2» за 2020 г. с. 56. [Электронный ресурс] <https://www.ogk2.ru/upload/iblock/184/184aa05ccd9621739947919414cafb2a.pdf> (дата обращения 11.11.21).

Рыбинской ГЭС за счет снижения НПУ) до 13% от совокупного производства электроэнергии в Российской Федерации. Приведенная оценка выполнена исходя из производственных показателей уже функционирующих солнечных электростанций. С учетом непрерывно происходящего повышения их эффективности следует ожидать, что к 2030 г. приведенные оценки будут скорректированы в сторону преимуществ СЭС на 20–30%.

Таким образом, размещение СЭС в регионах европейской части России и в Забайкалье с высокой инсоляцией на площади, эквивалентной уменьшению Рыбинского водохранилища при изменении НПУ со 102 м до 98 м, и лесовосстановление на освободившейся территории в энергоизбыточных Тверской, Ярославской и Вологодской областях являются альтернативными проектам секвестрации углекислого газа в промышленности, энергетике и прямого захвата углекислого газа DACCS.

Скоординированное восстановление лесов с решением экологических задач служит путем создания полночленных экосистем посредством насыщения фитоценозов дикими копытными или адаптивными породами домашних животных. Впервые подобный проект был осуществлен в 1996 г. на северо-востоке Якутии по инициативе С.А. Зимова. Сегодня аналогичные проекты, получившие название ревалдинга, реализованные в Оренбургской области (Левыкин и др., 2020), Венгрии, Чехии, Польше, Румынии, на территории радиационного заповедника лесной Беларуси, обеспечивают занятость местного населения за счет обслуживания развития экологического туризма.

Данные выводы получены при пренебрежении эмиссией углекислого газа при производстве электроэнергии на ГЭС, СЭС и ВЭС, несмотря на то, что по проведенным оценкам величина этих выбросов с учетом жизненного цикла некоторых проектов электростанций составляет 164, 182 и 209 г CO₂/кВт ч, средние значения равны 6.6, 49.2 и 16.4 г CO₂/кВт ч (Черняховская, 2017), а также при пренебрежении эмиссией метана водохранилищами (Елистратов и др., 2014).

Также следует учитывать, что на протяжении десятилетий не завершились переходные процессы образования водохранилищ и продолжается размыв их береговой линии. Например, протяженность береговой линии, подверженной размыву, составляет: на Камском водохранилище — 591 км, на Воткинском — более 400 км, из них наиболее активному разрушению подвергаются соответственно 200 и 246 км. Максимальные темпы переработки берегов достигают шести метров в год (в среднем 0.5–1.5 м в год). Продолжается образование новых оползней и подвижки старых.

На Камском водохранилище общая длина оползневых берегов составляет 55 км, или 6.1% общей протяженности береговой линии. Наибольшие подвижки отдельных оползней достигают 6 м в год⁹. На Рыбинском водохранилище скорость подмыва берегов на некоторых участках достигает 4 м в год. Необходимым условием для прекращения подмыва является, согласно докладу Почвенного института имени Докучаева и факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова от 2013 г., укрепление 250 км береговой линии. Но при этом данное решение едва ли будет достаточным, так как, по другим оценкам, не менее 1440 км Рыбинского водохранилища береговой линии требуют укрепления¹⁰. В итоге постоянное увеличение площади водохранилищ за счет сокращения площади окружающих их лесов приводит к дополнительному сокращению секвестрационной способности территории страны.

Учет этих фактов повлечет за собой корректировку полученных результатов в направлении предпочтительности лесовосстановления и лесоразведения по отношению к проектам по производству электроэнергии на ГЭС.

ВЫВОДЫ

Структурная устойчивость российской экономики в значительно большей степени, по сравнению с экономиками других стран, зависит от издержек энергоснабжения. Поэтому задача выбора наименее затратных путей, обеспечивающих выполнение обязательств по достижению климатической нейтральности, для нее наиболее актуальна.

Для достижения климатической нейтральности России следует так же, как и в плане ГОЭЛРО, подходить к решению сложных проблем на основе системного подхода.

Пренебрежение использованием природного потенциала увеличения поглощающей способности российских лесов приведет к необходимости (как и в других странах) реализации проектов, абсорбции углекислого газа в промышленности и энергетике, а в перспективе и к проектам его прямого захвата (Direct Air Carbon Capture and Storage (DACCS)). Результатом станет усиление негативного антропогенного воздействия, рост потребности в добыче природных ископаемых и в дополнительном производстве электроэнергии.

⁹ Справка “Российской газеты” к статье “Три районных центра Прикамья могут уйти под воду” // Российская газета. 08.07.21010. [Электронный ресурс]. <https://rg.ru/2010/07/08/reg-permkraj/berega.html>. (дата обращения 11.11.21).

¹⁰ Муратова Ю. Истории о Рыбинском море профессора Дебольского // Рыбинск. 19.09.12. [Электронный ресурс] <https://gazeta-rybinsk.ru/2012/09/19/5719> (дата обращения 21.11.21).

Удельные показатели поглощающей способности проектов лесовосстановления и лесоразведения на суглинистых почвах южной тайги сопоставимы со снижением эмиссии CO₂ при замещении гидроэнергетикой генерации газовых электростанций.

При принятии решений о целесообразности продолжения строительства новых ГЭС и эксплуатации существующих станций следует в каждом случае проводить комплексное исследование, основанное на моделировании роста древостоя с учетом поглощающей способности проектов лесовосстановления и лесоразведения на территориях водохранилищ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобылев С.Н., Захаров В.М. Экосистемные услуги. Человек и природа. М.: Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы; Центр устойчивого развития и здоровья среды ИБН РАН; Центр экологической политики России, 2015. 100 с.
- Бурдин Е.А. Волжский каскад ГЭС: триумф и трагедия России. М.: РОССПЭН, 2011. 398 с.
- Гвоздецкий В.Л. План ГОЭЛРО. Мифы и реальность // Наука и жизнь. 2001. № 5. С. 102–109.
- Глобальная оценка лесных ресурсов 2020 года. Основной отчет. Рим: ФАО ООН, 2021. 184 с. <https://doi.org/10.4060/ca9825ru>
- Елистратов В.В., Масликов В.И., Сидоренко Г.И., Молодцов Д.В. Выбросы парниковых газов с водохранилищ ГЭС: Анализ опыта исследований и организация экспериментов в России // Альтернативная энергетика и экология. 2014. № 11 (151). С. 146–159.
- Клейнер Г.Б. Экономика. Моделирование. Математика. Избранные труды. М.: ЦЭМИ РАН, 2016. 856 с.
- Ключевые социально-экономические аспекты развития проектов секвестрации углекислого газа: монография / Под ред. проф. А.Е. Череповицына. СПб.: ЛЕМА, 2019. 228 с.
- Коротков В.Н., Шанин В.Н., Фролов П.В. Всегда ли искусственное лесовосстановление может быть лесоклиматическим проектом? // Математическое моделирование в экологии: Материалы Седьмой Национальной научной конференции с международным участием. Пушино, 2021. С. 57–58.
- Лагерева А.В., Ханаева В.Н. Возможные направления снижения выброса парниковых газов от электростанций в России до 2050 г. // Известия Российской академии наук. Энергетика. 2010. № 1. С. 50–58.
- Левыкин С.В. Чибилёв А.А., Кочуров Б.И., Казачков Г.В. К стратегии сохранения и восстановления степей и управления природопользованием на постцелинном пространстве // Известия Российской академии наук. Секция географическая. 2020. № 4. С. 626–636.
- Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Шенисенко Е.А., Нефедова Т.Т. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 416 с.
- Макаров А.А. Средства и следствия сдерживания эмиссии парниковых газов в энергетике России // Известия Российской академии наук. Энергетика. 2008. № 5. С. 3–18.
- Национальный план действий по увеличению абсорбции парниковых газов поглотителями на период до 2030 г. Утвержден 05.12.19 Постановлением коллегии Министерства лесного хозяйства Республики Беларусь. [Электронный ресурс] <https://minpriroda.gov.by/uploads/files/1-Minleshoz-Nats.-plan-po-absorbtsii-1-2.pdf>
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.
- План мероприятий (“дорожная карта”) по развитию водородной энергетики в Российской Федерации до 2024 года. Утверждена ПП 2634-р от 12.10.20.
- Рогинко С.А. Риски Парижского соглашения для реального сектора экономики // Труды Вольного экономического общества России. 2019. Т. 216. № 2. С. 204–214.
- Рогинко С. “Климатический кабинет” Байдена и Парижское соглашение // Научно-аналитический вестник ИЕ РАН. 2021. № 1. С. 7–16.
- Рыжова И.М., Ерохова А.А., Подвезенная М.А. Изменение запасов углерода в постагрогенных экосистемах в результате естественного восстановления лесов в Костромской области // Лесоведение. 2015. № 4. С. 307–317.
- Симонов Н.С. Начало электроэнергетики Российской империи и СССР, как проблема техноценоза. М.: Инфра – Инженерия, 2017. 640 с.
- Таллер Е.Б., Артемьева З.С., Кириллова Н.П., Данченко Н.Н. Некоторые особенности динамики качественного состава органического вещества хронорядя дерново-подзолистых почв в процессе лесовосстановления // Бюллетень почвенного института им. В.В. Докучаева. 2019. № 98. С. 77–104.
- Уринсон Я.М., Кожуховский И.С., Сорокин И.С. Реформирование российской электроэнергетики: результаты и нерешенные вопросы // Экономический журнал ВШЭ. 2020. № 3. С. 323–339.
- Федоров Б.Г. Выбросы углекислого газа: углеродный баланс России // Проблемы прогнозирования. 2014. № 1. С. 63–78.
- Филипчук А.Н., Малышева Н.В., Золина Т.А., Югов А.Н. Бореальные леса России: возможности для смягчения изменения климата // Лесохозяйственная информация. 2020. № 1. С. 92–113. <https://doi.org/10.24419/LNI.2304-3083.2020.1.10>
- Филипчук А.Н., Малышева Н.В. Оценка возможности использования данных государственной инвентаризации лесов для реализации национальных обязательств в рамках Парижского соглашения: Материалы Всероссийской V научно-технической конференции-вебинара “Леса России: политика, промышленность, наука, образование”. Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова. СПб: Политех-Пресс, 2020. С. 271–273.
- Черняховская Ю.В. Выбросы парниковых газов в электроэнергетике и их снижение от внедрения российских проектов атомных электростанций // Вестник МЭИ. 2017. № 3. С. 46–52. <https://doi.org/10.24160/1993-6982-2017-3-46-52>
- Четвертый двухгодичный доклад Российской Федерации, представленный в соответствии с решением 1/CP.16 Конференции Сторон Рамочной Конвенции

Организации Объединенных Наций об изменении климата, 2019. [Электронный ресурс] URL: http://downloads.igce.ru/publications/Two_years_Doklad_RF/124785_Russian%20Federation-BR4-2-4BR_RUS_rev.pdf (дата обращения: 18.11.2021).

Bastin J.-F., Finegold Y., Garcia C., Mollicone D., Rezende M., Routh D., Zohner C.M., Crowther T. W. The global tree restoration potential // *Science*. 2019. V. 365. № 6448. P. 76–79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>

IEA. Technology Roadmap – High-Efficiency, Low-Emissions Coal-Fired Power Generation. 2012. [Электронный ресурс] <https://www.iea.org/reports/technology-roadmap-high-efficiency-low-emissions-coal-fired-power-generation> (дата обращения: 18.11.2021).

IEA. Global Energy & CO₂ Status Report. 2019.

IPCC. Global Warming of 1.5°C. Masson-Delmotte V., Zhai P., Pörtner H.-O., Roberts D., Skea J., Shukla P.R., Pirani A., Moufouma-Okia W., Péan C., Pidcock R., Connors S., Matthews J.B.R., Chen Y., Zhou X., Gomis M.I., Lonnoy E., Maycock T., Tignor M., and Waterfield T. 2018.

Fabio Farinosa F., Dosio A., Calliari E. Will the Paris Agreement protect us from hydro-meteorological extremes? // *Environmental Research Letters*. 2020. V. 15 (10). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aba136>

Keith D.W., Holmes G., Angelo D.S., Heide K. A process for capturing CO₂ from the atmosphere. *Joule* 2, 1–22. 2018.

Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Kuzyakov Y. Large-scale carbon sequestration in postglacial ecosystems in Russia and Kazakhstan // *Catena*. 2015. V. 133. P. 461–466. DOI:org/. 2015.06.002 <https://doi.org/10.1016/j.catena>

LEILAC: Low Emission Intensity Lime and Cement. Public LEILAC Feed Summary Report. 2017. [Электронный ресурс] <https://www.project-leilac.eu/publications> (дата обращения: 18.11.2021).

Lewis S.L., Wheeler C.E., Mitchard T.A., Koch A. Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon //

Nature. 2019. V. 568. P. 25–28. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-01026-8> PMID:30940972

Nekrasov S.A. Reducing Costs for Integration of Renewable Energy Sources: A Way to Making Renewable Energy More Accessible // *Thermal Engineering*. 2021. V. 68. № 8. P. 593–603. <https://doi.org/10.1134/S0040601521070077>

Nekrasov S.A., Grachev I.D. Renewable Energy: Prospects for Energy Development Correction in Russia // *Studies on Russian Economic Development*. 2020. V. 31. № 1. P. 71–78. doi.org/ <https://doi.org/10.1134/S1075700720010104>

Paoluzzi D., Martinus A. Danieli & Officine Meccaniche. Sustainable Decrease of CO₂ Emissions in the Steelmaking Industry by Means of the Energiron Direct Reduction Technology. [Электронный ресурс] https://www.researchgate.net/publication/345975394_SUSTAINABLE_DECREASE_OF_CO2_EMISSIONS_IN_THE_STEEL-MAKING_INDUSTRY (дата обращения: 18.11.2021).

Realmondo G.L., Drouet A., Gambhir J., Glynn A., Hawkes A.C. Köberle, Tavoni M. An inter-model assessment of the role of direct air capture in deep mitigation pathways // *Nature Communications*. 2019. V. 10. № 1.

Tan X. Supercritical and ultrasupercritical coal-fired power generation. [Электронный ресурс] <https://www.bpastudies.org/bpastudies%20/article/view/170/318> (date accessed: 18.04.2021).

Stéphenne K. Start-up of World's First Commercial Post-combustion Coal Fired CCS Project: Contribution of Shell Cansolv to SaskPower Boundary Dam ICCS Project // *Energy Procedia*. 2014. V. 63. P. 6106–6110.

Strategy for International Climate Negotiations [Электронный ресурс] <https://carbon-price.com/climate/experts/joseph-stiglitz/> (дата обращения: 18.11.2021).

UNPRI. What is the Inevitable Policy Response? (Iss. October). 2019. P. 3–12.

Approaches to the Carbon Sequestration in Climatic Projects

S. A. Nekrasov*

Central Economic Mathematical Institute of the RAS, Nakhimovskiy ave, 47, Moscow, 117418 Russia

**E-mail: san693@mail.ru*

Projects aimed at achieving carbon neutrality will increasingly determine the direction of the global economy. Their implementation will cause not only an increase in the cost of energy supply, but also lead to additional extraction of fossil fuel and an increase in demand for electricity. Under these conditions, the Russian Federation should adjust the vector of its development and use natural resources, taking into account the accumulated experience in solving complex problems based on a systematic approach. The transition from a fragmented approach to the integrated use of the afforestation and reforestation sequestration possibilities is the way to maintain the structural stability of the domestic economy. It is shown that the reforestation and afforestation on areas equivalent to those occupied by the Volga-Kama HPPs' cascade's reservoirs will result in an increase in carbon dioxide absorption comparative to a decrease in emissions when the energy from the gas-powered thermal power plants will be replaced by hydropower. Also presented are the numerical estimates of the increase in CO₂ sequestration resulting from the reforestation on the area of an ancient lake, which used to occupy a significant part of the Mologo-Sheksninskaya lowland at the end of the ice age, in case of a change in the level of the Rybinsk reservoir.

Keywords: climatic neutrality, greenhouse gases sequestration, systematic approach, reforestation and afforestation, hydropower, sun and wind energy, Volga-Kama HPPs' cascade.

REFERENCES

- Bobylev S.N., Zakharov V.M., *Ekosistemnye uslugi. Chelovek i priroda* (Ecosystem services. Human and nature), Moscow: Departament prirodnopol'zovaniya i okhrany okruzhayushchei sredy goroda Moskvy; Tsentru ustoychivogo razvitiya i zdorov'ya sredy IBN RAN; Tsentru ekologicheskoi politiki Rossii, 2015, 100 p.
- Burdin E.A., *Volzhskii kaskad GES: triumf i tragediya Rossii* (Volga cascade of hydroelectric power stations: triumph and tragedy of Russia), Moscow: ROSSPEN, 2011, 398 p.
- Chernyakhovskaya Y.V., Vybrosoy parnikovyykh gazov v elektroenergetike i ikh snizhenie ot vnedreniya rossiiskikh proektov atomnykh elektrostantsii (Greenhouse Gas Emissions in the Electric Power Sector and Their Abatement due to Russian NPP Projects), *Vestnik MEI*, 2017, No. 3, pp. 46–52.
- Chetvertiy dvukhgodichnyi doklad Rossiiskoi Federatsii, predstavleniy v sootvetstvi s resheniem 1/SR.16 Konferentsii Storon Ramochnoi Konventsii Organizatsii Ob'edinennykh Natsii ob izmenenii klimata* (Fourth biennial report of the Russian Federation submitted in accordance with decision 1/CP.16 of the Conference of the Parties to the United Nations Framework Convention on Climate Change), 2019, available at: http://downloads.igce.ru/publications/Two_years_Doklad_RF/124785_Russian%20Federation-BR4-2-4BR_RUS_rev.pdf (November 18, 2021).
- Crowther T.W., The global tree restoration potential, *Science*, 2019, Vol. 365, No. 6448, pp. 76–79. DOI: 10.1126/science.aax0848
- Elistratov V.V., Maslikov V.I., Sidorenko G.I., Molodtsov D.V., Vybrosoy parnikovyykh gazov s vodokhranilishch GES: Analiz opyta issledovaniy i organizatsiya eksperimentov v Rossii (Greenhouse gas emissions from hydroelectric reservoirs: analysis of research experience and organization of research in Russia), *Alternativnaya energetika i ekologiya*, 2014, No. 11 (151), pp. 146–159.
- Fabio Farinosi F., Dosio A., Calliari E., Will the Paris Agreement protect us from hydro-meteorological extremes?, *Environmental Research Letters*, 2020, Vol. 15 (10). DOI: 10.1088/1748-9326/aba136
- Fedorov B.G., Russian carbon balance (1990–2010), *Studies on Russian Economic Development*, 2014, Vol. 25, No. 1, pp. 50–62.
- Filipchuk A.N., Malysheva N.V., Otsenka vozmozhnosti ispol'zovaniya dannykh gosudarstvennoi inventarizatsii lesov dlya realizatsii natsional'nykh obyazatel'stv v ramkakh Parizhskogo soglasheniya (Assessing the possibility of using state forest inventory data to implement national obligations under the Paris Agreement), *Les Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: politics, industry, science, education), Saint Petersburg, Sankt-Petersburgskii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet im. S.M. Kirova, Proc. of 5th All-Russian Research-to-Practice Conf.-Webinar, Saint Petersburg: Politekh-Press, 2020, pp. 271–273.
- Filipchuk A.N., Malysheva N.V., Zolina T.A., Yugov A.N., Boreal'nye lesa Rossii: vozmozhnosti dlya smyagcheniya izmeneniya klimata (The boreal forest of Russia: opportunities for the effects of climate change mitigation), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2020, No. 1, pp. 92–113. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2020.1.10
- Global'naya otsenka lesnykh resursov 2020 goda* (Global Forest Resources Assessment 2020. Main report), Rome: FAO OON, 2021, 184 p.
- Gvozdet'skii V.L., Plan GOELRO. Mify i real'nost' (The State Plan for the Electrification of Russia: Myths and Reality), *Nauka i zhizn'*, 2001, No. 5, pp. 102–109.
- IEA. *Global Energy & CO₂ Status Report*, 2019.
- IEA. *Technology Roadmap – High-Efficiency, Low-Emissions Coal-Fired Power Generation*, 2012, available at: <https://www.iea.org/reports/technology-roadmap-high-efficiency-low-emissions-coal-fired-power-generation> (November 18, 2021).
- Keith D.W., Holmes G., Angelo D.S., Heidel K., A process for capturing CO₂ from the atmosphere, *Joule*, 2, 1–22, 2018.
- Kleiner G.B., *Ekonomika. Modelirovanie. Matematika. Izbrannyye trudy* (Economy. Modeling. Mathematics. Selected), Moscow: TsEMI RAN, 2016, 856 p.
- Klyuchevyye sotsial'no-ekonomicheskie aspekty razvitiya proektov sekvestratsii uglekislogo gaza* (Key socio-economic aspects of the development of carbon dioxide sequestration projects), Saint Petersburg: LEMA, 2019, 228 p.
- Korotkov V.N., Shanin V.N., Frolov P.V., Vsegda li iskusstvennoe lesovosstanovlenie mozhet byt' lesoklimaticheskim proektom? (Can artificial reforestation always be a forest climatic project?), *Matematicheskoe modelirovanie v ekologii* (Mathematical Modeling in Ecology), Proc. of 7th National Scientific Conf. with International participation, Pushchino, pp. 57–58.
- Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Kuzyakov Y., Large-scale carbon sequestration in postagrogenic ecosystems in Russia and Kazakhstan, *Catena*, 2015, Vol. 133, pp. 461–466. DOI:org/10.1016/j.catena.2015.06.002
- Lagerev A.V., Khanaeva V.N., Vozmozhnye napravleniya snizheniya vybrosoy parnikovyykh gazov ot elektrostantsii v Rossii do 2050 g. (Possible ways to reduce greenhouse gas emissions from power plants in Russia until 2050), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Energetika*, 2010, No. 1, pp. 50–58.
- LEILAC: *Low Emission Intensity Lime and Cement*, Public LEILAC Feed Summary Report, 2017, available at: <https://www.project-leilac.eu/publications> (November 18, 2021).
- Levykin S.V., Chibilev A.A., Kochurov B.I., Kazachkov G.V., K strategii sokhraneniya i vosstanovleniya stepei i upravleniya prirodnopol'zovaniem na posttselinnom prostranstve (To the Strategy of Steppes' Conservation and Restoration and Natural Resource Use in the Area of Post-Virgin Lands), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Sektsiya geograficheskaya*, 2020, No. 4, pp. 626–636.
- Lewis S.L., Wheeler C.E., Mitchard T.A., Koch A., Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon, *Nature*, 2019, Vol. 568, pp. 25–28. DOI:10.1038/d41586-019-01026-8pmid:30940972
- Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Denisenko E.A., Nefedova T.G., *Dinamika sel'skokhozyaistvennykh zemel' Rossii v XX veke i postagrogennoe vosstanovlenie rastitel'nosti i pochv* (Dynamics of agricultural lands in Russia in 20th century and postagrogenic rehabilitation of vegetation and soils), Moscow: GEOS, 2010, 416 p.
- Makarov A.A., Sredstva i sledstviya sderzhivaniya emissii parnikovyykh gazov v energetike Rossii (Means and consequences of curbing greenhouse gas emissions in the Russian

- energy sector), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Energetika*, 2008, No. 5, pp. 3–18.
- Masson-Delmotte V., Zhai P., Pörtner H.-O., Roberts D., Skea J., Shukla P.R., Pirani A., Moufouma-Okia W., Péan C., Pidcock R., Connors S., Matthews J.B.R., Chen Y., Zhou X., Gomis M.I., Lonnoy E., Maycock T., Tignor M., Waterfield T. *IPCC. Global Warming of 1.5°C*, 2018.
- Natsional'nyi plan deistvii po uvelicheniyu absorbtzii parnikovykh gazov poglotitelyami na period do 2030 g. Uverzhden 05.12.19 Postanovleniem kollegii Ministerstva lesnogo khozyaistva Respubliki Belarus'* (National Action Plan to increase the absorption of greenhouse gases by sinks for the period up to 2030. Approved on December 05, 2019 by the Resolution of the Board of the Ministry of Forestry of the Republic of Belarus), available at: <https://minpriroda.gov.by/uploads/files/1-Minleshoz-Nats.-plan-po-absorbtzii-1-2.pdf>
- Nekrasov S.A., Reducing Costs for Integration of Renewable Energy Sources: A Way to Making Renewable Energy More Accessible, *Thermal Engineering*, 2021, Vol. 68, No. 8, pp. 593–603. DOI: 10.1134/S0040601521070077
- Nekrasov S.A., Grachev I.D., Renewable Energy: Prospects for Energy Development Correction in Russia, *Studies on Russian Economic Development*, 2020, Vol. 31, No. 1, pp. 71–78. doi.org/10.1134/S1075700720010104
- Odum E.P., *Fundamentals of Ecology*, Moscow: Mir, 1975, 740 p.
- Paoluzzi D., Martinus A. Danieli & Officine Meccaniche., Sustainable Decrease of CO₂ Emissions in the Steelmaking Industry by Means of the Energiron Direct Reduction Technology, available at: https://www.researchgate.net/publication/345975394_SUSTAINABLE_DECREASE_OF_CO2_EMISSIONS_IN_THE_STEELMAKING_INDUSTRY (November 18, 2021).
- Plan meropriyatii ("dorozhnaya karta") po razvitiyu vodorodnoi energetiki v Rossiiskoi Federatsii do 2024 goda*. Uverzhdena PP 2634-r ot 12.10.20 (Action plan ("road map") for the development of hydrogen energy in the Russian Federation until 2024. Approved by PP 2634-r dated 10/12/20)
- Realmonde G.L., Drouet A., Gambhir J., Glynn A., Hawkes A.C. Köberle, Tavoni M., An inter-model assessment of the role of direct air capture in deep mitigation pathways, *Nature Communications*, 2019, Vol. 10, No. 1.
- Roginko S., "Klimaticheskii cabinet" Baidena i Parizhskoe soglasenie (Biden's Climate Office and Paris Agreement), *Nauchno-analiticheskii vestnik IE RAN*, 2021, No. 1, pp. 7–16.
- Roginko S.A., Riski Parizhskogo soglaseniya dlya real'nogo sektora ekonomiki (Paris agreement: risks for the Russian economy), *Trudy Vol'nogo ekonomicheskogo obshchestva Rossii*, 2019, Vol. 216, No. 2, pp. 204–214.
- Ryzhova I.M., Erokhova A.A., Podvezennaya M.A., Izmenenie zapasov ugleroda v postagrogennykh ekosistemakh v rezul'tate estestvennogo vosstanovleniya lesov v Kostromskoi oblasti (Alterations of the carbon storages in postagrogenic ecosystems due to natural reforestation in Kostroma oblast), *Lesovedenie*, 2015, No. 4, pp. 307–317.
- Simonov N.S., *Nachalo elektroenergetiki Rossiiskoi imperii i SSSR, kak problema tekhnotsenoza* (The beginning of the electric power industry of the Russian Empire and the USSR as a problem of technocenosis), Moscow: Infra – Inzheneriya, 2017, 640 p.
- Stéphenne K., Start-up of World's First Commercial Post-combustion Coal Fired CCS Project: Contribution of Shell Cansolv to SaskPower Boundary Dam ICCS Project, *Energy Procedia*, 2014, Vol. 63, pp. 6106–6110.
- Strategy for International Climate Negotiations*, available at: <https://carbon-price.com/climate/experts/joseph-stiglitz/> (November 18, 2021).
- Taller E.B., Artem'eva Z.S., Kirillova N.P., Danchenko N.N., Nekotorye osobennosti dinamiki kachestvennogo sostava organicheskogo veshchestvo khronoryada dernovo-podzolistykh pochv v protsesse lesovosstanovleniya (Dynamics of organic matter under the afforestation of the former agricultural sod-podzolic soils), *Byulleten' Pochvenno-go instituta im. V.V. Dokuchaeva*, 2019, No. 98, pp. 77–104.
- Tan X., Supercritical and ultrasupercritical coal-fired power generation, available at: <https://www.bpastudies.org/bpastudies%20article/view/170/318> (April 18, 2021).
- UNPRI. What is the Inevitable Policy Response?, Iss. October, 2019, pp. 3–12.
- Urinson Y.M., Kozhukhovskii I.S., Sorokin I.S., Reformirovanie rossiiskoi elektroenergetiki: rezul'taty i nereshennye voprosy (The Russian electricity reform: achievements and unresolved issues), *Ekonomicheskii zhurnal VShE*, 2020, No. 3, pp. 323–339.

УДК 630*27

ЛАНДШАФТНО-ПЛАНИРОВОЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАРКА “СЕВЕРНЫЙ ЛЕС” г. ВОРОНЕЖА

© 2023 г. Н. П. Карташова^а, Е. Н. Кулакова^{а, *}

^аВоронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова,
ул. Тимирязева, д. 8, Воронеж, 394087 Россия

*E-mail: kulakova_92@list.ru

Поступила в редакцию 30.11.2021 г.

После доработки 19.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Актуальность темы обусловлена ростом городских агломераций, в результате чего возникает проблема сохранения природных объектов, выполняющих важные природоохранные, эстетические, рекреационные функции. Одним из таких объектов является парк “Северный лес”, созданный в 2014 г., территория которого послужила для проведения исследования. Парк расположен в Коминтерновском районе Воронежа, его площадь составляет 51,57 га. “Северный лес” имеет статус природного парка, его территории (акватории) включают в себя природные комплексы и объекты, имеющие значительную экологическую и эстетическую ценность и предназначенные для использования в природоохранных, просветительских и рекреационных целях. Основной целью исследования являлось определение рекреационной ценности парка. В работе проведена рекреационная и санитарно-гигиеническая оценки, определены стадии дигрессии, классы устойчивости насаждений. Приводится описание древесно-кустарниковой растительности с определением ее категории состояния. На основе выполненной комплексной оценки объекта было разработано функциональное зонирование, позволяющее выявить проблемы территории, раскрыть ее потенциал, осуществить основные преобразования. Рекомендован ассортимент растений для озеленения парка с учетом возрастной и сезонной изменчивости, декоративности, устойчивости к данным условиям и антропогенным нагрузкам.

Ключевые слова: рекреация, городская среда, внутригородской объект, категории состояния, тип ландшафта, эстетическая оценка, класс устойчивости.

DOI: 10.31857/S0024114823060049, EDN: EKGWGO

С ростом урбанизации городов растет тяга городских жителей к зеленым насаждениям. В то же время увеличились возможности и культура создания новых зеленых парков, зон отдыха, скверов, бульваров, а также восстановления и сохранения существующих. Особенно важно в новых кварталах жилых районов уделять внимание озеленению, созданию экологически чистого городского пространства, так как именно на этих территориях озелененность в несколько раз меньше нормативных данных. Так, процент плотности зеленых насаждений в новой застройке должен составлять 35–45%, в микрорайонах с 9- и 12-этажной застройкой — 50–55% (Боговая, 2012; Унагаева, 2012). Поэтому необходимо сохранить и восстановить существующие насаждения, а также создать новые объекты озеленения. В результате проведения реконструкции существующих и создания новых объектов создается взаимосвязанная система озелененных территорий, повышается норма озеленения (Кулакова, 2019).

Все объекты по системе озеленения подразделяются на категории и типы. По территориальному признаку объекты бывают внутригородские и расположенные за пределами городской черты. По функциональному назначению выделяют объекты:

- общего пользования (лесопарки, парки, сады, скверы, бульвары);
- ограниченного пользования (территории жилых и промышленных районов);
- специального назначения и пользования (территории кладбищ, питомники, санитарно-защитные зоны) (Боговая, 2012).

В планировочном отношении все объекты подразделяются на несколько больших групп:

- озелененные территории и природные объекты вне застройки (лесопарки, парки, сады);
- часть озелененных территорий специального назначения (санитарно-защитные зоны, водоохранные, защитно-мелиоративные насаждения);

- озелененные территории промышленной, жилой и гражданской застройки;
- озелененные территории в пределах красных линий;
- учреждения здравоохранения и культуры, особо охраняемые территории (памятники садово-паркового искусства и культурного наследия, памятники-мемориалы, городские леса и лесопарки в пределах города);
- городские сады и парки общегородского и районного значения как общего, так и специального пользования (Боговая, 2012, Unagaeva, 2012).

При условиях сохранения природного потенциала озелененных внутригородских территорий, обеспеченных соответствующими мероприятиями по содержанию и эксплуатационным уходам, процессы дигрессии на них будут управляемы и стабилизированы (Карташова, 2020). Поэтому в настоящее время при проведении комплексной оценки озелененных территорий нужно выявить методы, направленные на обеспечение их устойчивости в структуре городского озеленения.

Основной целью работы является проведение анализа условий сохранения и развития рекреационного потенциала парка “Северный лес” с последующей разработкой научно-обоснованного подхода ландшафтной организации объекта как рекреационного, входящего в структуру городских озелененных территорий. По результату анализа необходимо дать рекомендации в подборе ассортимента древесно-кустарниковой растительности с учетом устойчивости и повышения декоративных, эстетических и средозащитных качеств.

Задачи:

- разработать научно-обоснованный подход ландшафтной организации объекта исследования с учетом его статуса и режима использования;
- рекомендовать ассортимент древесно-кустарниковой растительности с учетом экологических требований в данных условиях.

Научная новизна исследования состоит в том, что предложены принципы и методы ландшафтной организации рекреационного объекта с ограниченным режимом использования, которые основываются на требованиях качества среды с учетом рекреационной емкости. Апробированы методы качественной оценки парковых территорий в условиях городской среды и методы количественной оценки рекреационных ресурсов с учетом экологической и рекреационной ценности природных объектов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектом исследования является парк “Северный лес”, расположенный в Коминтерновском районе Воронежа и с 2014 г. приобретший

статус особо охраняемой природной территории (ООПТ). Парк “Северный лес” — особо охраняемая природная территория областного значения, представляющая собой участок земной поверхности, в границах которого располагаются природные комплексы и объекты, имеющие особое природоохранное, эстетическое, рекреационное и оздоровительное значение.

Наиболее посещаемой в парке является территория участка 71, который показан на рис. 1. Этот участок площадью 12,5 га примыкает к жилому комплексу, поэтому является наиболее востребованным у населения для отдыха и прогулок.

Исследуемый объект по системе озеленения относится к внутригородским, по функциональному назначению — к объектам общего пользования.

На территории парка “Северный лес” была выявлена рекреационная ценность, характеризующаяся показателями: составом и формой древостоя, преобладающей породой, наличием полян и опушек, водных пространств, памятников природы и культуры, элементов благоустройства, загромождения, проходимостью участков, разнообразием рельефа и дефицитностью леса (Таранков, 2006). Так как объект расположен в городской черте, то использовали ландшафтно-архитектурные показатели. Для оценки рекреационного воздействия на объект определяли класс устойчивости насаждений к этому фактору с учетом преобладающей породы и типа лесорастительных условий. Предельно допустимые и фактические рекреационные нагрузки находили по нормативам, разработанным львовскими учеными (табл. 1), но с учетом преобладающих форм рекреации и ландшафтной доступности природных комплексов. Класс устойчивости определяли по типу лесорастительных условий и преобладающей породе. Стадии дигрессии характеризуются ростом и развитием деревьев и кустарников, наличием соответствующего для данного типа леса моховым и травяным покровом, с увеличением стадии дигрессии происходят изменения лесной среды, которая полностью нарушена на пятой стадии.

В табл. 1 приводится: в числителе — среднее значение рекреационной нагрузки (чел.-дн./га); в знаменателе — диапазон этих нагрузок, указывающий на их изменение в процессе постоянного и непрерывного воздействия на природные комплексы в пределах данной стадии дигрессии.

В результате были определены категории состояния древесно-кустарниковой растительности по следующим критериям: хорошее — деревья здоровые, с развитой кроной; удовлетворительное — деревья условно здоровые; неудовлетворительное — деревья больные, крона слабо развита или изрежена и т.д. (Постановление Правительства РФ ..., 2020).

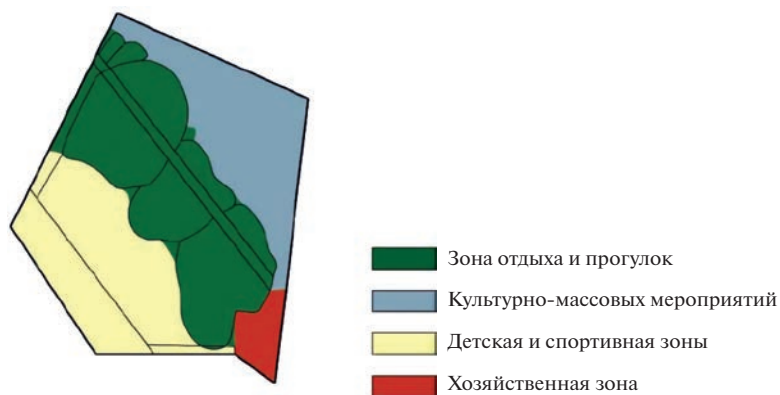


Рис. 2. Функциональное зонирование.

Для создания лесопарка, обеспечивающего полноценный отдых, необходимо проведение ландшафтной таксации. Была выполнена рекреационная оценка, выявлены стадии рекреационной дигрессии, определены категории санитарно-гигиенической оценки, классы оценки эстетических свойств ландшафтов, классы устойчивости, просматриваемость участка. По результатам обобщенной оценки природных комплексов — ландшафтной, флористической и рекреационной — выполнили функциональное зонирование, которое является важнейшим условием рационального использования, охраны и ведения хозяйства в лесопарках и парках. Функциональное зонирование территории объекта исследования приведено на рис. 2.

Оценка эстетических свойств ландшафтов отражает красочность и гармоничность в сочетании всех компонентов растительности, с учетом рельефа, плодородия почвы, типа леса, типа условий местопроизрастания, породного состава, размещения деревьев по всей площади, сомкнутости и характера проходимости участков. Эстетическая оценка определяется по визуально-сравнительным заключениям с определением следующих показателей:

- состояние насаждений, соотношение плоскостных и объемных элементов, водные поверхности, архитектура, наиболее важные факторы — 30 баллов;
- видовые точки (насыщенность, уникальность, глубина перспектив) — 10 баллов;
- рельеф и его геопластика (экспозиция склонов, %) — 5 баллов;
- почвенно-растительный покров — 5 баллов (Боговая, 2012).

Проводя санитарно-гигиеническую оценку территории парка “Северный лес”, необходимо учитывать микроклиматические и теллурические условия. При оценке микроклиматических условий необходимы показатели температуры и влаж-

ности воздуха, ветрового режима, солнечной радиации. В комплексе все показатели должны формировать благоприятные условия пребывания человека. Характерной особенностью теллурических условий является оценка состава воздуха, оказывающего влияние на организм человека через дыхательные пути. При этом главную роль играет видовой состав насаждений и направление, повторность преобладающих ветров. В зависимости от сезона года и погоды теллурические показатели существенно изменяются, наиболее ярко они проявляются в жаркие летние дни (Unagaeva, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Парк “Северный лес” по системе озеленения является внутригородским объектом, по территориальному признаку — районного значения, по функциональному назначению относится к объектам общего пользования.

По данным исследований, рекреационная оценка объекта, которая в целом определяется по одиннадцати нормативам [2], позволяет вскрыть резервы в повышении рекреационной ценности насаждений парка (табл. 2).

Превосходный рекреационный объект оценивается более чем в 70 баллов; хороший — в 50–70; удовлетворительный — в 30–50; непригодный — менее чем в 30 баллов.

По характеристике лесоводственно-таксационных и ландшафтно-рекреационных показателей исследуемый природный комплекс является “удовлетворительным рекреационным объектом” (50 баллов из 110 максимальных), но в перспективе при проведении мероприятий по благоустройству и озеленению данный парк может быть оценен как превосходный рекреационный объект в 72 балла (табл. 3).

На территории парка произрастают культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). В под-

Таблица 2. Нормативы рекреационной оценки леса (по данным А.И. Тарасова, 1976)

Факторы оценки	Баллы		
	10	5	1
1. Состав и форма древостоя	Богатое разнообразие пород, чередование типов леса, многоярусность, вековые деревья. Лес восхищает	Некоторое разнообразие пород, два яруса, разновозрастность. Лес привлекателен	Однообразный древостой, отсутствие крупных деревьев, один ярус. Унылый лес
2. Преобладающая порода	Сосна, дуб, привлекательные экзоты	Ель, береза, бук	Осина, ольха, граб
3. Поляны и опушки	Живописные поляны и опушки с богатым травяным покровом	Наличие полян и опушки	Отсутствие полян, удаленность от опушки
4. Воды	Большие водные пространства рек, озер, моря, места для спорта и купания	Небольшие реки и водоемы, пригодные для купания	Отсутствие рек и водоемов
5. Рельеф	Горы с ровными урочищами, равнина с горными элементами, живописный пересеченный рельеф	Слабо пересеченный рельеф, горные склоны без ровных площадок	Плоская однообразная равнина
6. Памятники природы и культуры	Пещеры, водопады, скалы, крепости, дворцы и т.п.	Наличие памятников природы и культуры	Отсутствие памятников природы и культуры
7. Проходимость	Сочетание классой дорожно-тропиночной сети с условно-девственными урочищами	Наличие дорожно-тропиночной сети	Труднопроходимые территории болот и кустарников без дорожной сети
8. Близость к городу, дому отдыха и т.д.	Непосредственное примыкание	Удаление до 1 часа	Удаление более 1 часа
9. Благоустройство	Сочетание благоустроенных территорий с условно-девственными урочищами	Сравнительно благоустроенная территория	Отсутствие благоустройства, в том числе питьевой воды
10. Загрязнение	Полное отсутствие физического, химического и биологического загрязнения	Некоторое загрязнение, не нарушающее комфортности отдыха	Загрязнение, нарушающее комфортность отдыха
11. Дефицитность лесов	Лесистость <10%	Лесистость 10–16%	Лесистость >60%

леске встречается боярышник обыкновенный (*Crataegus laevigata*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), клен американский (*Acer negundo* L.), яблоня (*Malus*), вяз мелколистный (*Ulmus parvifolia*), бузина красная (*Sambucus racemosa* L.), робиния (белая акация) (*Robinia pseudoacacia* L.), свида белая (*Swida alba* (L.)), барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris* L.), снежнаягодник белый (*Symphoricarpos albus* (L.)), малина (*Rubus idaeus* L.) (табл. 4). Напочвенный покров представлен следующими видами: паслен (*Solanum*), медуница

(*Pulmonaria*), полынь (*Artemisia*), подорожник (*Plantago*), клевер (*Trifolium*), злаки (*Poaceae*).

Состояние насаждений определяли по внешним признакам — повреждениям ствола, наличию заболеваний, сухих ветвей, сухостоя. Древостой на территории в хорошем состоянии. Некоторые участки парка требуют проведения проходных рубок, которые позволят сохранить и восстановить средообразующие, защитные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и другие полезные функции леса с созданием более благоприятных

Таблица 3. Рекреационная оценка исследуемого объекта

Факторы оценки	Оценка, балл		Мероприятия, повышающие рекреационную оценку
	в настоящее время	в перспективе	
1	2	3	4
1. Состав и форма дре-востоя	5	8	В составе насаждений преобладает сосна обыкновенная; второй ярус представлен породами – вяз, клен. ТЛЮ – А ₂ . Вековых деревьев нет. Посадка на открытых пространствах ландшафтных групп
2. Преобладающая порода	8	9	Введение экзотов в места наиболее посещаемые, посадка декоративных групп растений
3. Поляны и опушки	4	8	Устройство мест отдыха, подсев трав и посадка декоративных растений
4. Воды	0	0	Мероприятия не планируются
5. Рельеф	5	7	Устройство лестниц и пандусов на склонах
6. Памятники культуры и природы	1	1	Мероприятия не планируются
7. Проходимость	5	8	Увеличение общей протяженности дорог с твердым покрытием, улучшение покрытия тропинок
8. Близость к городу, дому отдыха и т.д.	10	10	Объект расположен в городе
9. Благоустройство	3	8	Мероприятия по благоустройству рекреационной территории, устройству источников питьевой воды и др.
10. Загрязнение	4	7	Установка урн, проведение санитарных выборочных рубок, уборка захламленности
11. Лесистость (дефицитность леса)	5	6	Дополнительные посадки деревьев и кустарников
Всего	50	70	

условий для роста деревьев. Интенсивность проводимой рубки устанавливается в зависимости от целевого назначения лесов, типологических особенностей, состава и производительности (класса бонитета) древостоев, возраста, строения, состояния насаждений и целей ухода. Причем интенсивность проходных рубок – 20–25%.

Ассортимент древесных пород также нуждается в дополнении, чтобы разнообразить лесные ландшафты и внести многоплановость в построение пейзажей. Поэтому необходимо применить в озеленении ландшафтные группы, используя наиболее декоративный ассортимент деревьев и кустарников.

Территория природного парка имеет закрытый тип ландшафта, сомкнутость полога состав-

ляет 0.6–0.7, что служит положительным моментом во время пребывания отдыхающих в парке, так как многие участки хорошо инсолируемы и не имеют застоя воздуха. Структура зеленых насаждений с низкой плотностью полога и высокой проницаемостью имеет большую циркуляцию воздуха, что ускоряет скорость диффузии пыли, тем самым уменьшает ее накопление и концентрацию (Galychyn, 2017).

В настоящее время эстетическое качество объекта оценено 22 баллами при максимальной оценке в 50 баллов:

– состояние насаждений, соотношение плоскостных и объемных элементов, водные поверхности, архитектура, наиболее важные факторы – 12 баллов;

- видовые точки (насыщенность, уникальность, глубина перспектив) – 5 баллов;
- рельеф и его геопластика (экспозиция склонов, %) – 2 балла;
- почвенно-растительный покров – 3 балла.

На территории природного парка отмечено большое количество бытового мусора и валежа, почва сильно уплотнена, следовательно, санитарно-гигиеническая оценка соответствует 2 классу.

Территория данного парка, которая может быть использована для отдыха населения, нуждается в дополнительном благоустройстве, а также озеленении. Это повысит комфортность отдыха, с одной стороны, и не приведет данные территории к деградации из-за снижения отрицательного экологического воздействия благодаря их благоустройству, с другой стороны. Для этого необходимо осуществить расчет предельно допустимых рекреационных нагрузок (Карташова, 2020).

“Северный лес” имеет сильно разветвленную дорожно-тропиночную сеть, следовательно, преобладает бездорожная форма рекреации, которая отрицательно влияет на напочвенный покров и почву и приводит к увеличению участков с сильно уплотненной почвой. В результате объект достиг 3 стадии дигрессии. Это свидетельствует о том, что дальнейшее пребывание рекреантов может привести к деградации насаждений и всего парка в целом. В связи с этим необходимо также определить рекреационную емкость объекта. Большое значение в решении вопросов озеленения и благоустройства территорий имеет определение их экологической рекреационной емкости, которая может быть выражена в предельно допустимых рекреационных нагрузках на природный комплекс (Карташова, 2020).

В зависимости от типа лесорастительных условий (свежий бор (A_2)) и преобладающей породы (сосна обыкновенная) в парке 4 класс устойчивости насаждений. Следовательно, предельно допустимая рекреационная нагрузка составит 4.4 чел.-дн./га (табл. 1), фактическая нагрузка, которая привела к третьей стадии дигрессии, будет равна 2.9/(1.4–4.4) чел.-дн./га. На всей исследуемой территории парка площадью 12.5 га экологическая рекреационная емкость составит 55.0 чел.-дн., фактическая рекреационная нагрузка – 36.25/(17.5–55.0) чел.-дн. Данные свидетельствуют о том, что фактическая рекреационная нагрузка достигла значений экологической рекреационной емкости, следовательно, насаждения в типе лесорастительных условий A_2 (бор) подвергаются большому рекреационному воздействию, в дальнейшем пребывание рекреантов на территории парка приведет к необратимым процессам, послужит причиной его уничтожения. В данной ситуации необходимо назначить мероприятия по озеленению и благоустройству, позволяющие равномерно рас-

Таблица 4. Существующая растительность на территории объекта

Название породы	Примечание
1	2
Деревья хвойные	
Сосна обыкновенная	Низовой пожар
Деревья лиственные	
Рябина обыкновенная	Небольшие куртины
Клен американский	
Вяз мелколистный	
Кустарники	
Боярышник обыкновенный	Встречаются небольшими куртинами. В ослабленном состоянии
Бузина черная (<i>Sambucus nigra</i> L.)	
Робиния	
Свидина кроваво-красная (<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz)	
Барбарис обыкновенный	
Малина	
Снежноягодник	

пределить рекреанты на объекте отдыха, что будет способствовать постепенному восстановлению территорий парка.

Таким образом, сравнение предельно допустимых и фактических нагрузок является важным инструментом в регулировании численности рекреантов, которое должно осуществляться, главным образом, за счет размещения элементов благоустройства на основе функционального зонирования территории. С учетом рекомендуемых норм для зоны отдыха и прогулок отводится 40–75%, для детской зоны – 5–10%, спортивной – 10–20%, массовых мероприятий – 5–17%, хозяйственной зоны – 2–5% (Боговая, 2012). Согласно этим нормам, а также принадлежности территории к жилому микрорайону по результатам исследований, в парке были выделены следующие зоны:

- зона отдыха и прогулок – 55%;
- детская – 10%;
- спортивная – 15%;
- хозяйственная – 5%;
- культурно-массовых мероприятий – 15%.

Выполненное функциональное зонирование позволяет грамотно рекомендовать мероприятия по озеленению и благоустройству в каждой выделенной зоне территории парка.

В зоне отдыха и прогулок рекомендуем устройство пешеходных маршрутов, главной аллеи протяженностью 560 м и шириной 6 м, оборудованной малыми архитектурными формами. Спортивная зона будет представлена в основном велодорожка-

ми протяженностью 2412 м для детей младшего возраста и взрослых посетителей парка, а также площадкой со спортивным оборудованием площадью 840 м². В детской зоне рекомендуем устройство двух комбинированных площадок для отдыха взрослых и игр детей площадью по 650 м². В зоне культурно-массовых мероприятий будет расположена сцена. В хозяйственной зоне необходимо устройство площадки для выгула собак площадью 800 м². В результате выделенных зон будет более рациональное использование территории парка. Устройство дорожно-тропиночной сети протяженностью 16000 м исключит внедорожную форму рекреации, что положительно скажется на состоянии почв и почвенного покрова, следовательно, и насаждений.

Древесно-кустарниковую растительность в лесных массивах подбираем с учетом их требовательности к освещению, увлажнению и плодородию почв. Сосновый массив не теряет своей декоративности круглый год. Для того чтобы украсить наиболее интересные уголки парка и разнообразить видовой состав, проектируются ландшафтные группы из наиболее декоративных и устойчивых в данных условиях деревьев и кустарников. Сезонное изменение цвета листвы, красивое цветение некоторых листопадных деревьев и кустарников оживляют пейзаж, делают его более привлекательным (Finaeva, 2017). На объекте рекомендуем посадку теневыносливых и средне требовательных к освещению и плодородию почв лесных и почвопокровных растений. Рекомендуемый ассортимент растений для озеленения территории парка следующий: клен остролистный (*Acer platanoides* L.), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), рябина обыкновенная (*Edulis*), клен татарский (*Acer tataricum* L.), калина черная, (*Viburnum lantana* Aureum) лапчатка кустарниковая (*Potentilla fruticosa* Princess), дерен белый (*Cornus alba* *Elegantissima*), спирея Бумальда (*Spiraea × bumalda* Anthony Waterer), спирея Вангутта (*Spiraea vanhouttei*), боярышник однопетичный (*Crataegus monogyna*), шиповник морщинистый (*Rosa rugosa*), вейгела гибридная (*Weigela hybrida* Bristol Ruby), гортензия метельчатая (*Hydrangea paniculata* Siebold). Вдоль дорог рекомендуется устройство миксбордера и использовать для посадки хосты (*Hosta*), папоротники (*Polypodiophyta*), гейхеру (*Heuchera*), астильбу (*Astilbe*) и вереск (*Calluna*). Для озеленения исследуемой территории потребуется 21 саженец древесной растительности, 70 саженцев кустарников и 5234 цветочных растений.

Таким образом, площадь озеленения составит 535.9 м², а рекомендуемый ассортимент растений внесет разнообразие в лесной пейзаж исследуемого парка, повысит его эстетические качества.

На лесном участке возможно воссоздать прекрасную альтернативу газону, применив задернение почвы. Хорошо приспособлены к условиям

затенения под пологом леса полевицы: обыкновенная (*Agrostis tenuis* Sibth.), белая (*Agrostis gigantea* Roth), побегообразующая (*Agrostis stolonifera* L.).

При правильном уходе за лесным газоном можно улучшить условия роста и развития древесной растительности. Чем естественней среда обитания, тем комфортнее себя чувствует каждое дерево на участке.

В результате грамотного подбора ассортимента растений для озеленения рекреационных пространств важным этапом является использование приемов и композиций древесно-кустарниковой растительности для придания требуемых параметров и характера эстетической выразительности, структурирования пространства и создания гармоничного единства. Проектирование малых архитектурных форм на территории позволяет добиться наиболее интересного соотношения плоскостных сооружений и насаждений, что также повышает эстетическую оценку. Затраты на благоустройство и озеленение территории природного парка «Северный лес» Коминтерновского района составят 101033680 рублей.

В результате выполненного озеленения и благоустройства повысятся эстетические и декоративные качества территории парка, что будет способствовать дальнейшему улучшению и восстановлению утраченных ранее функций насаждений, обеспечит сохранение природного ландшафта, приведет к исключению преобладания бездорожной формы рекреации. Это благоприятно скажется на напочвенном покрове объекта, и снизится в целом отрицательное экологическое воздействие рекреации.

ВЫВОДЫ

1. Реконструкция городских парков должна оцениваться характеристиками ландшафтно-рекреационного качества объектов в целом, показателями ландшафтно-экологической оценки, включая экологическую рекреационную емкость.

2. Наличие на объектах территорий с 3 стадией дигрессии и тенденция увеличения их площади требуют регулирования рекреационного пользования и улучшения рекреационного качества объектов путем назначения мероприятий, способствующих их восстановлению.

3. Регулирование рекреационного пользования и улучшение рекреационного качества объектов могут быть достигнуты путем проведения ряда хозяйственных мероприятий: рубок ухода, устройства миксбордера, посадок ландшафтных групп, устройства покрытия дорог, установок малых архитектурных форм, которые направлены на улучшение породного состава насаждений, качества и устойчивости, с усилением защитных, санитарно-гигиенических функций для поддер-

жания и восстановления биологического разнообразия.

4. Фактическая рекреационная нагрузка достигла значений экологической рекреационной емкости в насаждениях типа лесорастительных условий А₂ (бор), что может привести к деградации территории парка, поэтому необходимо планировать рекреационный кластер “Северный лес” с благоустроенной и озелененной территорией.

РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для регулирования рекреационного пользования городских объектов рекомендуем функциональное зонирование выполнять с учетом специфического назначения территорий объекта, степени рекреационного пресса и особенностей расположения.

2. Рекомендуем варианты типов садово-парковых насаждений, ассортимент которых подобран с учетом декоративных качеств и устойчивости к условиям городской среды и антропогенным нагрузкам.

3. На особо охраняемой природной территории хозяйственная деятельность должна быть направлена на максимальное сохранение существующих насаждений, способствуя повышению их санитарно-гигиенических и эстетических свойств. Учитывая рекреационное использование, необходимо провести исследование и учет участков с насаждениями с незначительным нарушением среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боговая И.О. Озеленение населенных мест. СПб.; Краснодар: Лань, 2012. 240 с.
- Генсирук С.А., Нижник М.С., Возняк Р.Р. Рекреационное использование лесов. Киев: Урожай, 1987. 247 с.
- Карташова Н.П. Концепция создания рекреационных зон на прибрежных территориях // Лесотехнический журнал. 2020. Т. 10. № 2 (38). С. 151–160.
- Постановление Правительства РФ от 9 декабря 2020 года № 2047 “Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах”. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/573053313>
- Таранков В.И. Мониторинг лесных экосистем. Воронеж: ВГЛУ, 2006. 300 с.
- Тарасов А.И. Рекреационное лесопользование. М.: Агропромиздат, 1976. 177 с.
- Теодоронский В.С. Объекты ландшафтной архитектуры. М.: МГУЛ, 2003. 330 с.
- Unagaeva N.A. Formation of the landscape thinking under the influence of the city-planning ideas // Journal of Siberian Federal University. Humanities & Social Sciences. 2012. V. 5. № 5. P. 698–706.
- Kulakova E.N. Forest plantations of the foothills of the North Caucasus and their environmental and economic assessment // International Scientific and Practical Conference “Forest Ecosystems as a Global Biosphere Resource: Challenges, Threats, Solutions”. Voronezh: VGLTU, 2019.
- Galychyn O. Organic Urbanism: Human-oriented Design for Metropolises // Procedia Environmental Sciences. 2017. P. 396–407.
- Finaeva O. Role of Green Spaces in Favorable Microclimate Creating in Urban Environment (Exemplified by Italian Cities) // IOP Conference Series: Materials Science and Engineering. 2017. V. 262.

Landscape Planning Organisation of the “Severny Les” Park of Voronezh

N. P. Kartashova¹ and E. N. Kulakova¹, *

¹Voronezh State University of Forestry and Technology, Timiryazeva st. 8, Voronezh, 394087 Russia

*E-mail: kulakova_92@list.ru

The relevance of the topic is due to the growth of urban agglomerations, resulting in the problem of preserving natural objects that perform important environmental, aesthetic, recreational functions. One of such objects is the “Severny Les” park, created in 2014, which has been chosen as the subject for the study. The park is located in the Kominternovskiy district of Voronezh, its area is 51.57 hectares. The park has the status of a nature park, its territories (together with water areas) include natural complexes and objects of significant ecological and aesthetic value and intended for use in environmental protection, educational and recreational purposes. The main purpose of the study was to determine the recreational value of the park. In the work, recreational and sanitary-hygienic assessments were carried out, the stages of digression and the plantations’ stability classes were determined. The description of tree and shrub vegetation was given together with the identification of its condition. Based on the object’s complex assessment, functional zoning was developed, which made it possible to identify the problems of the territory, reveal its potential, and carry out basic transformations. A range of plants for the park’s landscaping was recommended, taking into account age and seasonal variability, decorativeness, resistance to the park’s conditions and anthropogenic stress.

Keywords: recreation, urban environment, urban object, condition categories, landscape types, aesthetic assessment, stability classes.

REFERENCES

- Bogovaya I.O., *Ozelenenie naselennykh mest* (Greening of conglomerations), Saint Petersburg, Krasnodar: Lan', 2012, 240 p.
- Finaeva O., Role of Green Spaces in Favorable Microclimate Creating in Urban Environment (Exemplified by Italian Cities), *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*, 2017, Vol. 262.
- Galychyn O., Organic Urbanism: Human-oriented Design for Metropolises, *Procedia Environmental Sciences*, 2017, pp. 396–407.
- Gensiruk S.A., Nizhnik M.S., Voznyak R.R., *Rekreatsionnoe ispol'zovanie lesov* (Recreational use of forests), Kyiv: Urozhai, 1987, 247 p.
- Kartashova N.P., Kontseptsiya sozdaniya rekreatsionnykh zon na pribrezhnykh territoriyakh (Concept of recreational zones creation in riverfront territories), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2020, Vol. 10, No. 2 (38), pp. 151–160.
- Kulakova E.N., Forest plantations of the foothills of the North Caucasus and their environmental and economic assessment, International Scientific and Practical Conference “*Forest Ecosystems as a Global Biosphere Resource: Challenges, Threats, Solutions*”, Voronezh: VGLTU, 2019.
- Postanovlenie Pravitel'stva RF ot 9 dekabrya 2020 goda* № 2047 (Decree of the Government of the Russian Federation of December 9, 2020 No. 2047), available at: <https://docs.cntd.ru/document/573053313>
- Tarankov V.I., *Monitoring lesnykh ekosistem* (Monitoring of forest ecosystems), Voronezh: VGLTU, 2006, 300 p.
- Tarasov A.I., *Rekreatsionnoe lesopol'zovanie* (Recreational forest management), Moscow: Agropromizdat, 1976, 177 p.
- Teodoronskii V.S., *Ob'ekty landshaftnoi arkhitektury* (Objects of landscape architecture), Moscow: MGUL, 2003, 330 p.
- Unagaeva N.A., Formation of the landscape thinking under the influence of the city-planning ideas, *Journal of Siberian Federal University. Humanities & Social Sciences*, 2012, Vol. 5, No. 5, pp. 698–706.

УДК 595.768.24.+630.453.543.789

ОЦЕНКА УСИЛИЙ ОТРЫВА ШИШЕК ЛИСТВЕННИЦЫ, СОСНЫ И КЕДРА

© 2023 г. С. Н. Орловский^а, А. И. Карнаухов^{б, *}

^аКрасноярский государственный аграрный университет, просп. Мира, д. 90, Красноярск, 660049 Россия

^бСибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнёва, просп. Мира, д. 82, Красноярск, 660049 Россия

*E-mail: Karnaukhov.ai@mail.ru

Поступила в редакцию 18.10.2022 г.

После доработки 07.11.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В статье приведены результаты исследований по определению усилий отрыва шишек лиственницы, сосны и кедра на территории Восточной Сибири, которые являются одним из основных показателей, определяющих параметры машин и механизмов для сбора шишек хвойных пород. Усилия отрыва шишек замерялись при различных сроках сбора в верхней, средней и нижней частях кроны и при разных углах направления усилий отрыва. Пределы изменения этих усилий составляют: у сосны – 23.5–48.1 Н, у лиственницы – 27.5–42.2 Н; у кедра – 3.9–7.8 Н. Полученные данные могут служить основой для расчета параметров средств механизации для сбора шишек сосны, лиственницы и кедра. При проектировании машин и механизмов для сбора шишек с деревьев хвойных пород необходимо иметь исходные данные, определяющие параметры рабочих органов. Одним из таких параметров является величина усилий, необходимых для отрыва шишек от ветвей. Усилия отрыва шишек у деревьев в европейской части России определяли ряд исследователей. Так, по данным И.М. Зимы с соавторами (1966), сила отрыва шишек у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) составляет 41.2 Н. По данным И.А. Лаврова (1970), шишки сосны отрываются при усилии 21.1 Н, а у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb) – при усилии 39.2 Н. В Сибири исследования по отрыву шишек впервые проводились в 1970 г. лабораторией механизации сбора и обработки лесных семян ВНИИМ лесхоза (Орловский и др., 2016). Отрыв шишек у лиственницы, сосны и кедра изучался в лесхозах Красноярского и Алтайского краев и в Республике Тыва. Усилия отрыва шишек сосны и лиственницы измерялись в нижней, средней и верхней частях крон динамометрами с ценой деления 0.1 Н и с фиксирующим устройством максимальных усилий. Измерения проводились вдоль, под углом 40°–50° и под углом 90° к ветви.

Ключевые слова: сбор шишек, усилие отрыва шишек, сосна обыкновенная, лиственница сибирская, кедр сибирский.

DOI: 10.31857/S0024114823060074, **EDN:** EKDTKR

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Усилия отрыва шишек кедра определялись на растущих деревьях посредством подъема в крону на вышке, смонтированной на автомобиле повышенной проходимости ГАЗ-66, специально изготовленным динамографом (с ценой деления 0.1 Н), дополненным сдвигаемой пластиной-ползунком, фиксирующей максимальное приложенное усилие. Измерения делались только в верхней части кроны, так как в нижней шишки нет, а в средней их мало, и расположены они на концах длинных ветвей, куда без специальных подъемных механизмов приблизиться невозможно. Ориентирование по отношению к ветвям не учитывалось, потому что они хрупкие и оторвать с них в нужном направлении шишку, не сломав ветки, труд-

но. При спиливании и сбрасывании ветвей на землю шишки отваливаются (Баранов, 1962; Винокуров, Силаев, 1999).

Усилия отрыва шишек лиственницы в Красноярском крае изучались с середины сентября до начала октября, то есть в начале, середине и конце срока сбора семян. В Республике Тыва они определялись в третьей декаде сентября, что соответствует середине срока сбора. Данные измерений показывают, что как в Республике Тыва, так и в Красноярском крае средние значения усилий отрыва шишек мало зависят от их расположения в кроне.

Проведенные измерения показали, что у кедра усилие отрыва в 4–5 раз ниже, чем у сосны и лиственницы. Заметное влияние оказывает направле-

Таблица 1. Сила отрыва шишек лиственницы сибирской при разных направлениях усилий и сроках сбора, Н

Район работ	Направление усилий отрыва	Часть кроны	Начало сбора	Середина сбора	Конец сбора
Мининский лесхоз Красноярского края	Вдоль побега	Низ	32.4	38.3	36.3
		Середина	36.3	39.2	39.2
		Верх	34.3	41.2	42.2
	Под углом 40°–50°	Низ	31.4	31.4	34.3
		Середина	32.4	34.3	37.3
		Верх	34.3	33.4	35.3
	Под углом 90°	Низ	29.4	36.3	27.5
		Середина	30.4	32.4	38.3
		Верх	31.4	33.4	36.3
	Средние значения усилий отрыва		32.5	35.3	36.3
Тандинский лесхоз Республики Тыва	Вдоль побега	Низ		33.4	
		Середина		31.4	
		Верх		34.3	
	Под углом 40°–50°	Низ		32.4	
		Середина		31.4	
		Верх		33.4	
	Под углом 90°	Низ		27.5	
		Середина		29.4	
		Верх		29.4	
	Средние значения усилий отрыва			31.4	

ние усилий по отношению к ветви. Так, если усилия отрыва, направленные вдоль ветвей и под углом в 40°–50° к ним, близки между собой, то усилия, направленные под углом 90°, примерно в 1.5 раза ниже. Это объясняется тем, что при отрыве шишек под углом 90° происходит скалывание в месте прикрепления плодоножки к ветви (Дербердеев, 1966).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Усилия отрыва шишек зависят от условий местопроизрастания. В Республике Тыва (табл. 1), например, они в 1.2 раза меньше, чем в Красноярском крае.

Распределение усилий отрыва шишек лиственницы показано на графиках (рис. 1, 2). Из них видно, что сопротивление отрыву шишек от ветвей (“P”) как в Республике Тыва, так и в Красноярском крае колеблется от 9.8 до 98.1 Н, причем наиболее часто усилие отрыва составляет 19.6–39.2 Н.

Исходя из этого, при конструировании машин и механизмов для сбора шишек лиственницы сибирской оптимальными для отрыва шишек от ветвей следует считать усилия 19.6–68.7 Н (Пошарников, Черных, 2005).

Сопротивление шишек более 68.7 Н встречается редко, поэтому им можно пренебречь.

Усилия отрыва шишек сосны обыкновенной изучались в Ракитинском лесхозе Алтайского края и в Мининском лесхозе Красноярского края (табл. 1).

В Мининском лесхозе исследования проводились в ноябре, то есть примерно в начале срока сбора шишек, а в Ракитинском – в апреле (конец срока).

Из табл. 2 видно, что расположение шишек в кроне на усилие отрыва большого влияния не оказывает. Близки между собой и усилия отрыва вдоль и под углом 40°–50° к ветви. Усилия же отрыва шишек под углом 90° в обоих лесхозах примерно в 1.5 раза ниже, чем вдоль и под углом 40°–50° к ветви. У сосны обыкновенной так же, как и у лиственницы, в местах крепления плодоножки к побегу происходит скалывание (Попов и др., 1997).

В начале срока сбора усилия отрыва в Мининском лесхозе (при температуре –10...–30°С) выше в 1.4 раза, чем в конце срока сбора в Ракитинском лесхозе (при температуре +8...+12°С), что объясняется не только влиянием температуры и различием в сроках сбора шишек, но, видимо, и несхожими условиями местопроизрастания древостоев.

Сопротивление срыву шишек у кедра сибирского (*Pinus sibirica*) определялось в Боготольском лесхозе Красноярского края и в Тандинском лесхозе Республики Тыва (табл. 1). Эксперименты ставились в разные периоды сбора шишек. Так, в

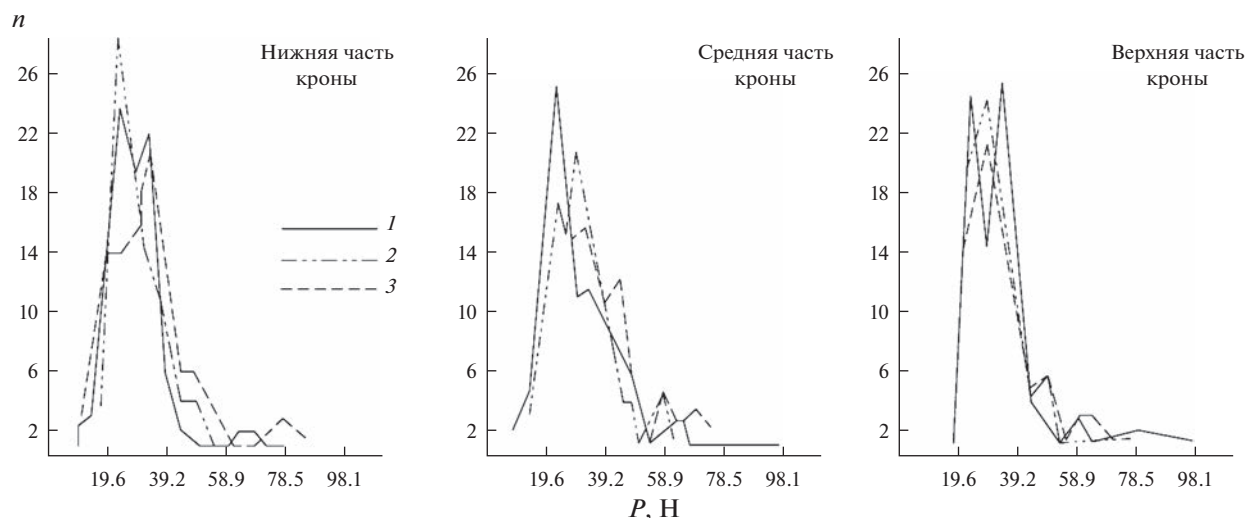


Рис. 1. Распределение усилий отрыва (P) шишек лиственницы в Республике Тыва: 1 – под углом 90° ; 2 – под углом 40° – 50° ; 3 – вдоль побега.

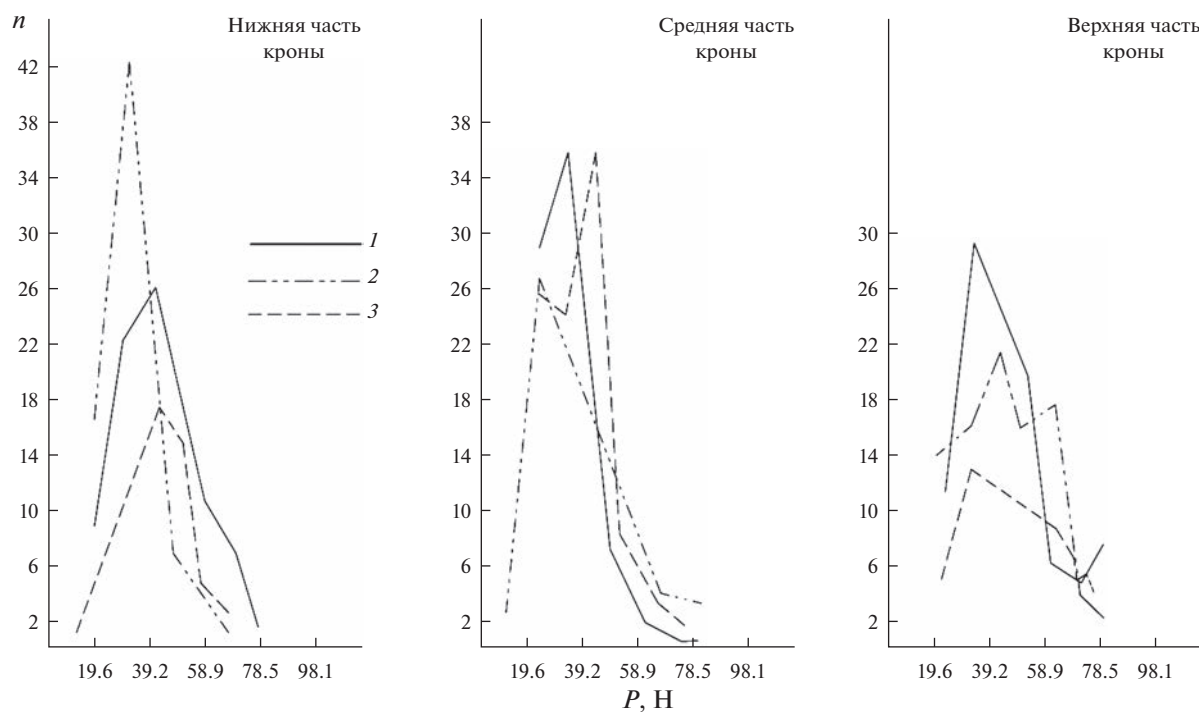


Рис. 2. Распределение усилий отрыва (P) шишек лиственницы в Мининском лесхозе: 1 – под углом 90° ; 2 – под углом 40° – 50° ; 3 – вдоль побега.

Тандинском лесхозе работы велись в конце второй и в начале третьей декады сентября, а в Боготольском – в третьей декаде октября, что можно отнести к концу сбора шишек (Сатаров, 2017).

В результате обработки полученных материалов выяснены средние значения усилия отрыва шишек кедра для Тандинского и Боготольского

лесхозов (6.06 ± 0.01 Н и 4.93 ± 0.13 Н). Характеристика изменчивости – соответственно 27.5 и 39.1%; точность опыта – 1.2 и 2.5%; достоверность опыта – 83.5 и 38.7%.

Из приведенных данных видно, что средние значения усилий отрыва шишек кедра сибирского от ветвей оказались в Боготольском лесхозе на

Таблица 2. Сила отрыва шишек сосны обыкновенной при разных направлениях усилий, Н

Направление усилий отрыва	Часть кроны	Мининский лесхоз	Ракитинский лесхоз
Вдоль ветви	Низ	45.1	38.3
	Середина	38.3	36.3
	Верх	41.5	36.3
Под углом 40°–50°	Низ	38.3	38.3
	Середина	40.2	34.3
	Верх	48.1	38.3
Под углом 90°	Низ	47.1	25.5
	Середина	36.3	24.5
	Верх	45.1	23.5

23% ниже, чем в Тандинском. Это варьирование можно объяснить различными условиями место-произрастания (горные и равнинные леса), а также влиянием температуры, влажности воздуха и др.

Из рис. 3, на котором приведено распределение усилий отрыва шишек кедр, видно, что при обосновании параметров рабочих органов сопротивлением более 8.8 Н можно пренебречь, так как количество шишек с таким сопротивлением не превышает 5% (Свиридов, Вершинин, 2002). Амплитуда колебаний сопротивлений отрыву шишек была: в Тандинском лесхозе – в пределах 2.0–9.5 Н, в Боготольском – 1.2–9.6 Н. Наиболее встречающиеся усилия отрыва шишек кедр от ветвей – 3.9–7.9 Н.

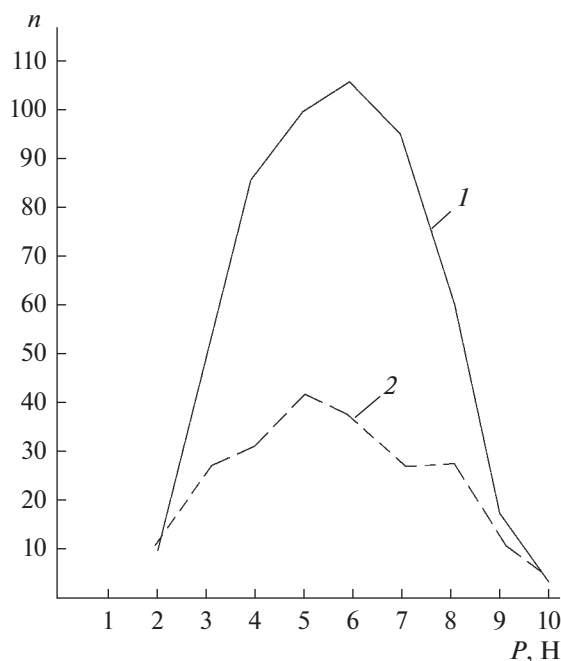


Рис. 3. Распределение усилий отрыва (P) шишек кедр: 1 – в Тандинском лесхозе Республики Тыва; 2 – в Боготольском лесхозе Красноярского края.

ВЫВОДЫ

1. Пределы изменения усилий отрыва шишек колеблются: у сосны обыкновенной – в пределах 23.5–48.1 Н, у лиственницы сибирской – 27.5–42.2 Н, у кедр сибирского – 3.9–7.8 Н.

2. Сила отрыва шишек вдоль ветви и под углом 40°–50° близки между собой. Сила отрыва, направленная под углом 90° к ветви, у лиственницы на 20–30%, а у сосны на 8–20% ниже, чем сила отрыва, направленная вдоль ветви.

3. Наибольшая повторяемость силы отрыва шишек лиственницы и сосны лежит в пределах 19.6–49.1 Н, а шишек кедр 6.9–7.8 Н.

Полученные данные могут служить основой для расчета параметров рабочих органов механизмов для сбора шишек сосны, лиственницы и кедр.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов А.И. Машины и механизмы для лесного хозяйства. М.: Гослесбумиздат, 1962. 380 с.
- Винокуров В.Н., Силаев Г.В. Лесохозяйственные машины и их применение. М.: МГУЛ, 1999, 234 с.
- Дербердеев А.А. К вопросу о центре тяжести и моменте инерции дерева // Лесной журнал. 1966. № 6. С. 53–63.
- Зима И.М., Вовк Н.А., Столетний Н.И. Механизация сбора семян с растущих деревьев // Украинская сельскохозяйственная академия. Отчет кафедры механизации лесохозяйственных работ и лесоэксплуатации. Киев, 1966.
- Лавров И.А. Сопротивление шишек сосны, ели и лиственницы срыву // Исследование и совершенствование лесотранспортных машин. Вып. 125. Л.: ЛТА, 1970. С. 128–131.
- Орловский С.Н., Астапенко С.А., Комиссаров С.В. Методика расчета оборудования для отряхивания гусениц и шишек с хвойных деревьев // Лесной журн. 2016. № 2. С. 69–80.
- Пошарников Ф.В., Черных А.С. Концепция развития лесоперерабатывающих производств // Наука и образование на службе лесного комплекса: Материалы между-

народной научно-практической конференции. Воронеж: ВГЛТА, 2005. С. 232–235.

Попов В.К., Смогунова Т.С., Свиридов Л.Т. Заготовка и переработка лесосеменного сырья. Воронеж: ВГЛТА, 1997. 60 с.

Сатаров Г.А. Машины и механизмы в лесном и лесопарковом хозяйстве. Ульяновск: УлГУ, 2017. 110 с.

Свиридов Л.Т., Вершинин В.П. Технологии, машины и оборудование в лесном хозяйстве. Воронеж: ВГЛТА, 2002. 312 с.

Assessing the Amount of Force Necessary to Pick off Cones from Siberian Larch, Scots Pine and Siberian Pine Trees

S. N. Orlovskiy¹ and A. I. Karnaukhov^{2, *}

¹Krasnoyarsk state agrarian university, Mira ave., 90, Krasnoyarsk, 660049 Russia

²Reshetnev's Siberian State University of Science and Technology, Mira ave., 82, Krasnoyarsk, 660049 Russia

*E-mail: Karnaukhov.ai@mail.ru

The article presents the results of studies conducted in Eastern Siberia, dedicated to determining the amount of force required for detachment of Siberian larch, Scots pine and Siberian pine cones, which is one of the main indicators that determines the parameters of cone collecting machines and mechanisms for coniferous species. The pick-off force for the cones was measured at different collection times in the upper, middle, and lower parts of the crown and at different angles of pull-off force direction. The limits of these forces variability are: for the Scots pine – 23.5–48.1 N, for the Siberian larch – 27.5–42.2 N; for the Siberian pine – 3.9–7.8 N. The data obtained can serve as a basis for calculating the parameters of cone collecting mechanisation tools for the aforementioned species. When designing machines and mechanisms for collecting the coniferous trees' cones, it is necessary to have initial data that determine the parameters of the working bodies. One of these parameters is the amount of effort required to separate the cones from the branches. The forces of detaching cones from trees in the European part of Russia were determined by a number of researchers. According to I.M. Zima with co-authors (1966), the force of detachment of cones in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is 41.2 N. According to I.A. Lavrov (1970), pine cones can be torn off with a force of 21.1 N, and the cones of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb) – with a force of 39.2 N. In Siberia, studies on the cones detachment were first carried out in 1970 by the laboratory of mechanization of the forest seeds collection and processing of the ASRIM forestry enterprise (Orlovsky et al., 2016). The detachment of Siberian larch, Scots pine and Siberian pine cones was studied in the forestry enterprises of the Krasnoyarsk and Altai regions and in the Republic of Tyva. The pull-off forces of Scots pine and Siberian larch cones were measured in the lower, middle, and upper parts of the crowns using dynamometers with a 0.1 N division value and with a maximum force recording device. The measurements were carried out along the branch, at an angle of 40°–50° and at an angle of 90° to the branch.

Keywords: cones collection, cones pick-off force, Scots pine, Siberian larch, Siberian pine.

REFERENCES

Baranov A.I., *Mashiny i mekhanizmy dlya lesnogo khozyaistva* (Machinery and mechanisms for the forestry), Moscow: Goslesbumizdat, 1962, 380 p.

Derberdeev A.A., K voprosu o tsentre tyazhesti i momente inertsii dereva (On the question of the center of gravity and the moment of inertia of a tree), *Lesnoi zhurnal*, 1966, No. 6, pp. 53–63.

Lavrov I.A., Soprotivleniye shishek sosny, eli i listvennitsy sryvu (Resistance of pine, spruce and larch cones to failure), *Issledovanie i sovershenstvovanie lesotransportnykh mashin*, Leningrad: LTA, 1970, Vol. 125, pp. 128–131.

Orlovskii S.N., Astapenko S.A., Komissarov S.V., Metodika rascheta oborudovaniya dlya otryakhvaniya gusenits i shishek s khvoinykh derev'ev (Calculation of equipment for shaking of cones and larvae off conifer trees), *Lesnoi zhurnal*, 2016, No. 2, pp. 69–80.

Popov V.K., Smogunova T.S., Sviridov L.T., *Zagotovka i pererabotka leseosemennogo syr'ya* (Harvesting and processing of forest seed raw materials), Voronezh: VGLTA, 1997, 60 p.

Posharnikov F.V., Chernykh A.S., Kontseptsiya razvitiya lesoobrabatyvayushchikh proizvodstv, *Nauka i obrazovanie*

na sluzhbe lesnogo kompleksa (Science and education in the service of the forest complex), Voronezh, Proc. of the international scientific and practical conf., Voronezh: VGLTA, 2005, pp. 232–235.

Satarov G.A., *Mashiny i mekhanizmy v lesnom i lesoparkovom khozyaistve* (Machinery and mechanisms in forestry and forestry), Ulyanovsk: UIGU, 2017, 110 p.

Sviridov L.T., Vershinin V.P., *Tekhnologii, mashiny i oborudovanie v lesnom khozyaistve* (Technologies, machines and equipment in forestry), Voronezh: VGLTA, 2002, 312 p.

Vinokurov V.N., Silaev G.V., *Lesokhozyaistvennyye mashiny i ikh primeneniye* (Forestry machinery and their applications), Moscow: MGUL, 1999, 234 p.

Zima I.M., Vovk N.A., Stoletnii N.I., *Mekhanizatsiya sbora semyan s rastushchikh derev'ev* (Mechanization of seed collection from growing trees), In: *Ukrainskaya sel'skokhozyaistvennaya akademiya. Otchet kafedry mekhanizatsii lesokhozyaistvennykh rabot i lesoekspluatatsii* (Ukrainian Agricultural Academy. Report of the Department of Mechanization of Forestry Works and Forest Exploitation), Kiev: 1966.

PHOTOSYNTHESIS OF WIDESPREAD LICHEN SPECIES IN PINE FORESTS OF CENTRAL SIBERIA¹

© 2023 г. D. A. Polosukhina^{a, b, *}, A. V. Makhnykina^{a, b}, V. E. Aryasov^a,
D. V. Trusov^{a, b}, and A. S. Prokushkin^{a, b, *}

^a Sukachev Institute of Forest SB RAS, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia

^b Siberian Federal University, 79 Svobodny Prospect, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*E-mail: dana_polo@mail.ru

Received April 7, 2022; Revised September 1, 2022; Accepted February 21, 2023

Lichens and other terrestrial photosynthetic unicellular organisms of the planet consume nearly 14.3 billion tons of atmospheric CO₂. Due to climate change, such important components of the forest ground cover as lichens are very vulnerable. This study evaluates the photosynthetic activity in widespread lichens by measuring the indices of net photosynthesis, dark respiration, and prompt fluorescence. Hence, cryptogams of pine forests in Central Siberia near the Zotino tall tower observatory (ZOTTO) are characterized as highly active. *Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo and *Cladonia rangiferina* (L.) are the main representatives of ground cover species. The purpose of this study was to determine the photosynthetic activity in dominant species of ground cover lichens during a growing season. We found the seasonal dynamics of photosynthesis with the lowest values being observed in June, and the highest ones in August. Dark respiration peaks in June and is the lowest in September. Fluorescence values are within the range of 6.7 ± 0.3 . The species under study that grow on podzol soils in pine forests show fast kinetic activation.

Keywords: *Cladonia stellaris*, *Cladonia rangiferina*, photosynthetic activity, photosynthesis, carbon balance, fluorescence.

DOI: 10.31857/S002411482305008X, **EDN:** MXSNJV

As of today, northern boreal forests act mainly as a carbon sink (Bianchi, 2021). They represent one of the largest terrestrial reservoirs of atmospheric carbon. Due to the forecasted climate change, ecosystems of the boreal biome may shift from a sink of atmospheric carbon (Winkler et al., 2021) to its source (Koven et al., 2021). Such an effect can be predicted due to CO₂ emissions from ecosystems being larger than CO₂ uptake during photosynthesis, which, in fact, signifies an increase in decomposition of organic matter and in root respiration (Ryu et al., 2019; Bonan, 2008).

Mosses, lichens, and other unicellular photosynthetic organisms absorb 7% of carbon dioxide from the Earth's atmosphere (Elbert et al., 2012). The absorptive capacity of bryophytes and lichens is greater in temperate and subtropical climate zones than equatorial or tropical ones. Boreal forests are characterized by ground vegetation rich in bryophytes and lichens. Dominating in the ground cover layer, poikilohydric

plants functionally contribute to the carbon and nitrogen sequestration in the ecosystem, soil insulation, soil stability, and preservation of permafrost (Bianchi, 2021). They contribute to up to 50% of the gross CO₂ exchange in the ecosystem (Winkler et al., 2021; Bryant et al., 1997).

Given their important ecological roles in the taiga biome, it is surprising to know that only a few studies have attempted to parameterize the intrinsic abiotic factors that control the moss-lichen cover carbon dynamics, specifically under the ongoing climate change at high latitudes (Elbert et al., 2012; Whitehead, Gower, 2001). Regional studies of the carbon cycle are relevant due to discrepancies in estimates of balance in carbon fluxes obtained for Russian forests that are diverse in composition, structure, and productivity, and due to the resulting necessity to supplement and refine those estimates.

With this study, we focused on exploring the absorptive capacity of lichens in pine forests of Central Siberia. They are estimated to account for up to 30–94% of the total biomass of ecosystems (Goltsev et al., 2012). As one of the most important metabolic processes, photosynthetic activity can be examined during field studies (Panov et al., 2009). Its measurements are based on recordings of carbon assimilation

¹ Krasnoyarsk Regional Fund of Science for the project No. 2021 102007845 (The role of the moss-lichen layer in ecosystems of the boreal and arctic zone in Krasnoyarsk Territory in absorption of atmospheric carbon dioxide). As well as RFBR, Krasnoyarsk Territory and Krasnoyarsk Regional Fund of Science, project No. 44-243003 (The functional role of pine forests in the boreal zone of Central Siberia: photosynthetic and respiratory activity of subordinate forest layers).

Table 1. Forest inventory parameters for the pine forests under study

Forests	DBH, cm	H, m	Density, trees ha ⁻¹	Stock, t C ha ⁻¹
Lichen-dominated pine forests	14.4	11.4	358	82.6

rates and chlorophyll fluorescence. The ratio of different ways of using the absorption energy of light quanta may vary depending on the functional activity in a photosynthesis system, as well as on the lighting conditions, which affects the chlorophyll fluorescence intensity.

The main goal of this study was to determine the photosynthetic activity in dominant species of lichens during a growing season.

MATERIALS AND METHODS

Area and objects of study. The study was conducted in Central Siberia near the Zotino tall tower observatory (ZOTTO, 60° N, 89° E) in lichen-dominated pine forests. The area belongs to the Ket-Sym lowland located on the left bank of the Yenisei River. According to the forestry zoning of Siberia, ZOTTO is located in the area of middle taiga forests in Sym-Dubeches district (Pleshikov, 2002).

The local climate is sharply continental. The sum of temperatures above 10°C amounts to 800–1200°C. The average annual air temperature is –3.8°C. The annual amount of precipitation is 536 mm (Panov et al., 2011).

The analysis of satellite data identified 11 classes of aggregated landscape types within a radius of 100 km of the international observatory ZOTTO (Klimchenko et al., 2011). The analysis results showed that forests cover about of 84% of the zone. Dark coniferous communities occupy the largest area. Feathermoss-dominated light coniferous forests account for 8.3%, and lichen-dominated pine forests account for 7.6%.

The plants develop on well-drained ferruginous illuvial podzols on fluvioglacial sands with no permafrost (Pleshikov, 2002; Gerasimov, 1964; Klimchenko et al., 2011). Vascular plants have Latin names according to S.K. Cherepanov (Cherepanov, 1994), mosses and lichens – according to the studies by M.S. Ignatov and E.A. Ignatova (Ignatov, Ignatova, 2003, 2004). *Pinus sylvestris* (L.) dominated forests are characterized by an almost all-over lichen layer (Panov et al., 2014; Trefilova et al., 2011). Forest inventory parameters for the pine forests under study are displayed in Table 1. According to our earlier data, the living ground cover of the forests is dominated by *Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo with 41% (145 ± 29 g/m²), *Cladonia rangiferina* (L.) Nyl. with 32% (114 ± 10 g/m²), and *Cetraria islandica* (L.) with 16% (57 ± 21 g/m²). The share of shrubs accounts for 4%, and that of mosses accounts for only 1.5%. Grasses and dwarf shrubs are represented mainly by *Carex macroura* (Meinsh.), *Ledum palus-*

tre (L.), and *Vaccinium vitis-idaea* (L.) (Polosukhina et al., 2020).

Hence, *Cladonia stellaris* and *Cladonia rangiferina* are the most common lichen species, for which CO₂ assimilation and chlorophyll fluorescence were measured. These bushy lichens of the genus *Cladonia* have a green alga trebouxia as the photobiont (Opredelitel' lichainikov USSR, 1977). The samples for measurements were the upper parts of the thalli, where, according to physiological characteristics, the photobiont is located (Bjerke, 2009).

Gas exchange measurements. Assimilation rates (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were measured once a month around 12:00 in June, August, and September during the growing seasons of 2021. Metabolic activity of lichens was examined by using a portable gas exchange system (GFS-3000, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) with a cuvette for Lichens/Mosses 3010-V32 (Manual, 2019). During the measurement, we recorded two fluxes: dark respiration (DR) and net photosynthesis (NP). First, we measured DR at PAR = 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Then we recorded NP at PAR = 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The data was presented as the mean value $\pm$ standard error for every case ($n = 15$):

$$A = NP + DR.$$

To analyze the impact of external factors, we used the meteorological data of relative humidity (RH) and air temperature (Tair). The observations were retrieved from an eddy covariance station located nearby.

Prompt fluorescence. Prompt fluorescence parameters were measured using the fluorometer Junior-PAM (Walz, Germany). We conducted the study around 13:00–15:00. Using the standard light curve analysis software (Manual, 2020), we obtained data by parameters Y(II), ETR, and Fv/Fm. The Fv/Fm ratio was used to estimate the maximum quantum yield of photochemistry (Goltsev et al., 2012) and the efficiency of the PSII (Y(II)) reaction centers in the dark adapted state, which provides valuable information on the function of PSII (Maxwell, Johnson, 2000; Beer et al., 2001; Kovtun et al., 2021). Fv/Fm is defined as the ratio of a number of quanta involved in charge separation to the total amount of quanta absorbed by light-collecting complexes. Accordingly, the closer this parameter is to 1, the higher the efficiency of the photosynthetic apparatus in a given plant. The minimum and maximum fluorescence yields were measured after 24 hours of dark adaptation. We did this to eliminate the reaction of the light stage of photosynthesis. Data was presented as the mean value $\pm$ standard deviation for every case ($n = 15$). Electron transport rate

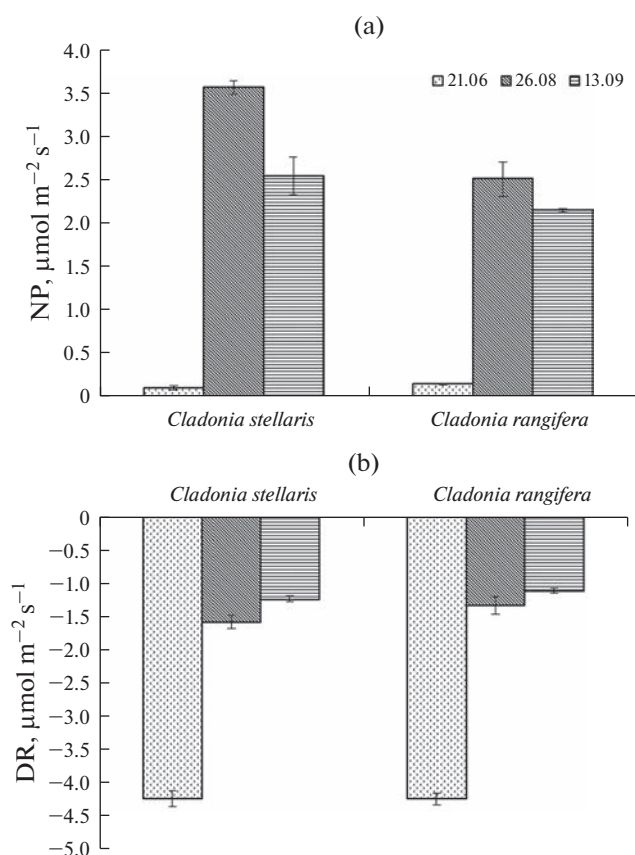


Fig. 1. Ecophysiological performance of *Cladonia stellaris* (left) and *Cladonia rangiferina* (right): (a) Net photosynthesis (NP) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; (b) Dark respiration (DR) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

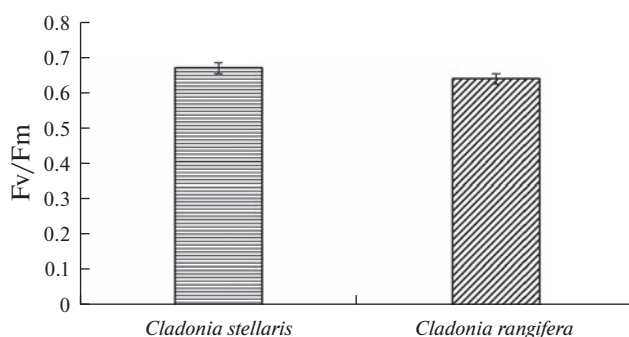


Fig. 2. Average summer values of Fv/Fm for lichens.

(ETR) characterizes the density of electron flow through an electron transport chain of thylakoid membranes (Maxwell, Johnson, 2000).

Data analysis. To analyze and process the collected data, we used the licensed software GFS-Win and WinControl. In addition, we used several software solutions for statistical processing and data analysis like Microsoft Excel and Statistica. The two-way analysis of variance (ANOVA) was conducted to reveal sig-

nificant differences in photosynthesis rates by species and by summer month.

RESULTS AND DISCUSSION

Ecophysiological traits of lichens. The ANOVA results show a well-pronounced seasonal trend in the NP values of lichens ($p = 0.031$), yet no interspecies variability was revealed ($p = 0.279$). Hence, the lowest NP values were observed in June ($0.11 \pm 0.03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and the highest ones were observed in August ($3.58 \pm 0.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Fig. 1a). In our previous studies, *Cladonia* spp. also showed significant seasonal variability of assimilation rate with the lowest values in June and the peaking ones in August (Polosukhina et al., 2020). The measurements of *Cladonia stellaris* in Norway conducted by Bjerke (Bjerke et al., 2013) showed that the net photosynthesis reached the maximum value of $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

The seasonal dynamics ($p = 0.001$) of the dark respiration rate was observed as well (Fig. 1b). The highest values were recorded in June ($-4.23 \pm 0.12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and the lowest in September ($-1.11 \pm 0.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). There was no significant interspecies variability in values ($p = 0.235$). According to the previous studies, the maximum DR rate for lichens reached up to $-8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in a Canadian old black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) boreal forest ecosystem (Whitehead, Gower, 2001; Moser et al., 1983).

We found a positive correlation between NP and DR values. The correlation rates (r) for *Cladonia stellaris* (CS) and *Cladonia rangiferina* (CR) were 0.92 and 0.98, respectively. This result can be explained by the fact that the lichen thallus is four to ten times poorer in chlorophyll than higher plants (Bianchi, 2021; Kolomeichuk et al., 2020). In addition, algal cells are not always evenly distributed in the thallus. The intensive photosynthesis ensures a regular vital activity in lichens, since they have to endure frequent periods of a significant ecological depression (drying out) and are distinguished by a high plasticity of their entire metabolic apparatus, which allows them to live through those periods and quickly return to life even at low temperatures, low levels of carbon dioxide, etc., when other plants die or cease to function (Goltsev et al., 2012).

We analyzed the impact of environmental factors (Tair, RH) on the assimilation rates with the results shown in Table 2 ($p > 0.05$).

Fluorescence variability. The ANOVA analysis showed that there are no significant differences between the two species ($p = 0.605$) and different months of measurements ($p = 0.951$) in the Fv/Fm ratio. On average, Fv/Fm was 0.67 ± 0.01 for *Cladonia stellaris*, and 0.64 ± 0.08 for *Cladonia rangiferina*. However, for the species of the same genus, *Cladonia mitis* Sandst and *Cladonia uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg, growing in a pine forest of the Bory Tucholskie National

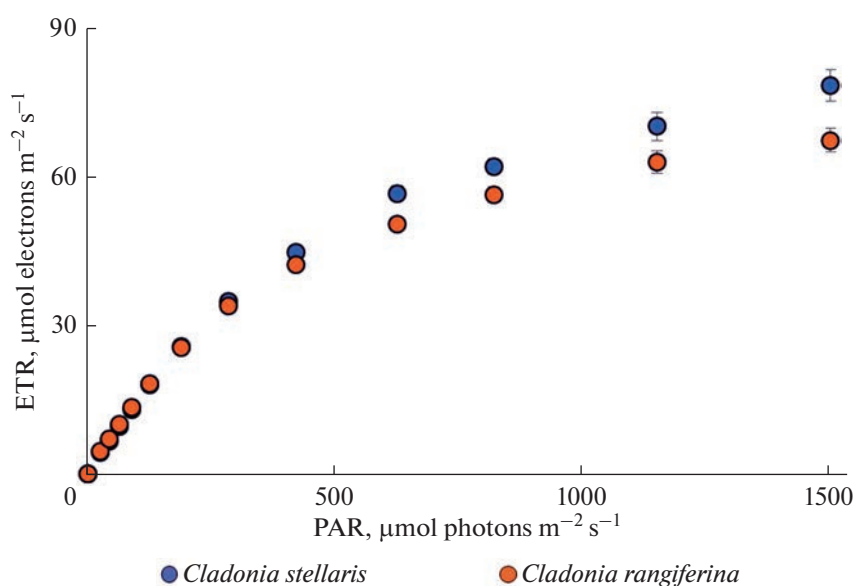


Fig. 3. Dependence of ETR on light intensity (Photosynthetically active radiation – PAR) in the species under study.

Park, the seasonal Fv/Fm dynamics showed the smallest values in June, and the largest ones in September (Węgrzyn et al., 2021). In general for lichens, the Fv/Fm ratio is usually ca. 0.60–0.72, while in higher plants it can reach ca. 0.91 (Bjerke, 2009). We tried to find a correlation between NP and Fv/Fm. For *Cladonia stellaris*, it turned out to be strongly negative ($r = -0.95$, $p = 0.92$), and for *Cladonia rangiferina*, it turned out to be strongly positive ($r = 0.89$, $p = 0.04$). In the Norwegian tundra, no correlation between NP and Fv/Fm was observed for deer lichens (Bjerke et al., 2017).

Some studies highlighted the importance of the time of day for Fv/Fm ratio estimations. So Fv/Fm is low from 9:00 to 12:00, and increases from 12:00 to 15:00 (Węgrzyn et al., 2021). To see how strong the light intensity may affect the photoassimilation system in lichens, we analyzed the ETR parameter (Fig. 3). At low light intensities (up to 285 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), photo-

chemical fixation is the same for different species. At medium and strong light intensities, the ETR parameter is larger for *Cladonia stellaris*. This indicates a higher intensity of photosynthesis in *Cladonia stellaris*. A strongly positive correlation between ETR and PAR was found with $r = 0.95$ ($p = 0.01$) for *Cladonia stellaris* and $r = 0.93$ ($p = 0.01$) for *Cladonia rangiferina*.

Another estimate of photosynthetic activity is dependence of the quantum yield of PSII on PAR (Fig. 4). This relationship shows the quantum yield of photochemical energy conversion in PSII (Y(II)), the quantum yield of non-regulated non-photochemical energy loss in PSII (Y(NO)), and the quantum yield of regulated non-photochemical energy loss in PSII (Y(NPQ)).

At a low intensity of photosynthetically active radiation (up to 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) the Y(II) values in *Cladonia rangiferina* are higher, which indicates a more efficient distribution of absorbed light quanta towards photochemical reactions. The detected differ-

Table 2. Assimilation rate (NP, DR) correlation and meteorological factors

Lichen	Factors	Date		
		21.06.2021	26.08.2021	13.09.2021
<i>Cladonia stellaris</i>	DR/Tair	−0.494	−0.263	0.378
	DR/RH	0.414	0.288	−0.450
	NP/Tair	−0.711	−0.096	0.378
	NP/RH	0.633	0.172	−0.134
<i>Cladonia rangiferina</i>	DR/Tair	−0.101	0.063	−0.223
	DR/RH	0.196	−0.103	0.198
	NP/Tair	0.156	−0.555	0.084
	NP/RH	−0.251	0.550	−0.081

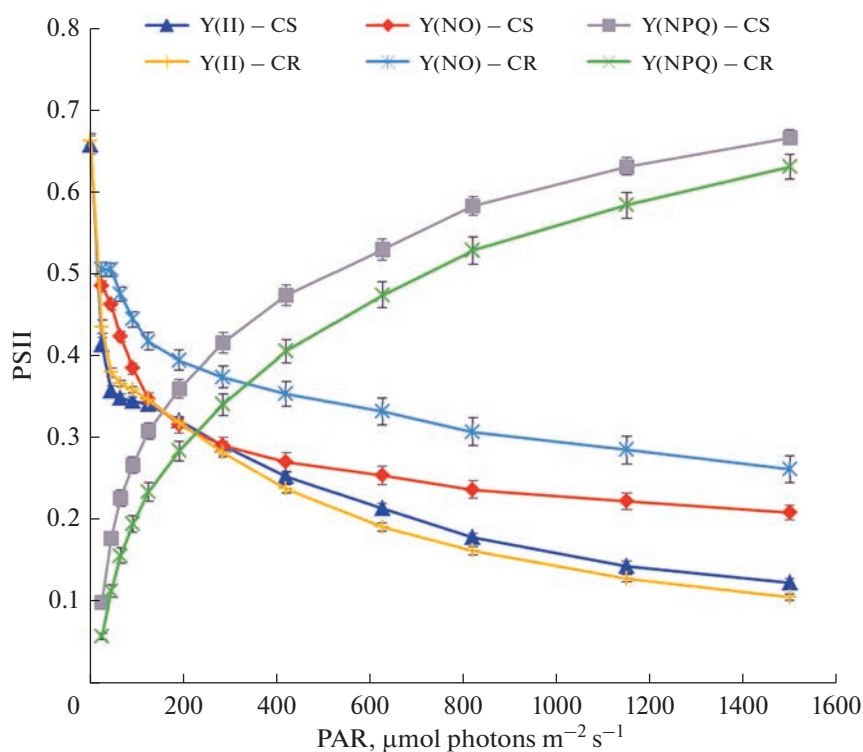


Fig. 4. Dependence of PSII quantum yield on PAR in lichen: quantum yield of photochemical energy conversion in PSII (Y(II)), quantum yield of non-regulated non-photochemical energy loss in PSII (Y(NO)) and quantum yield of regulated non-photochemical energy loss in PSII (Y(NPQ)).

ence is 3%. In the sector of the main intensity of PAR, the values of Y(II) are leveled with increasing illumination. *Cladonia stellaris* directs more light quanta to photochemical reactions – on average, their values are 7% higher than for *Cladonia rangiferina*. The Y(II) values show the difference between these two species of 16.4%.

Y(II) corresponds to the fraction of energy that is photochemically converted to PSII. The remainder $1 - Y(II)$ constitutes the total quantum yield of all loss processes, Y(loss), which is separated into two distinct components, Y(NO) and Y(NPQ), whose relative amounts provide valuable information on the photosynthesis features of a given plant. Y(NO) reflects the fraction of energy that is passively dissipated as heat and fluorescence, mainly due to closed PSII reaction centers. Y(NPQ) corresponds to the proportion of energy dissipated as heat by the adjustable NPQ photoprotective mechanism.

For two parameters of the non-photochemical distribution of light quanta, we divide the light intensity into 3 ranges ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$):

- 1 – low light intensity, 0 to 190,
- 2 – average light intensity (typical for given conditions), 285 to 625, and
- 3 – high light intensity, 820 to 1500.

The first range is characterized by a large uncontrolled dissipation of energy, which averages 50% of the entire energy distribution, gradually decreasing as the light intensity increases. The difference between *Cladonia stellaris* and *Cladonia rangiferina* is 14% with larger values observed in *Cladonia rangiferina*.

The dynamics is the same for all ranges, but the difference between the two species increases, showing 29.9% for the average light intensity and 27.7% for the high light intensity.

In this case, the controlled dissipation of excess energy has the reverse dynamics. The values at the low light intensity differ by 44.7% in favor of *Cladonia stellaris*, but this difference gradually decreases with 16.7% for the average light intensity and only 8% for the high light intensity.

As Y(II) values approach zero at high quantum flux densities, high Y(NPQ) values indicate high photoprotective mechanisms capacity, while high Y(NO) values reflect the plant's inability to protect itself from damage by excessive lighting. For a given set of environmental conditions, successful regulation usually targets the maximum Y(II) values, and the remaining Y(loss) targets the maximum Y(NPQ)/Y(NO) ratio. At the saturating light intensity, high Y(NO) values and low Y(NPQ) or Y(NPQ)/Y(NO) values reflect insufficient power of photo-protective mechanism reactions, which may eventually result in damage by ex-

cessive lighting. High Y(NO) values after dark adaptation signify this.

CONCLUSION

This study has attempted to characterize the photosynthetic apparatus of lichens by quantifying net photosynthesis, dark respiration, and prompt fluorescence parameters. *Cladonia stellaris* and *Cladonia rangiferina* maintained a high photosynthetic activity throughout the summer of 2021. At the same time, the highest values of photosynthesis were observed in August, and the highest values of respiration were recorded in June. Both species — *Cladonia stellaris* and *Cladonia rangiferina* — showed fast kinetic activation. The parameters of prompt fluorescence correlate with the existing estimates. The completely different nature of the correlation between prompt fluorescence and assimilation intensity poses new challenges for us. Our future studies will focus on estimating the influence of different light wavelengths on photosynthetic activity in the subordinate forest layers.

REFERENCES

- Beer S., Björk M., Gademann R., Ralph P. Measurements of photosynthetic rates in seagrasses // Global Seagrass Research Methods. Chapter 9. The Netherlands: Elsevier Publishing, 2001. P. 183–198.
- Bianchi T.S. The evolution of biogeochemistry: revisited // Biogeochemistry. 2021. V. 154. № 2. P. 141–181.
- Bjerke J.W., Bokhorst S., Callaghan T.V., Zielke M., Phoenix G.K. Rapid photosynthetic recovery of a snow-covered feather moss and *Peltigera* lichen during sub-Arctic mid-winter warming // Plant Ecology & Diversity. 2013. V. 6. P. 383–392.
- Bjerke J.W., Bokhorst S., Callaghan T.V., Phoenix G.K. Persistent reduction of segment growth and photosynthesis in a widespread and important sub-Arctic moss species after cessation of three years of experimental winter warming // Functional Ecology. 2017. V. 31. № 1. P. 127–134.
- Bjerke J.W. Ice encapsulation rather protects than disturbs the freezing lichen // Plant Biology. 2009. V. 11. P. 227–235.
- Bonan G.B. Forests and climate change: Forcings, feedbacks and climate benefits of forests // Science. 2008. V. 320. P. 1444–1449.
- Bryant D., Nielsen D., Tangle L., Sizer N., Miranda M., Brown P., Johnson N., Malk A., Miller K. The last frontier forests: ecosystems and economies on the edge. What is the status of the worlds remaining large natural forest ecosystems? // Environmental Science. 1997. P.39.
- Czerepanov S.K. Vascular Plants of Russia and Adjacent States // Cambridge University Press, 1994. 990 p.
- Elbert W., Weber B., Burrows S., Steinkamp J., Büdel B., Andreae M., Pöschl U. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen // Nature Geoscience. 2012. V. 5. P. 459–462.
- Goltsev V., Zaharieva I., Chernev P., Kouzmanova M., Kalaji H.M., Yordanov I., Krasteva V., Alexandrov V., Stefanov D., Allakhverdiev S.I., Strasser R.J. Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — Bioenergetics. 2012. V. 1817. P. 1490–1498.
- Heinz Walz GmbH junior-PAM Teaching Chlorophyll Fluorometer Manual / Heinz Walz GmbH 2.154/09.20 Second Edition, September 20 © Heinz Walz GmbH, 2020. 83 p.
- Ignatov M., Ignatova E. Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii (Moss flora of the middle European Russia), Sphagnaceae—Hedwigiaceae. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 1. 2003.
- Ignatov M., Ignatova E. Flora mkhov srednei chasti Evropeiskoi Rossii (Moss flora of the middle European Russia) Fontinalaceae—Amblystegiaceae. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2. 2004.
- Maxwell K., Johnson G.N., Chlorophyll fluorescence — a practical guide // J. Experimental Botany. 2000. V. 51. № 345. P. 659–668.
- Klimchenko A.V., Verkhovets S.V., Slinkina O.A., Koshurnikova N.N. Stocks in coarse woody debris in the middle taiga ecosystems located along the Yenisei River // Geography and Natural Resources. 2011. V. 2. P. 91–97.
- Kolomeichuk L.V., Efimova M.V., Zlobin I.E., Kreslavski V.I.D., Murgan O.K., Kovtun I.S., Khripach V.A., Kuznetsov V.I.V., Allakhverdiev S.I. 24-Epibrassinolide alleviates the toxic effects of NaCl on photosynthetic processes in potato plants // Photosynthesis Research. 2020. V. 146. P. 151–163.
- Koven C., Arora V.K., Cadule P., Fisher R.A., Jones C.D., Lawrence D.M., Lewis J., Lindsey K., Mathesius S., Meinshausen M., Mills M., Nicholls Z., Sanderson B.M., Swart N.C., Wieder W.R., Zickfeld K. 23rd Century surprises: Long-term dynamics of the climate and carbon cycle under both high and net negative emissions scenarios // Earth System Dynamics Discussions. 2021. <https://doi.org/10.5194/esd-2021-23>
- Kovtun I.S., Kukharensko N.E., Kusnetsov V.V., Khripach V.A., Efimova M.V. Effect of Lactone- and Ketone-Containing Brassinosteroids on Photosynthetic Activity of Barley Leaves during Aging // Russian J. Plant Physiology. 2021. V. 68. P. 440–450.
- Longton R.E. The role of bryophyte and lichens in terrestrial ecosystems // Bryophyte and Lichens in a Changing Environment; Bates J.W., Farmer A.M., Eds. 1992. P. 32–76.
- Moser T.J., Nash T.H., Link S. Diurnal gross photosynthetic patterns and potential seasonal CO₂ assimilation in *Cladonia stellaris* and *Cladonia rangiferina* // Canadian J. Botany. 1983. V. 61(3). P. 642–55.
- Opredelitel' lichainikov SSSR. Vyp. 1, 4, 5 [Handbook of the lichens of the USSR. Iss. 1, 4, 5]. Iss. 1, 4, 5. Leningrad, 1971, 412 p.; 1977, 344 p.; 1978, 204 p.
- Panov A.V., Heintzenberg J., Birmili W., Otto R., Chi X., Zrazhevskaya G.K., Timokhina A.V., Verkhovets S.V., Andrea M., Onuchin A.A. Sources, seasonal variability, and trajectories of atmospheric aerosols over Central Siberian forest ecosystems // Dokl. Earth Sc. 2011. V. 441. P. 1710–1714.
- Panov A.V., Onuchin A.A., Koshurnikova N.N. Phytomass structure and dynamics at cuttings in the Central Siberia lichen pine forests // Vestnik KrasGAU. 2009. № 12. P. 129–133.
- Pleshikov F.I. Forest ecosystems of the Yenisei meridian (research of the international geosphere-biosphere program). Novosibirsk: Nauka, 2002. 356 p.

Polosukhina D.A., Masyagina O.V., Prokushkin A.S. Carbon photoassimilation by dominant species of mosses and lichens in pine forests of Central Siberia // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 2020. V. 611.

<https://doi.org/10.1088/1755-1315/611/1/012031>

Portable Gas Exchange Fluorescence System GFS-3000 Handbook of Operation/Heinz Walz GmbH, 2019. 266 p.

Ryu Y., Berry J.A., Baldocchi D.D. What is global photosynthesis? History, uncertainties and opportunities // Remote Sensing of Environment. 2019. V. 223. P. 95–114.

Trefilova O.V., Vedrova E.F., Kuz'michev V.V. The annual carbon cycle in green-moss pine forests of the Yenisey plain forest science // Lesovedenie. 2011. № 1. P. 3–12.

Węgrzyn M.H., Fałowska P., Alzayany K., Waszkiewicz K., Dziurawicz P., Wietrzyk-Pełka P. Seasonal changes in the

photosynthetic activity of terrestrial lichens and mosses in the lichen Scots pine forest habitat // Diversity. 2021. V. 13(12). P. 642.

<https://doi.org/10.3390/d13120642>

Whitehead D., Gower S.T. Photosynthesis and light-use efficiency by plants in a Canadian boreal forest ecosystem // Tree Physiology. 2001. V. 21. P. 925–929.

Winkler A.J., Myneni R.B., Hannart A., Sitch S., Haverd V., Lombardozzi D., Arora V.K., Pongratz J., Nabel J.E.M.S., Goll D.S., Kato E., Tian H., Arneth A., Friedlingstein P., Jain A.K., Zaehle S., Brovkin V. Slow-down of the greening trend in natural vegetation with further rise in atmospheric CO₂ // Biogeosciences. 2021. V. 18. P. 4985–5010.

<https://doi.org/10.5194/bg-18-4985-2021>

ФОТОСИНТЕЗ ШИРОКО РАСПРОСТРАНЕННЫХ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

Д. А. Полосухина^{1, 2, *}, А. В. Махныкина^{1, 2}, В. Е. Арясов¹, Д. В. Трусов^{1, 2}, А. С. Прокушкин^{1, 2}

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 50/28, Академгородок, Красноярск, 660036 Россия

²Сибирский федеральный университет, 79, Свободный проспект, Красноярск, 660041 Россия

*E-mail: dana_polo@mail.ru

Лишайники и другие наземные фотосинтезирующие одноклеточные организмы планеты потребляют почти 14.3 млрд тонн атмосферного CO₂. В связи с изменением климата такие важные компоненты лесного напочвенного покрова, как лишайники, очень уязвимы. В данном исследовании оценивается фотосинтетическая активность широко распространенных лишайников путем измерения показателей чистого фотосинтеза, темнового дыхания и быстрой флуоресценции. Таким образом, криптогамы сосновых лесов Центральной Сибири в районе обсерватории Зотинская высокая башня (ЗОТТО) характеризуются как высокоактивные. *Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo и *Cladonia rangiferina* (L.) являются основными представителями видов напочвенного покрова. Целью данного исследования было определение фотосинтетической активности у доминирующих видов напочвенных лишайников в течение вегетационного периода. Выявлена сезонная динамика фотосинтеза, причем самые низкие значения наблюдаются в июне, а самые высокие — в августе. Темновое дыхание достигает максимума в июне и является самым низким в сентябре. Значения флуоресценции находятся в диапазоне 6.7 ± 0.3 . Исследуемые виды, произрастающие на подзолистых почвах в сосновых лесах, демонстрируют быструю кинетическую активацию.

Ключевые слова: *Cladonia stellaris*, *Cladonia rangiferina*, фотосинтетическая активность, фотосинтез, баланс углерода, флуоресценция.

ЦЕЛЬНИКЕР ЮДИФЬ ЛЬВОВНА (1921–2023)

DOI: 10.31857/S0024114823060062, EDN: YWKZLB



15 июля 2023 г. на 103-м году жизни скончалась Юдифь Львовна Цельникер, доктор биологических наук, выдающийся ученый, специалист в области лесной физиологии, морфологии и биогеоценологии, хорошо известный в нашей стране и за рубежом.

В 2021 г. журнал “Лесоведение”, № 4, дал большой материал к 100-летию Юдифи Львовны, поэтому здесь мы кратко перечисляем основные сведения ее биографии и научной деятельности.

Ю.Л. Цельникер родилась 30 апреля 1921 г., в 1938 г. поступила на биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (МГУ). В 1941–1942 гг. как боец трудового фронта участвовала в строительстве противотанковых рвов и других тяжелых работах военного времени, в ноябре 1942 г. вернулась в МГУ, в 1944 г. закончила учебу и осталась лаборанткой на кафедре физиологии растений, сочетая ее с учебой в аспирантуре. В 1948 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему “Физиологическое изучение ритмов роста и развития побегов в кроне плодовых деревьев”.

После сессии ВАСХНИЛ в августе 1948 г. и разгрома научной школы физиологов растений в МГУ Юдифь Львовна девять месяцев была без работы, пока в мае 1949 г. не поступила в лабораторию физиологии и экологии древесных растений Института леса АН СССР (позднее Лаборатория лесоведения АН СССР – Институт лесоведения РАН), где проработала более 57 лет.

В 1962 г. Ю.Л. Цельникер возглавила группу физиологии растений Лаборатории лесоведения. В это время на базе Серебряноборского опытного лесничества под ее руководством стал формироваться опорный пункт комплексных исследований, в которых участвовали специалисты разных научных направлений. Здесь были выполнены разнообразные экспериментальные работы, результаты которых подытожены в монографиях Ю.Л. Цельникер “Радиационный режим под пологом леса” (1969), “Фотосинтез и дыхание подраста” (1970, в соавторстве), “Физиологические основы теневыносливости древесных растений” (1978), “Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев” (1993), в докторской диссертации “Световой режим и формирование фотосинтетического аппара-

рата лесных древесных растений” (1978), а также в многочисленных журнальных статьях, в разделах коллективных монографий “Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева” (2006), “Структура и функция лесов Европейской России” (2009), “Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга” (2010).

В 1990-е гг. внимание Ю.Л. Цельникер было сосредоточено на изучении морфологии древесных растений, структуры кроны, разработке простых методов определения площади поверхности листьев и хвои древесных растений. Сводка “Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев” (2000, в соавторстве) содержит обзор литературы и математических моделей, имитирующих структуру и жизнедеятельность кроны с разных точек зрения и на разных

уровнях организации (от клеточного до биосферного).

В 2006 г. Ю.Л. Цельникер ушла на пенсию, но продолжила активно работать, освоив компьютерные технологии: давала отзывы на научные статьи, консультировала младших коллег, написала книгу воспоминаний, вызвавшую большой интерес у коллег и друзей.

Все, кто работал с Юдифью Львовной, навсегда запомнят ее научную эрудицию, работоспособность, преданность науке в сочетании с добротой и отзывчивостью.

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