

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

ISSN 2311-1410

Сибирский лесной журнал

Номер 2
Март–Апрель 2023



ФГБУ «Сибирское отделение
Российской академии наук»
Новосибирск

FEDERAL RESEARCH CENTER KRASNOYARSK SCIENTIFIC CENTER
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, SIBERIAN BRANCH
V. N. SUKACHEV INSTITUTE OF FOREST
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, SIBERIAN BRANCH

SIBERIAN JOURNAL OF FOREST SCIENCE

Number 2 March–April 2023

Peer-reviewed Scientific Journal. Established January 2014

Founder: Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Published bimonthly, 6 times per year
ISSN 2311-1410 (Print), ISSN 2312-2099 (Online)

Editor-in-Chief

Alexander A. Onuchin
onuchin@ksc.krasn.ru

Associate Editors-in-Chief

Igor M. Danilin, Tamara S. Sedel'nikova
danilin@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

Managing Editor

Larisa N. Skripal'schikova
lara@ksc.krasn.ru

Associate Editors

Galina F. Antonova (RF), Natalia E. Antonova (RF), Stanislav P. Arefyev (RF), Sezgin Ayan (Turkey), Vladimir F. Baginskiy (Belarus), Eugene V. Banaev (RF), Yuri N. Baranchikov (RF), Kirsten Barrett (UK), Sergei A. Bartalev (RF), Sergei M. Bebiya (Abkhazia), Vera E. Benkova (RF), Kapitolina S. Bobkova (RF), Jiquan Chen (USA), Tumen N. Chimitdorzhiev (RF), Chimidnyam Dorjsuren (Mongolia), Chultem Dugarjav (Mongolia), Alexey A. Dymov (RF), Steve Eubanks (USA), Svetlana Yu. Evgrafova (RF), Sergey N. Goroshkevich (RF), Irina D. Grodnitskaya (RF), Andrei N. Gromtsev (RF), Georg Guggenberger (Germany), Alexander P. Isaev (RF), Galina A. Ivanova (RF), Vladislav N. Kalaev (RF), Olga V. Kalugina (RF), Vyacheslav I. Kharuk (RF), Alexander V. Kirdyanov (RF), Natal'ya I. Kirichenko (RF), Grigoriy B. Kofman (RF), Alexander P. Kovalev (RF), Yuri N. Krasnoshchekov (RF), Konstantin V. Krutovsky (RF, Germany), Alexander M. Kryshen (RF), Konstantin N. Kulik (RF), Andrei N. Kupriyanov (RF), Qinglin Li (Canada), Sune Linder (Sweden), Sergei R. Loskutov (RF), Tatyana A. Moskal'yuk (RF), Elena N. Muratova (RF), Sergei V. Osipov (RF), Igor N. Pavlov (RF), Heli Peltola (Finland), Viliam Pichler (Slovakia), Alexander V. Pimenov (RF), Anatoly S. Prokushkin (RF), Valery P. Putenikhin (RF), Olga A. Shapchenkova (RF), Dmitriy G. Schepaschenko (RF, Austria), Christiane Schmullius (Germany), Olga V. Shergina (RF), Alexander S. Shishikin (RF), Svetlana D. Shlotgauer (RF), Anatoly Z. Shvidenko (RF, Austria), Vladimir A. Sokolov (RF), Vladimir V. Soldatov (RF), Vladislav G. Soukhovolsky (RF), Ge Sun (USA), Vyacheslav V. Tarakanov (RF), Alexander N. Tashev (Bulgaria), Elena E. Timoshok (RF), Josef Urban (Czechia), Vladimir V. Usenya (Belarus), Vladimir A. Usoltshev (RF), Eugene A. Vaganov (RF), Viktor I. Voronin (RF), Chuankuan Wang (China), Adam X. Wei (Canada), Vasily T. Yarmishko (RF)

Leading Editor

Tatyana A. Nikitina

Scientific Editor

Kseniya A. Kryukova

Technical Editor

Tatyana R. Pantyukhina

Address for journal office:

Russian Federation, 660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Editorial office for the Siberian Journal of Forest Science
Phones: +7 (391) 249-4639; +7 (391) 290-5516; E-mail: lara@ksc.krasn.ru
Web: sibjforsci.com; сибирскийлеснойжурнал.рф

Novosibirsk

Siberian Branch of the Russian Academy of Science

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«КРАСНОЯРСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»
ИНСТИТУТ ЛЕСА ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК –
ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

СИБИРСКИЙ ЛЕСНОЙ ЖУРНАЛ

№ 2 2023 Март – Апрель

Научный журнал. Издается с января 2014 г.

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Периодичность – 6 номеров в год
ISSN 2311-1410 (печатное издание), ISSN 2312-2099 (сетевое издание)

Главный редактор
А. А. Онучин

Редакционная коллегия:

Г. Ф. Антонова (РФ), Н. Е. Антонова (РФ), С. П. Арефьев (РФ), С. Аян (Турция), В. Ф. Багинский (Беларусь),
Е. В. Банаев (РФ), Ю. Н. Баранчиков (РФ), К. Баррет (Великобритания), С. А. Барталев (РФ), С. М. Бебия (Абхазия),
В. Е. Бенькова (РФ), К. С. Бобкова (РФ), Е. А. Ваганов (РФ), Ч. Ван (Китай), А. Х. Вей (Канада), В. И. Воронин (РФ),
С. Н. Горошкевич (РФ), И. Д. Гродницкая (РФ), А. Н. Громцев (РФ), Г. Гутгенбергер (Германия),
И. М. Данилин (*зам. главного редактора*, РФ), Ч. Доржсурэн (Монголия), Ч. Дугаржав (Монголия), А. А. Дымов (РФ),
С. Ю. Евграфова (РФ), Г. А. Иванова (РФ), А. П. Исаев (РФ), В. Н. Калаев (РФ), О. В. Калугина (РФ), А. В. Кирдянов (РФ),
Н. И. Кириченко (РФ), А. П. Ковалев (РФ), Г. Б. Кофман (РФ), Ю. Н. Краснощеков (РФ), К. В. Крутовский (РФ, Германия),
А. М. Крышень (РФ), К. А. Крюкова (*научный редактор*, РФ), К. Н. Кулик (РФ), А. Н. Куприянов (РФ), Ж. Ли (Канада),
С. Линдер (Швеция), С. Р. Лоскутов (РФ), Т. А. Москалюк (РФ), Е. Н. Муратова (РФ), Т. А. Никитина (*ведущий редактор*, РФ),
С. В. Осипов (РФ), И. Н. Павлов (РФ), Х. Пелтола (Финляндия), А. В. Пименов (РФ), В. Пихлер (Словакия),
А. С. Прокушкин (РФ), В. П. Путенихин (РФ), Т. С. Седельникова (*зам. главного редактора*, РФ),
Л. Н. Скрипальщикова (*отв. секретарь*, РФ), В. А. Соколов (РФ), В. В. Солдатов (РФ), Г. Сун (США),
В. Г. Суховольский (РФ), В. В. Тараканов (РФ), А. Н. Ташев (Болгария), Е. Е. Тимошок (РФ), Й. Урбан (Чехия),
В. В. Усень (Беларусь), В. А. Усольцев (РФ), В. И. Харук (РФ), Д. Чен (США), Т. Н. Чимитдоржиев (РФ),
О. А. Шапченко (РФ), А. З. Швиденко (РФ, Австрия), О. В. Шергина (РФ), А. С. Шишкин (РФ), С. Д. Шлотгауэр (РФ),
К. Шмуллиус (Германия), Д. Г. Щепашенко (РФ, Австрия), С. Юбанкс (США), В. Т. Ярмишко (РФ)

Адрес редакции: 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, ИЛ СО РАН
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»
Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

Редакция «Сибирского лесного журнала»
Телефоны: (391) 249-4639; (391) 290-5516
E-mail: lara@ksc.krasn.ru
Интернет-сайт: сибирскийлеснойжурнал.рф, sibjforsci.com

Новосибирск
Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сибирское отделение Российской академии наук»

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», 2023
© Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), 2023



Основная тематика журнала:

лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация
структура, динамика и функционирование лесных экосистем
биосферные функции леса, их изменения под влиянием глобальных и региональных
климатических процессов и антропогенных воздействий
география, экология и типология лесов
лесная генетика, селекция и интродукция, дендрология
лесное ресурсоведение, ботаника, этноботаника
лесные культуры
физиология и биохимия лесных растений
биотехнология, древесиноведение, химическая переработка древесины и недревесных продуктов леса
дендрохронологические исследования
лесная гидрология
лесная пирология
лесные зоокомплексы
лесная фитоценология
лесное почвоведение
лесная микробиология
лесная фитопатология и защита леса
лесомелиорация и лесная рекультивация
лесная политика, экономика, управление лесами, лесное законодательство
дистанционные и геоинформационные методы в оценке биосферных функций леса

Журнал представляет собой мультидисциплинарное рецензируемое научное издание, освещающее широкий спектр вопросов лесоведения, лесоводства, лесоустройства, лесной таксации, генетики и селекции, лесной экологии и экономики – наук о сложнейших закономерностях структуры, формирования и развития лесных экосистем и использования лесных ресурсов человеком.

«Сибирский лесной журнал. Siberian Journal of Forest Science» (ISSN 2311-1410 (печатное издание), ISSN 2312-2099 (сетевое издание)) публикуется Федеральным государственным бюджетным учреждением «Сибирское отделение Российской академии наук» на русском и английском языках.

«Сибирский лесной журнал» включен в российскую систему научного цитирования eLibrary.ru (РИНЦ), международные реферативные базы данных: Ulrichsweb: Global Serials Directory, Directory of Open Access Journals (DOAJ), AGRIS, CABI Forest Science Database, Перечень периодических научных изданий ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ (категория K1), готовится к включению в международные реферативные базы данных научной периодики и цитирования: Springer, Scopus, Web of Science. Полнотекстовые статьи размещаются на сайте журнала в сети: sibirskiylesnoyjournal.rf, sibjforsci.com.

«Сибирский лесной журнал» предполагает следующие разделы: «Обзорные статьи», «Исследовательские статьи», «Краткие сообщения», «Рецензии», «Хроника», «Международное сотрудничество». В нем освещаются самые разные вопросы, касающиеся проблем биологического разнообразия лесов на всех уровнях его организации (генетическом, видовом, экосистемном). Публикуются статьи по антропогенной и техногенной трансформации лесных экосистем. Журнал не ограничивается лесными проблемами Сибири, принимает и публикует материалы из различных регионов мира, представляющие общенаучный интерес.

Подготовлено к печати Федеральным государственным бюджетным учреждением
«Сибирское отделение Российской академии наук»

Ведущий редактор Т. А. Никитина

Научный редактор К. А. Крюкова

Дизайн обложки С. Р. Лоскутов

Техническое редактирование и верстка Т. Р. Пантюхина

Журнал зарегистрирован Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор). Свидетельство о регистрации средства массовой информации:

Периодическое печатное издание, журнал – ПИ № ФС 77-68699 от 09 февраля 2017 г.

Сетевое издание – ЭЛ № ФС 77-70737 от 15 августа 2017 г.

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение

Федеральный исследовательский центр

«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Сдано в набор 13.03.2023. Выход в свет 28.04.2023. Бумага типографская. Формат 60 × 84 1/8

Усл. печ. л. 12.1. Уч.-изд. л. 10.6. Тираж 100 экз. Заказ № 86. Цена свободная.

Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сибирское отделение Российской академии наук»

630090, г. Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 17

Отпечатано в Федеральном государственном бюджетном учреждении «Сибирское отделение Российской академии наук»

630090, г. Новосибирск, Морской просп., 2

Тел.: 8 (383) 330-8466; электронная почта: e.lyannaya@sb-ras.ru; <http://www.sibran.ru>

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630*56+630*181

ТАКСАЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ПО ДАННЫМ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

А. В. Лебедев, В. В. Кузьмичев

*Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева
127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49*

E-mail: avl1993@mail.ru

Поступила в редакцию 07.11.2022 г.

При рассмотрении не только сырьевых функций, но и экосистемных особую роль приобретает характер динамики таксационных показателей на всем протяжении существования древостоев. Для регулирования интенсивности выполнения экосистемных функций первоочередными задачами становятся повышение долговечности насаждений и их производительности. Нами исследована динамика роста и производительности сосновых древостоев по данным долговременных наблюдений за сосновыми древостоями естественного и искусственного происхождения на постоянных пробных площадях Лесной опытной дачи Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К. А. Тимирязева. Выявлено четыре основных варианта динамики запасов сосновых древостоев, что требует разработки новых подходов к ее моделированию. При этом жизненный цикл древостоя представляет собой не монотонный, как это принято считать, а волнообразный процесс динамики всех таксационных показателей, обусловленный разной интенсивностью воздействия как внутренних (проявление саморегуляции в древесных сообществах и петель обратной связи), так и внешних факторов. Наличие нескольких этапов динамики может быть отражено эмпирическими моделями, в основу которых заложена сумма простых ростовых функций или немонотонных функций с одной точкой максимума или мультипликативно-аддитивными моделями ростовой и поправочной функций. Обобщенные модели динамики сумм площадей сечений и запасов древесины показали, что в поздних возрастах перегущенные культуры имеют преимущество перед редкими. Немонотонная динамика показателей производительности древостоев требует учета при обосновании возрастов спелости и проектировании рубок ухода.

Ключевые слова: *рост, производительность, саморегуляция, модели динамики древостоев.*

DOI: 10.15372/SJFS20230201

ВВЕДЕНИЕ

Для изучения роста древостоев часто используются данные последовательной инвентаризации лесов. Этот способ не лишен ошибок и неточностей, к которым могут приводить, например, неполный учет заготовки древесины, недостаточная представленность древостоев по классам возраста (Неповинных, 2009). Отмеченных недостатков лишен метод длительных наблюдений за таксационными показателями на постоянных

пробных площадях. Его использование позволяет получить реальную картину ростовых процессов древостоев. Но здесь оказать влияние на результаты могут методические ошибки. Кроме того, каждая отдельно взятая пробная площадь уникальна, поэтому для больших территорий имеющиеся фактические данные могут быть недостаточно репрезентативными. Но это не мешает выявлять общие тенденции в росте и производительности, достоверность которых повышается при большом разнообразии древостоев.

Основоположники лесной науки в Германии В. Danckelmann и А. Schwappach (Pretzsch et al., 2019) считали, что необходимо проводить длительные наблюдения за отдельными деревьями и древостоями, поэтому во второй половине XIX в. были основаны первые лесные исследовательские станции (Ganghofer, 1881; Milnik, 1999). Одними из первых в Европе появились лесная исследовательская станция в Баден-Вюртемберге (Германия), научно-исследовательская станция Нижней Саксонии в Геттингене (Германия), Институт исследований леса, снега и ландшафтов (Швейцария). На самых старых лесных опытных участках постоянные наблюдения проводятся с 1848 г. (Pretzsch et al., 2019). С этого времени начали создаваться лесные исследовательские станции и в других европейских странах. Организация лесного опытного дела в России началась во второй половине XIX в. и связана с созданием экспериментальных посадок в Лисинском учебно-опытном лесхозе, Лесной опытной даче Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К. А. Тимирязева, Щелковском учебно-опытном лесхозе и ряде других объектов.

Согласно общепринятой устоявшейся модели, древостой в процессе динамики однократно достигает максимума запаса, после чего происходит его распад, что отражено, например, в закономерности морфогенеза древостоев (Рогозин, Разин, 2015), некоторых таблицах хода роста и моделях динамики таксационных показателей. При этом в лучших условиях произрастания спелость наступает раньше, чем в худших, а долговечность в бореальной зоне снижается по направлению с севера на юг. Из-за сложившихся представлений о монотонном росте и ограниченности материалов длительных наблюдений на пробных площадях остается неисследованной динамика древостоев на этапах естественной спелости и распада. При рассмотрении не только сырьевых функций, но и экосистемных, особую роль приобретает характер динамики таксационных показателей на всем протяжении существования древостоев. Для регулирования интенсивности выполнения экосистемных функций первоочередными задачами становятся повышение долговечности насаждений и их производительности.

Целью настоящей работы стало исследование динамики роста и производительности сосновых древостоев по данным долговременных наблюдений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалами для исследования послужили данные многолетних наблюдений за сосновыми древостоями естественного и искусственного происхождения на постоянных пробных площадях (ппп) Лесной опытной дачи Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К. А. Тимирязева (Дубенок и др., 2020; Dubenok et al., 2021), которые позволили выделить основные варианты динамики запаса. Наибольшее количество материалов наблюдений накоплено по культурам сосны (*Pinus* L.) разной начальной густоты посадки растений, шт./га: 32 тыс. (ппп 4/А, 4/Б, 4/Д, 4/Е, 4/Ж, 4/К, 4/Л, 4/М, 4/Н и 4/О), 16 тыс. (опытные делянки ппп 11/Б), 8 тыс. (ппп 6/А, 6/Б, 6/Д, 6/Е, 6/Н, 6/Н1, 6/П, 6/Р, 6/Х, 6/Ц, 6/Ч и 6/Ш), 4 тыс. (ппп 6/2, 6/3, 6/4, 6/5 и 6/6) и 2 тыс. (ппп 5/М₁, 5/М₂, 5/М₃ и 5/М₄). Внутри каждой рассматриваемой группы густот совокупности не являются полностью однородными. На пробных площадях с начальными густотами растений 32 тыс. и 2 тыс. шт./га представлены сосновые древостои из семян различного географического происхождения, а при 8 тыс. шт./га проводились рубки ухода различной интенсивности, не приводящие к нарушению структуры древесного полога. Но, несмотря на разнообразие древостоев на пробных площадях, возможно выделение общих закономерностей в их росте и производительности.

При построении моделей динамики таксационных показателей применялось два подхода: 1) с выявлением возрастного тренда, аппроксимируемого монотонными функциями и 2) с применением аддитивной модели нескольких простых функций. При первом из них для выравнивания возрастных трендов отдельно по каждой группе средних высот использовались регрессионные нелинейные модели смешанных эффектов, которые позволяют учитывать изменчивость таксационных показателей по каждой пробной площади, а при оценке параметров фиксированной части в них исключено влияние разного числа наблюдений по каждому древостою (Лебедев, Кузьмичев, 2021). Для выравнивания средних высот использована ростовая функция А. Mitscherlich (1948) или F. J. Richards (1959). С учетом добавления случайных эффектов для отдельных пробных площадей получена нелинейная модель смешанных эффектов:

$$H_i = (a + \alpha_i)(1 - \exp(-(b + \beta_i)A))^{c+\gamma_i} + \varepsilon_i, \quad (1)$$

Таблица 1. Используемые метрики качества моделей

Название	Формула
Корень из среднеквадратической ошибки (RMSE)	$RMSE = \sqrt{\sum \frac{(y_i - \hat{y}_i)^2}{n}}$
Средний абсолютный процент ошибки (MAPE)	$MAPE = 100 \times \sum \left \frac{y_i - \hat{y}_i}{y_i} \right / n$
Средняя абсолютная ошибка (MAE)	$MAE = \frac{\sum y_i - \hat{y}_i }{n}$
Среднее смещение ошибок (MBE)	$MBE = \frac{\sum (\hat{y}_i - y_i)}{n}$
Коэффициент детерминации (R ²)	$R^2 = 1 - \frac{\sum (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum (y_i - \bar{y})^2}$

Примечание. n – число наблюдений; значение: y_i – фактическое, $\hat{y}_i$ – предсказанное по модели.

где H – средняя высота, м; A – возраст древостоя, лет; i – индекс пробной площади; a, b, c – параметры фиксированных эффектов; α, β, γ – случайные эффекты пробной площади ($\alpha_i \sim N(0, \tau_\alpha^2)$, $\beta_i \sim N(0, \tau_\beta^2)$, $\gamma_i \sim N(0, \tau_\gamma^2)$); ε_i – случайная ошибка ($\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$); N – функция нормального распределения.

Анализ литературных источников (Неповинных, 2009; Кузьмичев, 2015) и работа с опытными данными позволили для выравнивания зависимости средних диаметров от возраста использовать степенную функцию. С учетом добавления случайных эффектов для отдельных пробных площадей получена нелинейная модель смешанных эффектов:

$$D_i = (a + \alpha_i)A^{(b+\beta_i)} + \varepsilon_i, \quad (2)$$

где D – средний диаметр, см; A – возраст древостоя, лет; i – индекс пробной площади; a, b – параметры фиксированных эффектов; α, β – случайные эффекты пробной площади ($\alpha_i \sim N(0, \tau_\alpha^2)$, $\beta_i \sim N(0, \tau_\beta^2)$); ε_i – случайная ошибка ($\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$); N – функция нормального распределения.

Изменение количества стволов с увеличением возраста вычислялось с использованием функции Вейбулла (Кузьмичев, 2015). Включение в уравнение в виде случайных эффектов пробных площадей параметров масштаба и формы кривой позволило получить нелинейную модель смешанных эффектов:

$$N_i = N_0 \left(1 - \exp \left(- \left(\frac{b + \beta_i}{A} \right)^{c + \gamma_i} \right) \right), \quad (3)$$

где N – число деревьев, шт./га; N_0 – начальная плотность, шт./га; A – возраст древостоя, лет; i – индекс пробной площади; b, c – параметры фиксированных эффектов; β, γ – случайные эффекты пробной площади ($\beta_i \sim N(0, \tau_\beta^2)$, $\gamma_i \sim N(0, \tau_\gamma^2)$); ε_i – случайная ошибка ($\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$); N – функция нормального распределения.

Сравнение оценок для регрессионных моделей разной структуры основывалось на численном и графическом анализе остатков. Для регрессионных уравнений рассчитывались метрики качества, позволяющие судить о качестве модели (табл. 1).

Все материалы в работе анализировались с использованием статистических методов при $p < 0,05$ с применением пакета анализа данных Microsoft® Excel для Mac (версия 16.62); R 3.6.3 с библиотеками lme4 1.1, merTools 0.5.2, lmerTest 3.1-2, performance 0.5.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В сосновых древостоях заложено более 100 ппп, причем примерно 1/5 часть – в древостоях естественного происхождения, а остальные – в лесных культурах. Цели исследований на пробных площадях существенно различались, но в возрастных изменениях запаса можно выделить несколько вариантов (рис. 1).

Вариант разрушения древостоев естественного происхождения после достижения максимума встретился примерно в 20 % случаев. Он

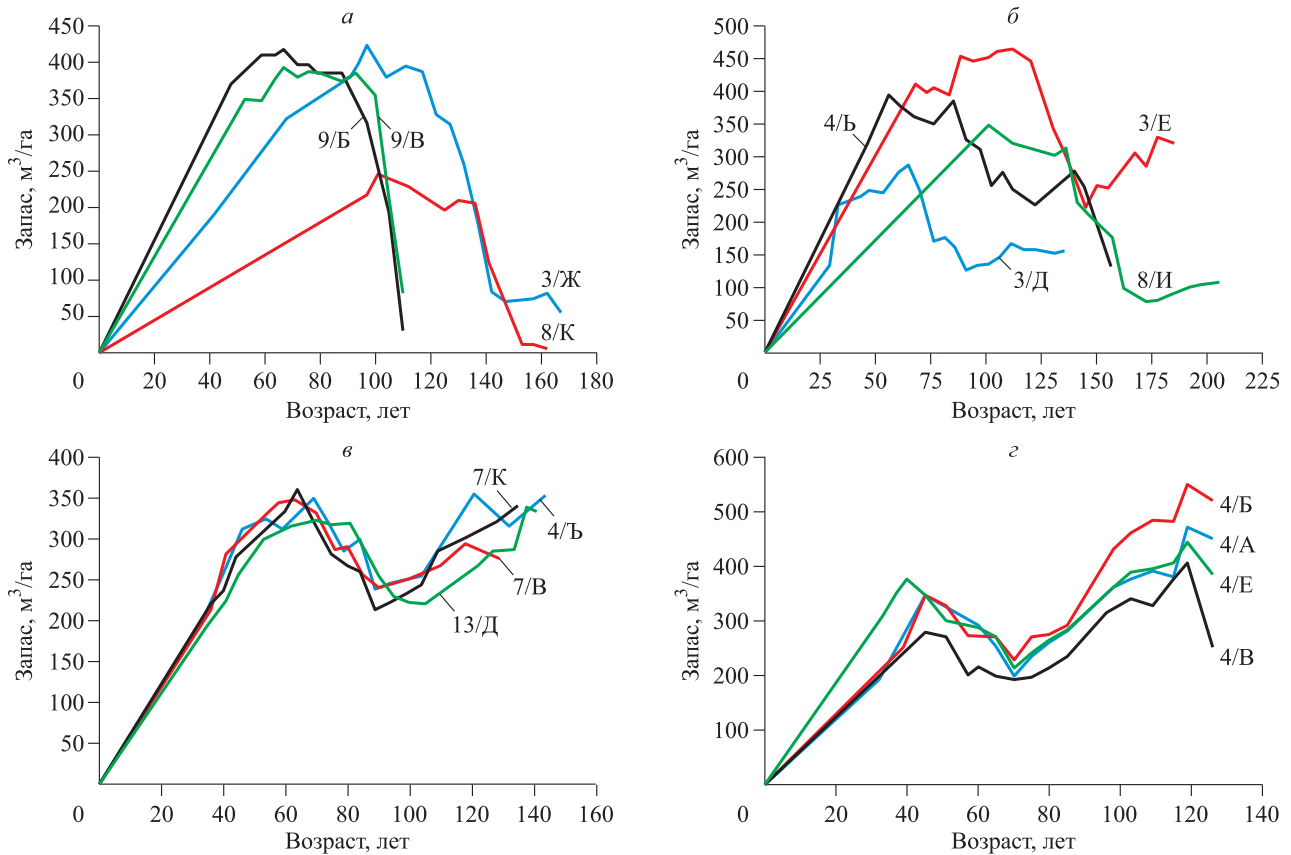


Рис. 1. Варианты динамики запаса сосновых древостоев на постоянных пробных площадях.

а – разрушение древостоя после достижения максимума; *б* – снижение запаса после достижения максимума с дальнейшей стабилизацией; *в* – достижение второго максимума, примерно равного первому; *г* – достижение второго максимума, превосходящего первый.

реализовался только в условиях высокого антропогенного воздействия (на границах Лесной опытной дачи вблизи железной дороги и мест повышенных рекреационных нагрузок). На ппп преобладает второй вариант динамики – снижение запаса после максимума и его сохранение на среднем уровне в течение некоторого (довольно значительного) времени. Также наблюдается вариант достижения запасом второго максимума примерно на том же уровне, что и первый. И только в культурах (преимущественно с густотой посадки растений 32 тыс. шт./га) второй максимум превышает первый. Такое деление является условным и не охватывает всех возможных вариантов, но подтверждает мнение А. В. Богачева (2007) о неопределенности динамики древостоев после достижения максимума запасов. Для других древесных пород (береза (*Betula* L.), дуб (*Quercus* L.)) также наблюдается наличие двух-трех максимумов в динамике запасов древесины (Кузьмичев и др., 2018; Kuzmichev et al., 2018). Для лиственных древостоев кривая динамики запасов, как правило,

имеет только один максимум, после которого наступает их разрушение. Наличие множества вариантов динамики таксационных показателей древостоев требует разработки новых подходов к ее моделированию. Разрабатываемые модели должны учитывать наиболее часто встречающиеся в природе случаи роста и изреживания древостоев, которые в нашем случае относятся к культурам сосны разной начальной густоты (варианты динамики с несколькими максимумами запасов).

Первый подход к описанию фактической динамики таксационных показателей древостоев (с введением поправки к ростовой функции). Для изучения фактического роста проведено выравнивание таксационных показателей: средняя высота, средний диаметр и число деревьев. Оценки моделей роста по средней высоте приводятся в табл. 2. Полученные уравнения показали хорошую степень соответствия экспериментальным данным: RMSE находится в диапазоне 0.916–1.053, а MAPE – 3.410–3.853. В варианте с начальной густотой растений

Таблица 2. Параметры моделей роста по средней высоте культур сосны при разной начальной густоте посадки растений

Параметр	Оценка	<i>t</i> -статистика	<i>p</i> -value	RMSE	MAE	MBE	MAPE
2 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				0.916	0.675	−0.005	3.410
<i>a</i>	2.520e+01	7.980e+01	< 2e−16				
<i>b</i>	4.821e−02	8.861e+00	< 2e−16				
<i>c</i>	2.081e+00	9.473e+00	< 2e−16				
Случайные компоненты							
σ_{α_i}	4.612e−01	—	—				
σ_{β_i}	8.813e−03	—	—				
σ_{γ_i}	2.809e−02	—	—				
<i>corr</i> (α_i, β_i)	−0.999	—	—				
<i>corr</i> (β_i, γ_i)	−0.998	—	—				
<i>corr</i> (α_i, γ_i)	0.998	—	—				
σ	9.392e−01	—	—				
8 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				1.053	0.845	−0.008	4.207
<i>a</i>	2.618e+01	1.152e+01	< 2e−16				
<i>b</i>	4.124e−02	2.002e+01	< 2e−16				
<i>c</i>	2.886e+00	1.211e+01	< 2e−16				
Случайные компоненты							
σ_{α_i}	5.053e−01	—	—				
σ_{β_i}	3.252e−03	—	—				
σ_{γ_i}	7.471e−02	—	—				
<i>corr</i> (α_i, β_i)	−0.998	—	—				
<i>corr</i> (β_i, γ_i)	−0.999	—	—				
<i>corr</i> (α_i, γ_i)	0.998	—	—				
σ	1.081e+00	—	—				
32 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				0.999	0.750	0.233	3.853
<i>a</i>	3.643e+01	1.922e+01	< 2e−16				
<i>b</i>	1.505e−02	4.195e+00	< 2e−04				
<i>c</i>	1.324e+00	4.857e+00	< 2e−04				
Случайные компоненты							
σ_{α_i}	6.089e+00	—	—				
σ_{β_i}	1.162e−02	—	—				
σ_{γ_i}	8764e−01	—	—				
<i>corr</i> (α_i, β_i)	−0.999	—	—				
<i>corr</i> (β_i, γ_i)	−0.999	—	—				
<i>corr</i> (α_i, γ_i)	0.999	—	—				
σ	9.689e−01	—	—				

32 тыс. шт./га модель дает небольшое завышение прогнозируемых значений (MBE = 0.233). В двух остальных случаях MBE близко к нулю, что указывает на отсутствие недооценки или переоценки предсказанных средних высот древостоев. Оценки дисперсий для случайных компонент свидетельствуют о наличии индиви-

дуальных особенностей в изменении средней высоты древостоев на отдельно взятых пробных площадях.

Анализ числовых значений параметров фиксированных компонентов показывает наличие зависимости асимптотического значения средних высот от начальной густоты.

Таблица 3. Параметры моделей роста по среднему диаметру культур сосны при разной начальной густоте посадки

Параметр	Оценка	<i>t</i> -статистика	<i>p</i> -value	RMSE	MAE	MBE	MAPE
2 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				1.010	0.830	0.009	3.565
<i>a</i>	7.604e-01	5.853e+00	< 2e-16				
<i>b</i>	5.780e-01	1.301e+01	< 2e-16				
Случайные компоненты							
σ_{α_i}	7.604e-01	—	—				
σ_{β_i}	8.624e-02	—	—				
$corr(\alpha_i, \beta_i)$	−0.995	—	—				
σ	1.048e+00	—	—				
8 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				0.756	0.626	0.125	2.941
<i>a</i>	1.587e+00	1.564e+01	< 2e-16				
<i>b</i>	6.318e-01	4.349e+01	< 2e-16				
Случайные компоненты							
σ_{α_i}	3.270e-01	—	—				
σ_{β_i}	4.727e-02	—	—				
$corr(\alpha_i, \beta_i)$	−0.995	—	—				
σ	7.625e-01	—	—				
32 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				0.683	0.526	0.030	3.163
<i>a</i>	6.461e-01	9.760e+00	< 2e-16				
<i>b</i>	8.232e-01	4.847e+01	< 2e-16				
Случайные компоненты							
σ_{α_i}	2.083e-01	—	—				
σ_{β_i}	5.117e-02	—	—				
$corr(\alpha_i, \beta_i)$	−0.995	—	—				
σ	7.073e-01	—	—				

В густых посадках растений средние высоты достигают больших значений (при 32 тыс. шт./га $a = 36.43$) по сравнению с редкими (при 2 тыс. шт./га $a = 25.20$).

Оценки моделей роста по среднему диаметру приводятся в табл. 3.

Полученные уравнения показали хорошую степень соответствия экспериментальным данным: RMSE находится в диапазоне 0.683–1.010, а MAPE – 2.941–3.565. Среднее значение остатков близко к нулю (MBE – 0.009–0.125), т. е. модель не приводит к значительному завышению или занижению прогнозируемых значений.

Оценки дисперсий для случайных компонент свидетельствуют о наличии индивидуальных особенностей в изменении средних диаметров древостоев на отдельно взятых пробных площадях.

Параметры моделей изменения числа деревьев и оценка их качества приводятся в табл. 4. Естественное изреживание каждого древостоя

происходит по индивидуальной траектории, а в ряде случаев – со значительными отклонениями фактических значений от прогнозируемой кривой.

Несмотря на отражение общей тенденции убыли числа деревьев при увеличении возраста, полученные уравнения характеризуются повышенными значениями критериев качества: RMSE – в диапазоне 87.3–181.8, MAPE – 12.0–47.1 и MAE – 64.2–195.5.

После оценки параметров и расчетов критериев качества для уравнений (1–3) выполнялся графический анализ остатков. На рис. 2 представлены визуализации зависимости остатков для средних высот и диаметров, числа деревьев и сумм площадей сечений от возраста. Для всех рассматриваемых таксационных показателей нарушается свойство независимости регрессионных остатков. Наблюдается периодичность в их распределении вдоль возрастной шкалы.

Таблица 4. Параметры моделей изреживания культур сосны при разной начальной густоте посадки растений

Параметр	Оценка	<i>t</i> -статистика	<i>p</i> -value	RMSE	MAE	MBE	MAPE
2 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты				181.803	155.033	−28.650	47.057
<i>b</i>	1.843e+01	2.396e+01	< 2e−16				
<i>c</i>	1.773e+00	3.457e+01	< 2e−16				
Случайные компоненты							
σ_{β_i}	1.268e+00	—	—				
σ_{γ_i}	2.226e−02	—	—	87.330	64.245	−1.620	12.003
<i>corr</i> (β_i, γ_i)	−0.836	—	—				
σ	1.856e+02	—	—				
8 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты							
<i>b</i>	1.928e+01	2.581e+01	< 2e−16	87.330	64.245	−1.620	12.003
<i>c</i>	1.899e+00	3.401e+01	< 2e−16				
Случайные компоненты							
σ_{β_i}	2.463e+00	—	—				
σ_{γ_i}	1.758e−01	—	—				
<i>corr</i> (β_i, γ_i)	0.864	—	—	262.921	195.529	−18.604	18.562
σ	9.208e+01	—	—				
32 тыс. шт./га							
Фиксированные компоненты							
<i>b</i>	1.176e+01	1.111e+01	< 2e−16				
<i>c</i>	1.945e+00	1.870e+01	< 2e−16				
Случайные компоненты							
σ_{β_i}	3.447e+00	—	—				
σ_{γ_i}	3.303e−01	—	—				
<i>corr</i> (β_i, γ_i)	0.979	—	—	262.921	195.529	−18.604	18.562
σ	2.778e+02	—	—				

Продолжительность периода в среднем составляет 80 лет, а амплитуда колебаний для средней высоты достигает 3 м, среднего диаметра – до 2 см, числа деревьев – до 1000 шт. и суммы площадей сечений – до 20 м². Таким образом, возрастное изменение рассматриваемых таксационных показателей является немонотонной зависимостью, а стандартные общепринятые зависимости позволяют выделить только возрастную тренд.

Модель динамики таксационных показателей может быть представлена в виде мультипликативной смеси функций временного тренда и волновой составляющей (поправка к ростовой функции), которая аппроксимируется уравнением вида (Демаков, 2000):

$$\frac{Y_t}{Y_p} = a \cos(wA + f) + 1, \quad (4)$$

где Y_t – фактическое значение таксационного показателя; Y_p – значение таксационного показателя,

вычисленное по уравнению возрастного тренда; A – возраст древостоя, лет; a, w, f – параметры уравнения.

Для моделей возрастных трендов средних высот и диаметров, числа деревьев оценки параметров уравнения (4) приведены в табл. 5.

С учетом найденных коэффициентов уравнения позволяют объяснить для колебаний средних высот от 16 до 40 % дисперсии, для средних диаметров – от 21 до 34 % и для числа деревьев – от 27 до 55 %. Результаты проведенных расчетов подтверждают, что в среднем период колебания составляет около 80 лет. Графический анализ остатков для уравнения (4) не выявил наличия закономерностей в их расположении, поэтому они являются независимыми.

Несмотря на низкие в ряде случаев коэффициенты детерминации, полученные уравнения передают общую закономерность для волновой составляющей по группам начальных густот древостоев. Результаты анализа данных по культурам сосны Лесной опытной дачи позволяют

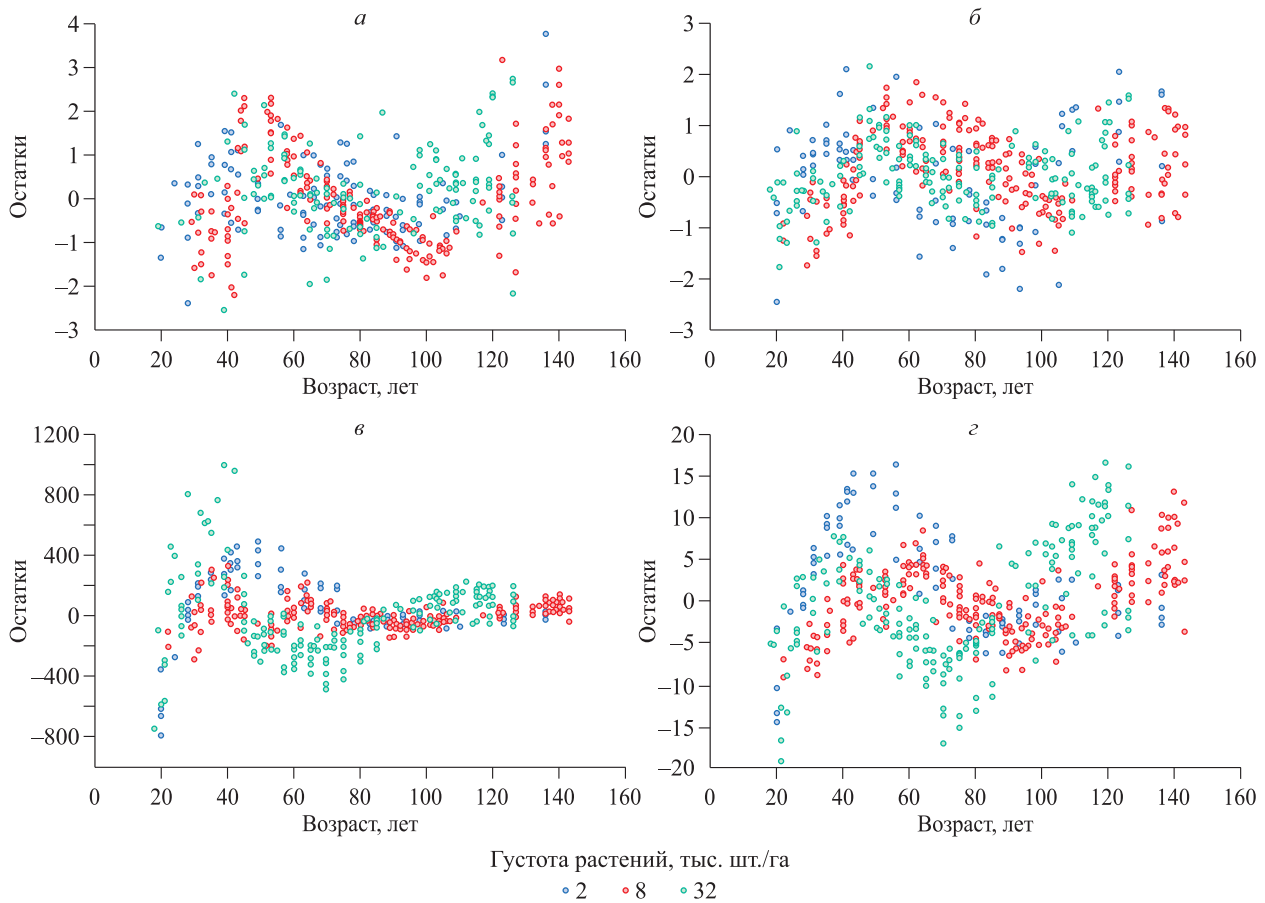


Рис. 2. Отклонения от уравнений роста и изреживания.

a – средняя высота; *b* – средний диаметр; *v* – число деревьев; *z* – сумма площадей сечений.

Таблица 5. Оценки параметров поправочной функции и ее достоверность

Показатель	Начальная густота растений, тыс. шт./га	Оценки параметров			R^2	RMSE
		a	w	f		
Средняя высота	2	0.0272	0.0756	2.547	0.170	0.0424
	8	0.0469	0.0828	1.136	0.403	0.0432
	32	0.0292	0.0803	1.986	0.156	0.0540
Средний диаметр	2	0.0367	0.0808	2.718	0.341	0.0357
	8	0.0390	0.0812	1.646	0.213	0.0365
	32	0.0307	0.0899	1.485	0.208	0.0419
Число деревьев	2	0.345	0.0567	3.280	0.545	0.198
	8	0.246	0.0616	3.516	0.267	0.176
	32	0.230	0.0753	4.040	0.538	0.165

констатировать, что в целом волновая составляющая специфична для каждого отдельно взятого древостоя, но при этом, используя только одну гармонику, можно выделить общие тенденции для разных древостоев. Для обобщенных зависимостей поправок к ростовым функциям для средних высот и диаметров, числа деревьев по группам начальных густот (от 2 до 32 тыс.шт./га) получены следующие уравнения

(для средней высоты $R^2 = 0.264$, для среднего диаметра $R^2 = 0.231$ и числа деревьев $R^2 = 0.413$):

$$\frac{H_t}{H_p} = 0,0344 \cos(0,0795A + 1,954) + 1, \quad (5)$$

$$\frac{D_t}{D_p} = 0,0355 \cos \times \\ \times (0,084A - 0,031N_b + 2.387) + 1, \quad (6)$$

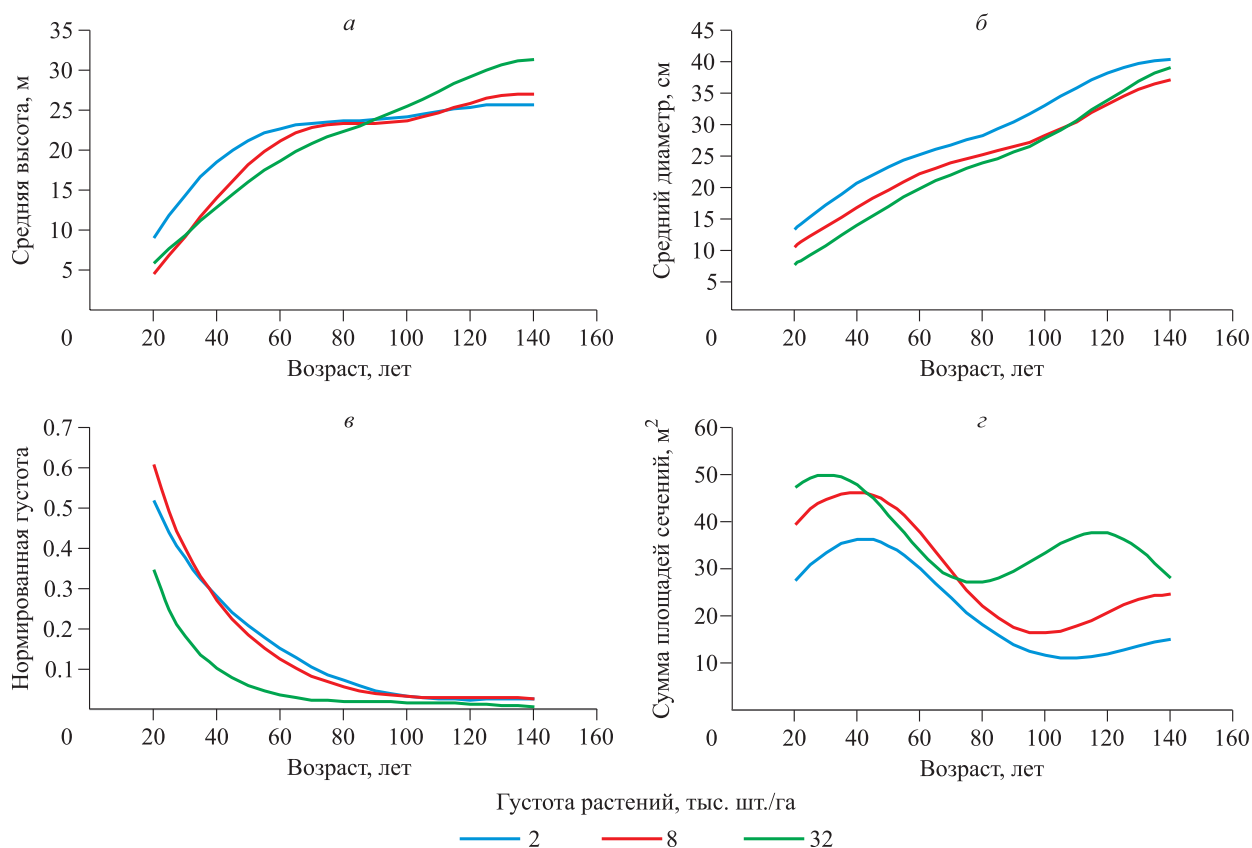


Рис. 3. Усредненные линии динамики таксационных показателей с учетом поправки к ростовой функции.
 а – средняя высота; б – средний диаметр; в – нормированное на начальную густоту число деревьев; з – сумма площадей сечений.

$$\frac{N_t}{N_p} = 0,274 \cos((0,0006Nb + 0,056)A + 0,0243N_b + 3,271) + 1, \quad (7)$$

где H – средняя высота, м; D – средний диаметр, см; N – число деревьев, шт./га; t и p – индексы для фактического и вычисленного по уравнению возрастного тренда таксационного показателя соответственно; A – возраст древостоя, лет; N_b – начальная густота, тыс. шт./га.

В данном случае не стоит обращать внимание на низкие значения коэффициентов детерминации для регрессионных уравнений, передающих отклонения от функций роста, так как основная цель заключается в передаче общей закономерности. Таким образом, процесс роста и изреживания древостоев можно представить мультипликативно-аддитивной математической моделью, которая записывается в следующем виде:

$$Y_t = X_t \times W_t + Z_t, \quad (8)$$

где Y_t – прогнозируемый показатель, X_t – возрастной тренд, W_t – поправка к функции роста, Z_t – случайная «шумовая» составляющая.

С учетом только фиксированных эффектов для уравнений (1–3) и поправки к функции роста (4) усредненные линии роста по средним высоте и диаметру, изреживания и изменения суммы площадей сечений в культурах сосны разной начальной густоты показаны на рис. 3.

Древостои с начальной густотой растений 2 тыс. шт./га на начальных этапах характеризуются интенсивным ростом по средней высоте, но к 80 годам с ними сравнялись культуры с начальной густотой 8 тыс. шт./га, а к 90 годам их догнали и в дальнейшем превосходили культуры с начальной густотой 32 тыс. шт./га. После 100 лет разница в средних высотах для самых густых и самых редких древостоев составляет в среднем 20 %.

Сумма площадей сечений связана со средним диаметром и числом деревьев. При большей начальной густоте средние диаметры меньше, чем в более редких посадках. Разница в средних диаметрах между самым густым и самым редким вариантами составила от 10 до 30 %. Но после 100 лет в варианте с начальной густотой растений 32 тыс. шт./га средние диаметры стали больше, чем в варианте с 8 тыс.шт./га. Сопостав-

ление нормированных на начальную густоту кривых изменения числа деревьев показывает, что интенсивнее процесс отпада протекает в более густых культурах: при 32 тыс. шт./га к возрасту 80 лет осталось 2 % деревьев от высаженного, а при 2 тыс. шт./га – 7 %. Изменение структуры древостоев рубками ухода при начальной густоте 8 тыс. шт./га, вероятно, послужило причиной сближения нормированных кривых изреживания с вариантом 2 тыс. шт./га. С учетом введения поправок к функциям роста кривая изменения суммы площадей сечений приобрела два выраженных максимума в возрасте 40–50 лет и в 110–130 лет. В густых древостоях значения максимальных сумм площадей сечений больше, а возраст их достижения наступает раньше, чем в редких. Аналогичным образом происходит и изменение запаса.

Второй подход к описанию динамики таксационных показателей древостоев (аддитивная модель нескольких простых функций). В общем виде динамика средних высот и диаметров древостоев с учетом наличия отклонений от монотонной зависимости может быть успешно описана суммой двух ростовых функций А. Mitscherlich (1948):

$$Y = a_0(1 - \exp(-a_1 A))^{a_2} + b_0(1 - \exp(-b_1 A))^{b_2}, \quad (9)$$

где Y – средняя высота или средний диаметр; A – возраст древостоя; a и b – параметры уравнения.

Первое слагаемое уравнения (9) отвечает за динамику таксационных показателей во время первой волны роста. Коэффициент a_0 показывает предельную высоту или диаметр, которых

достигает древостой по ее окончанию. Второе слагаемое позволяет учесть увеличение прироста при наступлении следующей волны. Сумма коэффициентов $a_0 + b_0$ является предельным значением таксационных показателей, к которым стремится древостой по окончанию второй ростовой волны. Достоверное выравнивание фактических данных с использованием уравнения (9) возможно только при наличии наблюдений в возрасте выхода на асимптоту ростовой кривой к окончанию второй волны. К настоящему времени такие экспериментальные данные отсутствуют, поэтому получение обобщенной модели роста по средней высоте или диаметру с применением такого подхода затруднительно. Результаты наблюдений за динамикой средних высот и диаметров в культурах сосны показывают, что в среднем значение b_0 находится в диапазоне 30–50 % от a_0 . На рис. 4 показана выравненная с использованием суммы двух ростовых функций кривая средних высот и диаметров для пп 6/4.

Результаты непрерывных наблюдений на постоянных пробных площадях в культурах сосны позволили обобщить динамику таксационных показателей на возрастном промежутке от 0 до 140 лет, тем самым охватив все основные этапы формирования и роста древостоев. Как было показано ранее, в динамике таксационных показателей имеются отклонения от ростовых функций. В зависимости от начальной густоты культур растений (2 тыс., 4 тыс., 8 тыс., 16 тыс. и 32 тыс. шт./га), получена обобщенная модель динамики сумм площадей сечений, в основу которой заложена сумма двух функций плот-

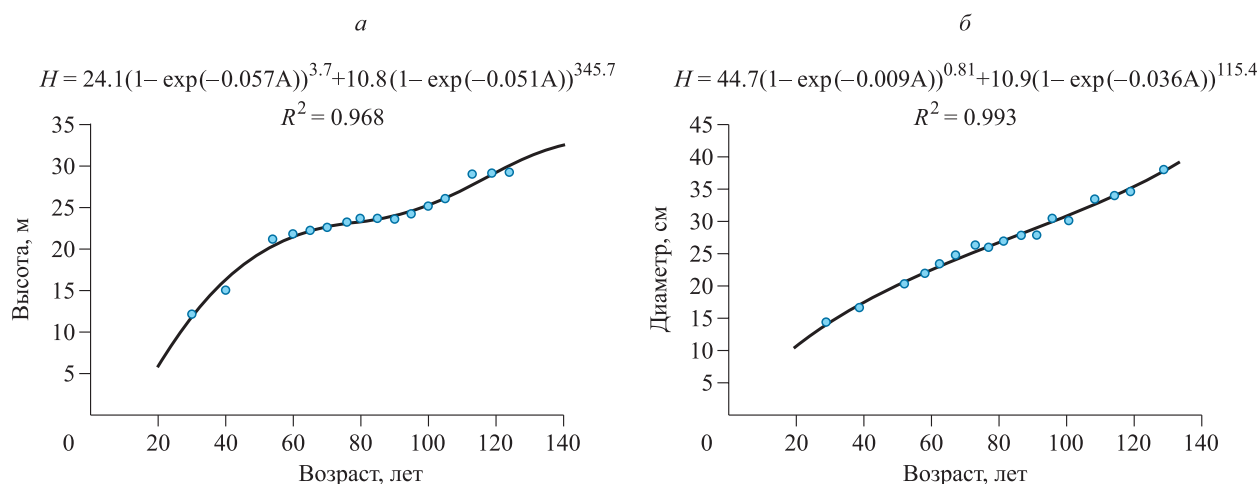


Рис. 4. Аддитивные модели двух функций Митчерлиха динамики средних высот (а) и средних диаметров (б) в культурах сосны.

ности вероятности распределения Вейбулла (RMSE = 4.9, $R^2 = 0.650$):

$$G = (-12,03N_0 + 2487,6) \times \frac{-0,0004N_0 + 2,2}{-0,4214N_0 + 61,9} A^{-0,0004N_0+1,2} \times \exp\left(-\left(\frac{A}{-0,4214N_0 + 61,9}\right)^{-0,0004N_0+2,2}\right) + (44,06N_0 + 884,2) \times \frac{-0,0296N_0 + 6,2}{-0,3964N_0 + 135,0} A^{-0,0296N_0+5,2} \times \exp\left(-\left(\frac{A}{-0,3964N_0 + 135,0}\right)^{-0,0296N_0+6,2}\right), \quad (10)$$

где G – сумма площадей сечений, м²/га; A – возраст, лет; N_0 – начальная густота растений, шт./га.

Графическая интерпретация модели в диапазоне начальных густот растений от 2 до 32 тыс. шт./га представлена на рис. 5.

Самые густые культуры характеризуются наивысшим значением сумм площадей сечений на протяжении всего периода лесовыращивания. В первом максимуме для начальной густоты растений 32 тыс.шт./га составляет 40 м², а для 2 тыс. – 37 м². Во втором максимуме разница гораздо существенней: для начальной густоты 32 тыс. шт./га – 37 м² и для 2 тыс. шт./га – 18 м². С повышением начальной густоты растений происходит ускорение прохождения древостоями этапов жизненного цикла. В варианте с начальной густотой 32 тыс. шт./га достижение

первого максимума сумм площадей сечений происходит в 35 лет, второго – в 115 лет, а при начальной густоте 2 тыс. шт./га – соответственно в 45, а второй – в 125 лет. Таким образом, разница в прохождении отдельных этапов между самым густым и самым редким вариантами посадки составляет в среднем 10 лет.

Аналогично сумме площадей сечений получена модель динамики запаса древесины в культурах сосны разной начальной густоты (RMSE = 61.1, $R^2 = 0.504$):

$$M = (-147,7N_0 + 19446) \times \frac{-0,0002N_0 + 2,8}{-0,373N_0 + 63,8} A^{-0,0002N_0+1,8} \times \exp\left(-\left(\frac{A}{-0,373N_0 + 63,8}\right)^{-0,0002N_0+2,8}\right) + (465,2N_0 + 13256) \times \frac{-0,0141N_0 + 5,3}{-0,361N_0 + 136,9} A^{-0,0141N_0+4,2} \times \exp\left(-\left(\frac{A}{-0,361N_0 + 136,9}\right)^{-0,0141N_0+5,3}\right), \quad (11)$$

где M – запас древесины, м³/га; A – возраст, лет; N_0 – начальная густота растений, шт./га.

Сравнение динамики запаса древесины для вариантов с разной начальной густотой посадки показывает, что в самых густых культурах прохождение этапов жизненного цикла древостоев происходит быстрее, чем в самых редких (рис. 6).

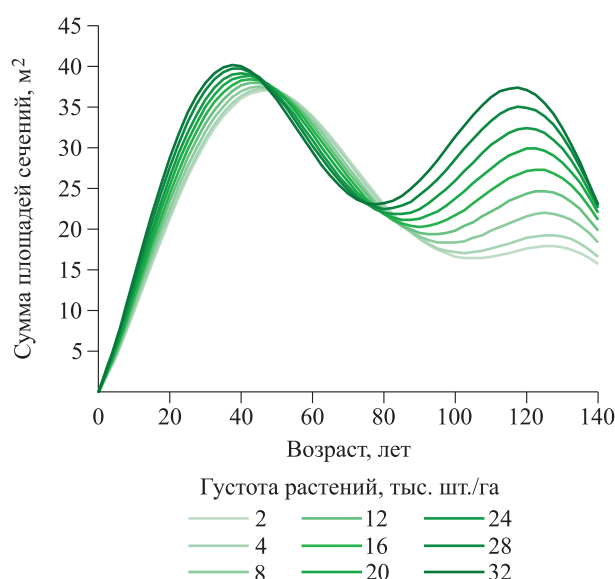


Рис. 5. Аддитивная модель двух функций Вейбулла динамики сумм площадей сечений в культурах сосны разной начальной густоты растений.

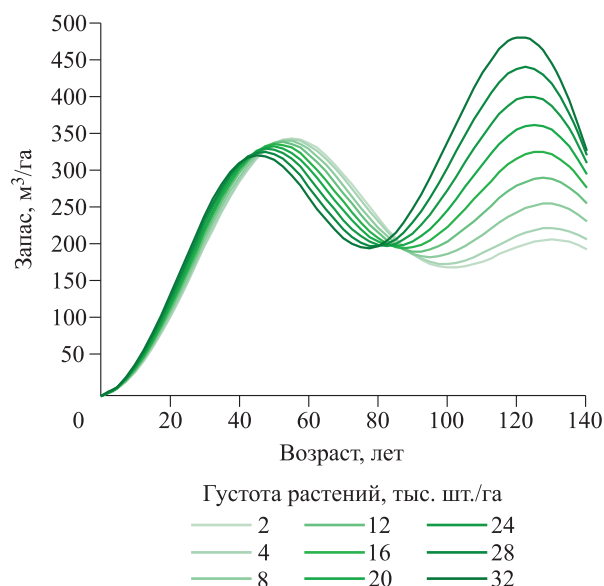


Рис. 6. Аддитивная модель двух функций Вейбулла динамики запасов в культурах сосны разной начальной густоты растений.

Разница между вариантом 32 тыс. и 2 тыс. растений/га составляет в среднем 10 лет. При прохождении первого максимума динамики запаса наиболее производительными оказались самые редкие культуры. Наибольший запас на промежутке до 80 лет имеет вариант с густотой посадки 2 тыс. растений (345 м^3 в 55 лет), а наименьший – с начальной густотой 32 тыс. растений/га (320 м^3 в 45 лет).

При этом до 40 лет самым производительным был максимально густой вариант культур. На промежутке от 80 до 140 лет вариант с начальной густотой растений 32 тыс. шт./га становится наиболее производительным (480 м^3 в 120 лет), а с начальной густотой 2 тыс. шт./га – наименее производительным (210 м^3 в 130 лет).

Рассмотрение только возрастного промежутка до 80 лет может привести к ошибочному выводу, что наиболее густой вариант посадки оказался наименее производительным. Фактически оказалось, что после достижения нестабильного состояния из-за эффекта переуплотнения к 45 годам запустились механизмы внутренней регуляции численности особей. В результате отпада быстрорастущих деревьев (на это указывают волновые тенденции в средних высотах и диаметрах) произошла перегруппировка деревьев на площади, доступ к большому количеству ресурсов получили медленно растущие особи, что в итоге позволило к 120 годам сформироваться максимально производительному насаждению. Гипотеза о наличии медленно и быстрорастущих деревьев с разными траекториями динамики таксационных показателей подтверждается результатами долговременных наблюдений в Германии (Pretzsch, 2021). Эти исследования показали, что в прошлом подчиненные деревья в настоящее время имеют лучшие показатели роста и медленно растущие характеризуются более быстрым ростом.

На промежутке до 80 лет результаты модели динамики запасов разнотравных культур соответствуют выводам В. А. Усольцева и А. А. Маленко (2014), Л. С. Пшеничниковой (2018), М. В. Рогозина и Г. С. Разина (2015), что в загущенных посадках со временем происходит снижение производительности древостоев. Но из-за ограниченности использованных экспериментальных материалов возрастом наблюдений в среднем до 60–80 лет не было возможности проследить динамику древостоев на более длительный период. Фактически после прохождения этапа перегруппировки деревьев в результате интенсивного отпада не выдержав-

ших конкуренции особей и быстрорастущих экземпляров перегущенные культуры в 2 раза превосходили по растущему запасу древесины редкие. В рамках реализации принципов климатически оптимизированного лесного хозяйства культуры с высокой начальной густотой имеют значительное преимущество перед редкими посадками, так как позволяют депонировать большее количество углерода на продолжительный период времени.

В некоторой степени волнообразный эффект в динамике таксационных показателей может быть связан с действием антропогенных факторов и климатическими изменениями. Но все же главной движущей силой рассматриваемого явления стоит считать внутреннюю регуляцию в древесных сообществах. В пользу этого утверждения имеются высказывания в работах А. В. Богачева (2007), М. Д. Мерзленко и Н. А. Бабича (2011). Подобные варианты динамики древостоев выявлены ранее для не затронутых сильным антропогенным воздействием насаждений (Wiedemann, 1948; Усольцев, 1994).

Результаты исследований в сосновых культурах Лесной опытной дачи полностью подтверждают выводы, приведенные в работах Ю. П. Демакова (2000), М. Д. Мерзленко, Н. А. Бабича (2011), М. Д. Мерзленко (2021). При этом они распространяются как на лесные культуры, так и на насаждения естественного происхождения. Данный факт проиллюстрирован возможными вариантами динамики запасов (см. рис. 1), а также при обобщении данных с постоянных пробных площадей в сосняках естественного происхождения Лесной опытной дачи (Лебедев, 2019; Дубенок и др., 2020), поэтому явление волнообразного роста можно считать общей закономерностью для древостоев независимо от их происхождения. Таким образом, жизненный цикл древостоя представляет собой не монотонный, как это принято, а волнообразный процесс динамики всех таксационных показателей, обусловленный разной интенсивностью воздействия как внутренних (проявление саморегуляции в древесных сообществах и петель обратной связи), так и внешних факторов.

Немонотонная динамика запасов древостоев ставит под сомнение принятые положения по обоснованию возрастов рубки насаждений на основании соотношения текущего и среднего изменения запаса. Согласно уравнению (11), если для варианта с начальной густотой деревьев 2 тыс. шт./га возраст количественной спелости в 40 лет не вызывает сомнений, то при

32 тыс. шт./га имеется два практически равнозначных максимума текущего изменения запаса (10 м^3) и два варианта выбора возраста количественной спелости – в 35 и 115 лет. При обосновании минимального возраста рубки в 35 лет максимальный запас древесины составит 325 м^3 в 45 лет (преимущественно балансы), а при возрасте рубки 115 лет – 480 м^3 в 120 лет (преимущественно деловая крупная и средняя древесина).

Теория рубок ухода базируется на монотонном изменении таксационных показателей. Так как волнообразная динамика – это следствие конкурентных отношений между отдельными деревьями, то проведение рубок ухода должно способствовать снижению конкуренции путем увеличения площадей питания. По результатам наблюдений на постоянных пробных площадях С. Н. Сеннов (1999) пришел к выводу, что густота древостоя – результат роста и конкуренции, повреждений, воздействия вредителей и болезней. Рубки ухода нарушают естественные механизмы саморегуляции и способствуют повышению продуктивности за счет дополнительного извлечения древостоем элементов питания из почвы, что означает усиление конкуренции между оставшимися деревьями. При этом удаление соседних деревьев не способствует росту и выживаемости оставшихся, а изменчивость прироста в 70 % случаев связана с генетическими факторами. При проведении рубок ухода по низовому методу в первую очередь удаляются отстающие в росте деревья, которые к возрасту 110–130 лет могли бы обеспечить формирование большего запаса древесины, чем в возрасте 40–60 лет, сформированного за счет быстрорастущих деревьев. В литературе для культур сосны сообщается, что рубки ухода не повышают их общую производительность, а лишь улучшают качественные показатели древостоев (Успенский, 1994).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях устойчивого лесопользования и перехода к климатически оптимизированному лесному хозяйству крайне важно знать динамику древостоев за пределами возраста естественной спелости. Наличие в древесных популяциях конкуренции между отдельными растениями и деревьев, генетически предрасположенных к быстрому и медленному росту, способствует проявлению волнообразного характера динамики таксационных показателей независимо от

происхождения насаждений, что противоречит общепринятым закономерностям, заложенным в таблицы хода роста и в большинство эмпирических и эколого-физиологических моделей роста. Наличие нескольких этапов динамики может быть схематично отражено эмпирическими моделями, в основу которых заложена сумма простых ростовых функций или немонотонных функций с одной точкой максимума. Обобщенные модели динамики сумм площадей сечений и запасов древесины показали, что в поздних возрастах перегущенные культуры имеют преимущество перед редкими. Немонотонная динамика показателей производительности древостоев требует учета при обосновании возрастов спелости и проектировании рубок ухода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богачев А. В. Лесотаксационные исследования. М.: ВНИИЛМ, 2007. 344 с.
- Демаков Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методические и методологические аспекты). Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. 415 с.
- Дубенок Н. Н., Кузьмичев В. В., Лебедев А. В. Результаты экспериментальных работ за 150 лет в Лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии. М.: Наука, 2020. 382 с.
- Кузьмичев В. В. Изреживание и рост лесных культур: монография. М.: РГАУ-МСХА, 2015. 236 с.
- Кузьмичев В. В., Дубенок Н. Н., Лебедев А. В. Анализ экологических функций древостоев березы и дуба в условиях урбанизированной среды по материалам долгосрочных наблюдений // Рос. с.-х. наука. 2018. № 5. С. 29–31.
- Лебедев А. В. Динамика продуктивности и средообразующих свойств древостоев в условиях городской среды (на примере Лесной опытной дачи Тимирязевской академии): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02. СПб: СПбГЛТУ, 2019. 20 с.
- Лебедев А. В., Кузьмичев В. В. Регрессионные модели смешанных эффектов в лесохозяйственных исследованиях // Сиб. лесн. журн. 2021. № 1. С. 13–20.
- Мерзленко М. Д. Обоснование теории волнообразного роста хвойных лесных культур // Лесн. вестн. 2021. Т. 25. № 2. С. 5–9.
- Мерзленко М. Д., Бабич Н. А. Теория и практика искусственного лесовосстановления. Архангельск: Сев. (Аркт.) фед. ун-т им. М. В. Ломоносова, 2011. 239 с.
- Неповинных А. Г. Прогнозирование строения и роста сосняков Красноярской лесостепи: дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск: СибГТУ, 2009. 179 с.
- Пшеничникова Л. С. Эффективность разногустотного режима лесовыращивания культур сосны в южной тайге Средней Сибири // Хвойные бореал. зоны. 2018. Т. 36. № 6. С. 517–523.
- Рогозин М. В., Разин Г. С. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы: моногр. Пермь: Перм. гос. нац. иссл. ун-т, 2015. 277 с.

- Сеннов С. Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса. СПб: СПбНИИЛХ, 1999. 98 с.
- Усольцев В. А. Расчленение эдафической и ценотической составляющих продуктивности древостоев по данным густотного эксперимента // Леса Урала и хоз-во в них. 1994. Вып. 17. С. 77–85.
- Усольцев В. А., Маленко А. А. Лесные культуры разной начальной густоты. Сообщение 2. Анализ опытных посадок сосны обыкновенной // Экопотенциал. 2014. № 3 (7). С. 34–47.
- Успенский В. В. Итоги 60-летних наблюдений культур сосны // Лесн. хоз-во. 1994. № 8. С. 48–50.
- Dubenok N. N., Lebedev A. V., Gemonov A. V. Data set of long-term experiments in forest experimental station of the Timiryazev agricultural academy since 1862 // IOP Conf. Ser.: Earth and Environ. Sci. 2021. P. 012025.
- Ganghofer von A. Das Forstliche Versuchswesen. Augsburg, 1881. Band I. 505 p.
- Kuzmichev V. V., Lebedev A. V., Dubenok N. N. Analysis of ecological functions of birch and oak stands in conditions of urbanized environment on materials of long-term observations // Rus. Agr. Sci. 2018. V. 44. Iss. 6. P. 524–527 (Original Rus. Text © V. V. Kuzmichev, A. V. Lebedev, N. N. Dubenok. Ros. sel'skokhoz. nauka. 2018. N. 5. P. 29–31).
- Milnik A. Bernhard Danckelmann. Leben und Leistungen eines Forstmannes. Suderburg: Nimrod Verlag, 1999. 352 p.
- Mitscherlich A. Pflanzenphysiologische Bodenkunde. Deutsche Akademie der Wissenschaften, Vorträge und Schriften. 1948. Bd 1. H. 28. 226 p.
- Pretzsch H. Trees grow modulated by the ecological memory of their past growth. Consequences for monitoring, modelling, and silvicultural treatment // For. Ecol. Manag. 2021. V. 487. Article number: 118982.
- Pretzsch H., del Río M., Biber P., Arcangeli C., Bielak K., Brang P., Dudzinska M., Forrester D. I., Klädtke J., Kohnle U., Ledermann T., Matthews R., Nagel J., Nagel R., Nilsson U., Ningre F., Nord-Larsen T., Wernsdörfer H., Sycheva E. Maintenance of long-term experiments for unique insights into forest growth dynamics and trends: review and perspectives // Eur. J. For. Res. 2019. V. 138. Iss. 1. P. 165–185.
- Richards F. J. A flexible growth function for empirical use // J. Exp. Bot. 1959. N. 10. P. 290–300.
- Wiedemann E. Die Kiefer. Hannover: Verlag Schaper, 1948. 337 p.

FOREST SURVEY PARAMETERS OF PINE TREE STANDS ACCORDING TO LONG-TERM OBSERVATION DATA

A. V. Lebedev, V. V. Kuzmichev

*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Timiryazevskaya str., 49, Moscow, 127434 Russian Federation*

E-mail: avl1993@mail.ru

When considering not only raw materials, but ecosystem functions of forests, the dynamics of forest stand indicators at all stages of growth is important. To regulate a high degree of fulfillment of ecosystem functions, the priority tasks are to increase the stability of stands and their productivity. The aim of the research is to study dynamics of growth and productivity of pine tree stands according to long-term observations data. The materials for the study were data of long-term observations due to the pine forest stands and plantations on permanent plots of the Forest Experimental Station of the Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy. Four main characteristics of the stock dynamics of pine stands have been identified, which requires the development of new approaches to its modeling. At the same time, the life cycle of a stand is not a monotonous process, as is customary, but a wave-like process of the dynamics of all main stand indicators, due to the different dependence of the influence of both internal (manifestations of self-regulation in stands and feedback loops) and external factors. The presence of several stages of dynamics can be reflected by empirical models, which include the sum of simple growth functions or nonmonotonic functions with one detection of the maximum or multiplicative-additive models of growth and correction functions. Generalized models of the dynamics of the stand basal areas and stocks of measurements that in late ages overcrowded stands have an advantage over rare ones. The nonmonotonic dynamics of stand yield and productivity indicators needs to be taken into account when substantiating the age of maturity and when designing thinning.

Keywords: *growth, productivity, self-regulation, models of dynamics of a tree stands.*

How to cite: *Lebedev A. V., Kuzmichev V. V. Forest survey parameters of pine tree stands according to long-term observation data // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 3–16 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 630*181:582.475.1(1-924.82)

ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА СОСТАВА, СТРОЕНИЯ И СОСТОЯНИЯ ДРЕВОСТОЕВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНЯКОВ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

И. Н. Кутявин, А. В. Манов, А. Ф. Осипов, К. С. Бобкова

*Институт биологии федерального исследовательского центра Коми научного центра УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28*

E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru, manov@ib.komisc.ru, osipov@ib.komisc.ru, bobkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 16.09.2022 г.

Приводятся результаты долговременных наблюдений в древостоях сосняков черничной и сфагновой групп типов в условиях подзоны северной тайги Европейского Северо-Востока России. Использован метод наблюдений на постоянных пробных площадях за период с 1967 по 2016 г. Древостои сосняков – послерубочного и постпирогенного происхождения. Установлены значительные изменения морфометрических показателей деревьев и древостоев сосны (*Pinus* L.). В пострубочных сосняках выявлены высокие значения коэффициентов вариации деревьев по густоте и запасу стволовой древесины (от 30 до 130 %), что свидетельствует об их активном формировании. В естественно развивающихся сосняках постпирогенного происхождения коэффициенты варьирования показателей изменяются от малых (10 %) до высоких (40 %) значений. В сосняках черничных, формирующихся после рубок, наблюдается тенденция снижения густоты деревьев, вызванная в основном отпадом мелколиственных древесных пород. В сосняках сфагновых сообществ, напротив, отмечено активное пополнение древостоев мелкими деревьями сосны из подроста. Установлено, что с увеличением доли молодого поколения сосны в составе древостоев происходит как снижение среднего и текущего прироста по запасу, так и ослабевание жизненного состояния и увеличение поврежденности деревьев сосны. В период наблюдений жизненное состояние древостоев большинства сосняков характеризуется как здоровое. Однако в сосняках сфагновой группы типов жизненность древостоев несколько слабее, чем в сосняках черничных, что обусловлено неблагоприятными условиями их произрастания на переувлажненных почвах.

Ключевые слова: северная тайга, сосновые древостои, динамика, состав, строение, жизненное состояние, Республика Коми.

DOI: 10.15372/SJFS20230202

ВВЕДЕНИЕ

Регулярные наблюдения за развитием лесных сообществ на постоянных пробных площадях (ппп) позволяют оценить динамику их функционирования, определить особенности продуцирования фитоценозов в условиях меняющегося климата. Эти сведения важны для понимания процессов, определяющих динамику фитоценозов, изменения их среды обитания и биологического разнообразия, а также моделирования экосистемных процессов, происходящих в них (Гусев, 2002; Kuuluvainen et al., 2017; Shashkov et al., 2022). Наблюдение за восстановлением нарушенных лесных территорий (вы-

рубки, гари, ветровалы и т. д.) имеет большое значение при оценке лесообразовательных процессов (Цветков, 2008; Šumichrast et al., 2020; Kutjavin, Manov, 2022; и др.). Долговременные наблюдения, ведущиеся на ппп, с периодическими учетами на протяжении многих десятилетий немногочисленны и ведутся в основном с 70-х годов прошлого столетия. Так, длительный мониторинг за сложными борами проведен Институтом лесоведения РАН в Московской области (Рысин и др., 1981; Полякова и др., 2011). На основе 40-летних наблюдений в ельниках Ленинградской области установлена смена этапов возрастного развития древостоев на стадии сформированных фитоценозов (Федорчук и др.,

2011). Н. Ф. Овчинниковой и А. Е. Овчинниковым (2016) проанализированы результаты 30-летней динамики состава и пространственной структуры осинников на стационарах черневого пояса Западного Саяна. Изменение структуры старовозрастных пихтово-буковых древостоев Словакии в течение длительного времени описано L. Šumichrast с соавт. (2020). Для территории Республики Коми динамика структуры и биологической продуктивности среднетаежных хвойных фитоценозов рассмотрены в ряде работ (Осипов, Бобкова, 2016; Манов, 2017; Манов, 2017; Кутявин, Манов, 2022).

Бореальные леса занимают порядка 32 % лесопокрытой площади Земли и являются важным природным ресурсом (Towards..., 2003). В настоящее время они подвержены не только рубкам, но находятся под воздействием разведки, добычи полезных ископаемых и различных видов промышленных загрязнений (Angelstam, Kulluvainen, 2004; Торлопова, Ильчуков, 2007; Тарханов, 2010; и др.). В 30-х годах XX столетия на Европейском Севере России проведенные при лесопользовании в основном сплошные концентрированные рубки привели к деградации и утрате больших площадей продуктивных коренных сообществ, что вызвало смену хвойных пород на мелколиственные (Цветков, 2008). На территории Республики Коми в период с 30-х по 80-е годы XX столетия сплошными концентрированными рубками было пройдено около 20 % лесопокрытой площади (Лесное хозяйство..., 2000). Однако темпы лесозаготовок с середины 90-х годов значительно снизились, особенно в северных районах республики. Сосновые леса широко распространены на территории Коми, в северной тайге их площадь составляет около 25.7 % (Лесное хозяйство..., 2000).

Согласно В. А. Усольцеву (2021), в последнее время происходит значительное сокращение российских исследований, сосредоточенных на получении новых данных, касающихся биопродукционных процессов в древостоях. Это также затрагивает исследования, направленные и на структурно-функциональные изменения бореальных лесов. Следовательно, сведения о динамике развития северотаежных сосняков представляют как теоретический, так и практический интерес для выявления их отклика на изменение климата и антропогенного воздействия.

Цель работы – оценка динамики состава, строения и жизненного состояния древостоев северотаежных сосняков, развивающихся после рубок и на гарях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа выполнена на ппп, заложенных в сосняках черничной и сфагновой группы типов, произрастающих в подзоне северной тайги на территории Зеленоборского лесного стационара Института биологии федерального исследовательского центра Коми научного центра УрО РАН (64°28'53" с. ш., 55°19'23" в. д.). Климат района исследования характеризуется умеренно-холодной зимой и коротким прохладным летом. Среднегодовая температура воздуха изменяется от –1.5 до 2.5 °С, а среднегодовое количество осадков – в пределах 600–750 мм, из которых 65 % выпадает с апреля по октябрь (Атлас..., 1997).

Согласно общим нормативным указаниям и лесоводственным методикам с 1967 по 1968 г. заложена серия ппп в сосновых насаждениях (Верхоланцева, Бобкова, 1972). Сосновые древостои с примесью ели (*Picea* A. Dietr.), лиственницы (*Larix* Mill.), березы (*Betula* L.) и осины (*Populus tremula* L.) имели разное происхождение. Так, сосняки черничного (ппп 11) и осоково-сфагнового (ппп 17) типов развиваются после пожаров, прошедших около 130 и 250 лет назад соответственно; черничные (ппп 4 и 19) и сфагновый (ппп 21) – на вырубках 30–40-х годов прошлого столетия (см. табл. 1). Следует отметить, что очистка лесосек после рубки проведена путем сжигания порубочных остатков. Анализ данных по изменению состава и строения древостоев сосняков включает результаты наблюдений, сделанных в разное время (см. табл. 1). В каждый учетный год проводился сплошной пересчет деревьев и подростов. К древостою относили деревья с диаметром ≥ 6 см на высоте 1.3 м. Подростом считалось древесное растение с диаметром ствола < 6 см на высоте 1.3 м и высотой ≥ 0.25 м. Для определения возраста деревьев и возрастной структуры древостоев производился отбор образцов древесины ствола (кernов) у 30–60 деревьев сосны (*Pinus* L.) с одновременным измерением его диаметра и высоты. Характеристики таксационных показателей рассчитывали по данным нормативов (Лесотаксационный справочник..., 2012).

При пересчетах с 2001 г. на ппп у всех деревьев оценивали классы повреждения по В. А. Алексееву (1989). Для оценки жизненного состояния древостоев использовали формулу

$$L_v = (100v_1 + 70v_2 + 40v_3 + 5v_4)/V, \quad (1)$$

где L_v – относительное жизненное состояние древостоя, рассчитанное с учетом объема каждого дерева; v_1, v_2, v_3, v_4 – объем древесины для здоровых, поврежденных (ослабленных), сильно поврежденных и отмирающих деревьев соответственно; 100, 70, 40, 5 – коэффициенты, соответствующие классам поврежденности деревьев от здоровых до отмирающих, %; V – общая сумма объема древесины в древостое на ппп, включая свежие сухие деревья, м³. При L_v 100–80 % жизненное состояние характеризует древостой как здоровый, 79–50 – ослабленный, при 49–20 % – сильно поврежденный или ослабленный.

Для оценки поврежденности древостоев использовали метод В. А. Алексеева (1989), в данном случае – следующие коэффициенты: неповрежденное дерево – 0, поврежденное – 30 %, сильно поврежденное – 60, усыхающее – 95, сухостой – 100 %, с применением формулы

$$D_v = (30v_2 + 60v_3 + 95v_4 + 100v_5)/V, (2)$$

где D_v – поврежденность древостоя, %; v_2, v_3, v_4, v_5 – объем древесины от ослабленных деревьев до сухостоя на пробной площади, м³; коэффициенты 30, 60, 95, 100 – степень поврежденности деревьев, %; V – общий запас деревьев, включающий объем здоровых и не поврежденных деревьев, м³. При $D_v < 10$ % древостой считается здоровым, при 11 – 19 % начально ослабленным, при 20–49 – поврежденным, 50–79 – сильно поврежденным, 80 % и выше – разрушенным.

Обработку и статистический анализ полученных данных проводили с использованием MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сосняк черничный (ппп 4) развивается на месте вырубки 40-х годов XX в. С момента наблюдений древостой перешел из стадии молодняка в средневозрастное насаждение. Древесный ярус представлен одним разновозрастным поколением деревьев сосны с амплитудой колебания максимального и минимального возраста 31 год (Кутявин и др., 2021). Изменение состава с 1991 г. показывает увеличение участия в древостое деревьев сосны с 4 до 8 ед. (табл. 1).

С 1991 по 2008 г. в составе древостоя отмечается снижение доли березы, что объясняется ее порослевым происхождением после рубки и последующим естественным выпадением. С 2008 по 2016 г. состав древостоя изменился незначительно, с небольшим увеличением доли

участия осины. За 25 лет наблюдений в насаждении отмечается увеличение среднего диаметра (в 1.3 раза) и высоты (в 1.2 раза) с одновременным снижением густоты деревьев (в 2.8 раза). Увеличение количества деревьев и запасов древесины с 2008 по 2016 г. обусловлено переходом подраста в состав древостоя и активным ростом его диаметра (см. рисунок, а, 1). Так, значительная часть деревьев из ступени толщины 24 см за 8 лет перешла в ступень 28 см.

При пересчете в 2008 г. выявлено снижение среднего и текущего (среднепериодического) прироста по запасу ствола как у сосны, так и древостоя в целом, что связано с выпадением из состава древостоя березы и тонкомерных деревьев сосны (см. рисунок, б, 1).

Наблюдения 2016 г. свидетельствуют о значительном увеличении изменения запаса древесины, где большая роль принадлежит сосне, которая активно осваивает пространство, освободившееся после отпада мелколиственных деревьев.

На момент учета 2016 г. древостой сосняка черничного (ппп 11) представлен условно-разновозрастным древостоем с одним поколением сосны с возрастом деревьев 104–133 лет (Кутявин и др., 2021). Сосняк развивается после пожара, прошедшего около 130–140 лет назад. За период наблюдений древостой перешел из стадии средневозрастного в спелый, а его состав претерпел незначительные изменения с сохранением доминирования деревьев сосны. При снижении густоты деревьев в 1.2 раза отмечается увеличение объема стволовой древесины в 2.4 раза (см. рисунок, а, 2). Запас древостоя в основном сосредоточен в 24 см ступени толщины (см. рисунок, б, 2). Отмечается небольшое количество деревьев березы и ели, которые, постепенно перешли из подраста в тонкомер, формируя слабо выраженный второй ярус со средней высотой 10.5 м. У деревьев сосны наблюдается рост по толщине и высоте (возрастает в 1.6 раза). Средний прирост по запасу у сосны увеличился в 1.7 раза, тогда как среднепериодические (текущие) изменения объема стволов за период наблюдений с 2001 по 2016 г. уменьшаются в 1.4 раза (табл. 1).

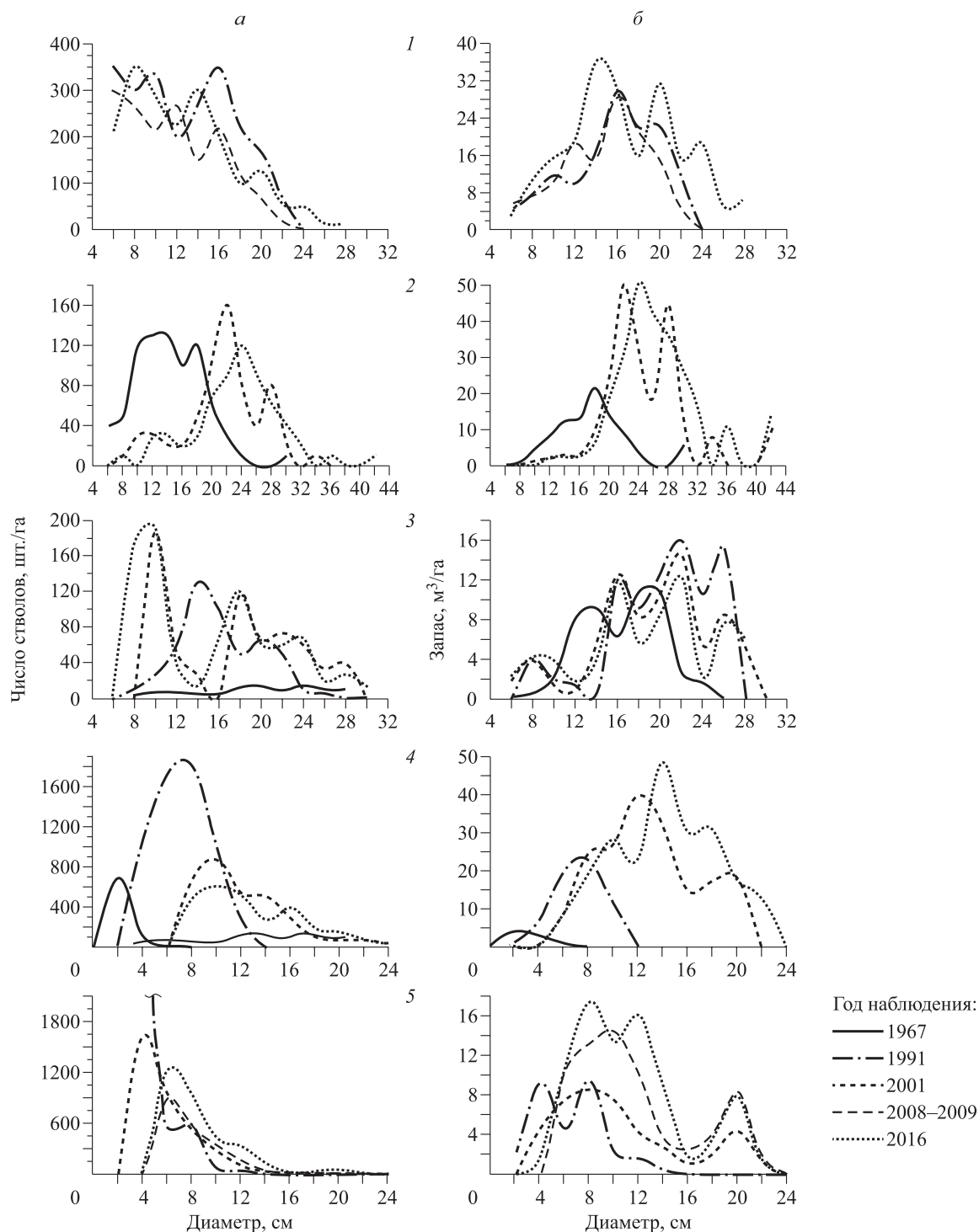
Естественно развивающийся оосково-сфагновый сосняк (ппп 17) характеризуется наличием двух поколений сосны: первое имеет возраст 132–238 лет, второе – 72–110 лет. За период развития древостой был подвержен двум пожарам. Первый пожар прошел около 120 лет назад, послужив причиной активного возобновления сосны второго поколения. Второй пожар, слабый

Таблица 1. Динамика таксационных показателей сосняков

Год учета	Состав	Средние		Средний возраст, лет (бонитет)	Густота растений, шт./га	Запас, м³/га	Абсолютная полнота, м²/га	Прирост по запасу, м³/га		CV, %	
		диаметр, см	высота, м					$\overline{Z_T}$	$\overline{Z_T^n}$	густота	запас
Черничный (ппп 4)											
1991	4С4Б2Е ед. Ос, Е	10.6 ± 0.3	11.6 ± 0.2	35 (III)	9917 (2250)	352.2 (135.2)	61.3	10.1 (3.9)	–		
2008	8С1Е1Б ед. Ос, Е	11.6 ± 0.4	11.7 ± 0.2	53 (IV)	3334 (1617)	167.6 (125.6)	27.9	3.1 (2.4)	–10.9 (–0.6)	66.8	35
2016	8С1Е1Б+Ос ед. Лц	13.3 ± 0.6	13.7 ± 0.3	60 (IV)	3551 (1925)	265.1 (207.3)	37.8	4.3 (3.5)	12.2 (10.2)		
Черничный (ппп 11)											
1967	8С2Лц ед. Б, Е	14.2 ± 0.5	11.8 ± 0.3	71 (V)	1070 (800)	125.4 (93.8)	18.1	1.6 (1.3)	–		
2001	9С1Лц ед. Б, Е	21.7 ± 0.7	16.6 ± 0.4	105 (IV)	910 (670)	255.3 (221.0)	30.3	2.3 (2.1)	3.7 (3.7)	10.3	40
2016	9С1Лц ед. Е, Б	23.4 ± 0.8	19.3 ± 0.6	120 (IV)	890 (620)	303.4 (261.9)	33.3	2.4 (2.2)	3.2 (2.7)		
Осоково-сфагновый (ппп 17)											
1967	10С ед. Б	14.2 ± 0.4	11.6	106 (Va)	530 (500)	53.1 (52.2)	8.6	0.5 (0.5)	–		
1989	10С ед. Б	15.7 ± 0.7	9.5 ± 0.2	130 (Va)	733 (653)	85.3 (83.2)	15.4	0.6 (0.6)	2.1 (2.1)		
2001	10С ед. Б	13.4 ± 0.6	8.7 ± 0.2	140 (Vб)	926 (853)	79.4 (78.2)	14.7	0.6 (0.6)	–0.3 (–0.3)	30.4	24
2008	10С ед. Б	12.1 ± 0.6	8.8 ± 0.3	150 (Vб)	1008 (928)	71.3 (70.0)	13.5	0.5 (0.5)	–0.5 (–0.5)		
2016	10С ед. Б	12.1 ± 0.5	11.3 ± 0.7	157 (Va)	1240 (1133)	103.9 (101.1)	16.3	0.6 (0.6)	2.1 (2.1)		
Чернично-зеленомошный (ппп 19)											
1967	4С4Ос2Б ед. Е, Лц 7Ос2С1Б ед. Е, Лц*	2.2 ± 0.1	2.1 ± 0.1	13 (V)	51 000 (11833)	18.56 (8.0)	7.1	1.2 (0.6)	–		
1991	5С3Ос2Б ед. Е, Лц	5.2 ± 0.1	6.2	37 (IV)	10 974 (5947)	85.9 (61.2)	21.5	0.8 (0.7)	3.1 (2.4)	129	80.0
2009	8С2Ос + Б	9.9 ± 0.2	11.5 ± 0.7	55 (IV)	4414 (3120)	228.5 (181.2)	34.7	4.1 (3.3)	7.1 (6.0)		
2016	8С2Ос + Б ед. Е	11.1 ± 0.3	13.7 ± 0.3	62 (III)	3593 (2720)	285.83 (219.9)	30.8	4.5 (3.5)	8.2 (5.5)		
Сфагновый (ппп 21)											
1991	7С2Б1Е	7.4 ± 0.1	7.4	53 (V)	1185 (970)	26.2 (18.1)	6.2	0.5 (0.4)	–		
2001	8С1Е1Б	8.2 ± 0.2	7.2 ± 0.1	63 (Va)	1705 (1490)	47.4 (39.0)	10.5	0.8 (0.7)	3.0 (3.0)	32.2	51
2008	9С1Е ед. Б	8.5 ± 0.2	9.1 ± 0.2	70 (V)	2240 (2080)	73.6 (68.2)	16.8	1.1 (0.9)	3.7 (4.2)		
2016	9С1Е+Б	8.7 ± 0.1	9.0 ± 0.2	78 (Va)	2610 (2385)	91.1 (81.2)	23	1.2 (1.0)	2.2 (1.6)		

Примечание. Прирост: $\overline{Z_T}$ – средний, $\overline{Z_T^n}$ – среднепериодический (текущий); (–) – данные отсутствуют; CV – коэффициент вариации. С – сосна; Лц – лиственница; Е – ель; Б – береза; Ос – осина.

* Состав рассчитан по числу деревьев.



Число стволов (а) и запасы стволовой древесины сосны (б) в сосняках черничных (1, 2, ппп 4, 11), осоково-сфагновом (3, ппп 17), чернично-зеленомошном (4, ппп 19); сфагновом (5, ппп 21).

* Число деревьев в ступенях толщины 2 и 4 см.

интенсивности, был в 80-х годах прошлого столетия и не причинил большого вреда второму поколению. Массовый переход (420 экз./га) соснового подроста в состав древостоя выявлен в 2001 г. (см. рисунок, 2). Исследования 2016 г. показали увеличение количества деревьев второго поколения до 747 экз./га. В течение всего перио-

да наблюдений состав древостоя остается относительно постоянным, при господстве сосны и присутствии единичной березы. С вхождением в состав древостоя новых тонкомерных деревьев второго поколения сосны средний диаметр древостоя снижался в течение 1989–2008 гг., а затем стабилизировался. За 15 лет (2001–2016 гг.),

несмотря на снижение среднего диаметра, отмечается увеличение средней высоты от 8.7 до 11.3 м. Это свидетельствует о довольно интенсивном росте деревьев, определяющих конкурентными взаимоотношениями их за свет. С 1989 по 2008 г. наблюдается снижение запаса стволовой древесины на 14 м³/га (табл. 1), что, видимо, вызвало отмирание деревьев сосны первого поколения. Установлено, что большую часть отпада составили отставшие в росте тонкомерные деревья сосны диаметром от 6 до 16 см (см. рисунок, а, 3). За период наблюдений величина среднего прироста древесины по запасу не изменилась. Данные текущего прироста показывают, что при массовом поступлении деревьев второго поколения и распаде части деревьев первого поколения, отрицательные значения накопления объема стволовой древесины изменяются от -0.3 до -0.5 м³/(га · год). Однако с 2008 по 2016 г. этот показатель увеличивается до 2.1 м³/(га · год). Такая динамика свидетельствует о повышенном приросте деревьев молодого поколения, активно осваивающих жизненное пространство в фитоценозе сосняка.

В составе древостоя сосняка чернично-зеленомошного (ппп 19), развивающегося на вырубке, на начальном этапе наблюдения по количественному соотношению видов древесной растительности преобладает осина порослевого происхождения. По мере развития насаждения доминирующая роль как по числу, так и по запасу стволовой древесины переходила к деревьям сосны. Древостой, в котором идет увеличение диаметра, высоты деревьев и запаса стволовой древесины, представлен одним условно-разновозрастным поколением сосны с возрастом деревьев от 48 до 69 лет. Наблюдается интенсивное самоизреживание, характеризующееся снижением густоты в 14.6 раза, главным образом из-за гибели лиственных пород (береза, осина) порослевого происхождения. Динамика распределения количества деревьев по ступеням толщины с 1967 по 2016 г. имеет вид «набегающей волны» с максимумом числа деревьев сосны в 1991 г. (см. рисунок, а, 4). Далее идет снижение количества деревьев и их переход в более крупные ступени толщины. Графики распределения деревьев по запасу в первые два наблюдения (1967 и 1991 гг.) имеют вид кривых, близких по асимметрии к нулевому значению. Затем кривые распределения принимают волнообразный вид с пиком запаса стволовой древесины, близким к диаметру среднего дерева (см. рисунок, б, 4).

Сосняк сфагновый (ппп 21) формируется на вырубке, прошедшей в начале 40-х годов прошлого столетия. Древостой имеет три поколения сосны и представлен ступенчато-разновозрастной структурой, сформировавшейся после рубки. Первое и второе поколения в возрасте от 107 до 170 лет были оставлены в недорубе (тонкомерные деревья) или в качестве семенных деревьев. Третье поколение сосны имеет возраст 51–72 года и занимает 86 % от общего количества деревьев сосны (Кутявин и др., 2021). За прошедшие 25 лет наблюдений сосна в древостое довольно активно укрепляет пространственные позиции. Как и в сосняке осоково-сфагновом (ппп 17) идет переход крупного подроста в состав молодого поколения древостоя. Однако, в отличие от спелого осоково-сфагнового сообщества, средние таксационные показатели диаметра и высоты увеличиваются. Запас древостоя за 25 лет наблюдений возрос на 65 м³/га. Средний прирост древесины по объему за этот период увеличился на 0.7 м³/(га · год). Текущий прирост объема древесины изменился от 3 до 3.7 м³/(га · год) в течение 1991–2008 гг., с последующим снижением до 2.2 м³/(га · год) к 2016 г. Основной запас стволовой древесины концентрируется в ступенях толщины от 6 до 16 см. Деревья сосны первого и второго поколений в пределах 16 и 22 см ступени толщины характеризуются слабым ростом (см. рисунок, б, 5). Накопление числа деревьев в древостое носит циклический характер. Так, с 1991 по 2008 г. отмечается отпад тонкомерных деревьев сосны диаметром от 6 до 12 см. За 17 лет выпадения тонкомера привело к увеличению пространства в древостое сосняка. По наблюдениям 2016 г. это привело к массовому росту крупного подроста и, как следствие, увеличению в составе древостоя тонкомерных деревьев сосны диаметром от 6 до 8 см (см. рисунок, а, 5).

Проведенный анализ варьирования густоты деревьев и запаса стволовой древесины в рассматриваемом сосняке сфагновом за периоды наблюдений показал высокую вариабельность этих показателей, достигающих 129 % (табл. 1). Низкие (10 %) и средние (23 %) значения варьирования густоты и запаса отмечены в послепожарных древостоях сосняков на ппп 11 и 17. Однако быстрое пополнение запаса стволовой древесины в древостое сосняка черничного на ппп 11 и массовое увеличение числа деревьев во втором поколении сосняка осоково-сфагнового на ппп 17 привело к увеличению вариации данных показателей.

Проведенный сравнительный анализ показал, что несмотря на резкие скачки объема древесины в старовозрастных пихтово-буковых древостоях Словакии коэффициенты варьирования по густоте изменяются от 10 до 76 %, тогда как по запасу коэффициенты вариации не превышают 16 %. Несмотря на значительные колебания запасов древесины в не нарушенных антропогенной деятельностью пихтово-буковых древостоях их варьирование остается в пределах средних значений (Šumichrast et al., 2020). По нашим данным (Кутявин, Манов, 2022), в старовозрастных сосновых древостоях Северного Приуралья при длительном отсутствии пожаров (более 100 лет) запас стволовой древесины деревьев за 10-летний период наблюдений изменился незначительно.

За 30 лет исследований на вырубке осинового древостоя черневого пояса Западного Саяна выявлено интенсивное снижение густоты за счет отпада осины (Овчинникова, Овчинников, 2016). Вместе с тем отмечено увеличение в составе древостоя количества темнохвойных видов, деревьев пихты (*Abies* Mill.) и кедра (*Pinus sibirica* Du Tour). Показано, что несмотря на выпадение осины, ее запасы увеличиваются, тогда как прирост запасов древесины темнохвойных видов, наоборот, замедляется. По нашим данным, в северотаежных сосняках, формирующихся на вырубках, наблюдаются примерно такие же тенденции смены лиственных пород на светлохвойные.

В старовозрастном широколиственном лесу за 30 лет наблюдений увеличился средний диаметр светолюбивых деревьев первого яруса за счет выпадения тонкомерных деревьев из-за недостатка света (Shashkov et al., 2022). Отмечено успешное возобновление теневыносливых видов под пологом древостоя. При длительном отсутствии огня или его слабом воздействии под пологом старовозрастных древостоев черничных сосняков Северного Приуралья, нами (Кутявин, Манов, 2022) также отмечено интенсивное накопление темнохвойных видов. Как показали 10-летние наблюдения, накопившийся крупный подрост ели начинает активно поступать во второй ярус черничного сосняка и далее при длительном отсутствии пожара медленно вытесняет сосну. Примерно такие же закономерности наблюдаются в северотаежном сосняке черничном на ппп 4 (табл. 1). Таким образом, в данном фитоценозе можно выделить три послерубочные стадии смены: первая – массовое появление после рубки мелколиственных пород,

вторая – смена на сосну и третья – дальнейшее увеличение в составе древостоя темнохвойной ели.

Сравнивая наши данные с таблицами хода роста сосново-еловых древостоев северной подзоны тайги Архангельской области (Лесотаксационный справочник..., 2012), естественно развивающийся 60-летний сосняк черничный ппп 4 (табл. 1) по стадиям развития густоты и запаса древесины соответствует табличным характеристикам древостоя в возрасте 40 лет. В возрасте 35 лет таксационные показатели древостоя ниже, чем по таблицам хода его роста в возрасте 10–20 лет. 120-летний естественно развивающийся послепожарный сосняк черничный (ппп 11) по числу деревьев сосны на гектаре близок с табличными данными хода роста нормальных сосновых древостоев притундровых и северотаежных подрайонов. Согласно табличным данным для нормальных сосняков по запасу сосны, древостой имеет возраст 50–60 лет. Следовательно, при сравнительном анализе с табличными данными видно, что древостои северотаежных сосняков отстают в развитии на один-два класса возраста по сравнению с нормальными сосняками.

Древостои северотаежных сосняков на период наблюдений по показателям жизненного состояния относятся к категории здоровые ($L_y > 90 \%$) (табл. 2).

Лишь в сосняке осоково-сфагновом (ппп 17) жизненность древостоя изменяется от категории ослабленный до категории здоровый. Поврежденность этого древостоя (D_y) на протяжении всех наблюдений составляет 20–27 %. Такая тенденция, видимо, определяется поступлением в состав древостоя большого количества деревьев из подроста сосны с 2001 по 2016 г. и, как следствие, выраженной конкуренции за энергетические ресурсы и питательные вещества из почвы. В остальных древостоях исследованных сосняков поврежденность не превышает 10 % (табл. 2).

Таблица 2. Динамика состояния сосняков, %

Номер ппп	2001 г., L_y/D_y	2009 г., L_y/D_y	2016 г., L_y/D
4	–	94/8	92/6
11	90/10	–	92/8
17	73/27	80/20	76/24
19	–	93/7	90/10
21	–	95/5	93/7

Массовое поступление в состав древостоя деревьев младших поколений приводит к ослаблению их состояния. Показано, что в группах растений с повышенной плотностью их произрастания вследствие ограничения жизненного пространства и снижения питательных веществ в почве происходят процессы элиминации (Ипатов, Тархова, 1975). Анализ пространственных взаимосвязей между деревьями разных возрастных стадий в сосняках Европейского Северо-Востока России (Kutyavin, Manov, 2022), показывает также, что при появлении второго молодого поколения наблюдается увеличение расстояния (отталкивания) между крупными и мелкими деревьями сосны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые на Европейском Северо-Востоке России показана долговременная динамика состава и структуры древостоев сосняков, развивающихся как после пожаров, так и после рубок. Наблюдения за развитием северотаежных сосняков в течение 25–50 лет показали значительные изменения в их строении. Сосняки сфагновой группы типов характеризовались сходной динамикой развития, которая выражалась увеличением густоты древостоев и запасов древесины в них. В насаждениях черничных сосняков отмечается снижение численности деревьев с накоплением объема древесины ствола. В послерубочных насаждениях интенсивное самоизреживание древостоя происходит за счет отпада мелколиственных пород порослевого происхождения. Развивающийся после пожара 120-летний древостой сосняка черничного (ппп 11) сохраняет относительно стабильный состав и прирост по объему стволовой древесины. Жизненное состояние большинства исследованных древостоев характеризуется как «здоровое». Полученные данные могут быть использованы в практике лесного хозяйства при оценке продуктивности фитоценозов и связывания парниковых газов, верификации моделей динамики развития лесных экосистем, формирующихся под влиянием промышленных рубок и лесных пожаров. Исследованные древостои послужат для дальнейшего развития представления о структурно-динамической организации лесного покрова северной тайги.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам отдела лесобиологических проблем Севера, принимавших участие в по-

вых работах на пробных площадях Зеленоборского стационара.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии федерального исследовательского центра Коми научного центра УрО РАН, номер гос. регистрации 1021051101417-8-1.6.19.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.
- Верхоланцева Л. А., Бобкова К. С. Почвы и растительность сосновых лесов Зеленоборского стационара // Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1972. С. 6–20. – (Тр. Коми филиала АН СССР; № 24).
- Гусев И. И. Моделирование экосистем: учеб. пособие. Архангельск: Архангел. гос. тех. ун-т, 2002. 112 с.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237–1250.
- Кутявин И. Н., Манов А. В., Осипов А. Ф., Кузнецов М. А. Строение древостоев северотаежных сосняков // ИВУЗ. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 86–105.
- Кутявин И. Н., Манов А. В. Динамика размерной и возрастной структуры древостоев коренных сосняков Северного Приуралья // Лесоведение. 2022. № 5. С. 504–519.
- Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми / Отв. ред. Г. К. Козубов, А. И. Таскаев. М.: Дизайн. Информация. Картография, 2000. 512 с.
- Лесотаксационный справочник для Северо-Востока Европейской части Российской Федерации (нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми) / отв. сост. Г. С. Войнов, Н. П. Чупров, С. В. Ярославцев. Архангельск: Правда Севера, 2012. 672 с.
- Манов А. В. Динамика горизонтальной структуры древостоя коренного разнотравно-черничного ельника подзоны средней тайги Республика Коми // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 5. С. 573–580.
- Овчинникова Н. Ф., Овчинников А. Е. Динамика структуры осинового древостоя в черневом поясе Западного Саяна // Лесоведение. 2016. № 6. С. 418–425.
- Осипов А. Ф., Бобкова К. С. Биологическая продуктивность и фиксация углерода среднетаежными сосняками при переходе из средневозрастных в спелые // Лесоведение. 2016. № 5. С. 346–354.
- Полякова Г. А., Меланхолин П. Н., Лысыков А. Б. Динамика состава и структуры сложных боров Подмоскovie // Лесоведение. 2011. № 2. С. 42–50.
- Рысин Л. П., Вакуров А. Д., Павлов В. Ф. Значение постоянных пробных площадей в лесоводственных исследованиях // Лесоведение. 1981. № 1. С. 60–66.
- Тарханов С. Н. Формы внутривидовой изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения (на примере Северо-Двинского бассейна). Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2010. 232 с.

- Торлопова Н. В., Ильчуков С. В. Сосновые леса Европейского Северо-Востока: структура, состояние, флористический комплекс. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 191 с.
- Усольцев В. А. Об одном методическом нарушении при оценке чистой первичной продукции насаждений // Сиб. лесн. журн. 2021. № 6. С. 91–95.
- Федорчук В. Н., Шорохова Е. В., Шорохов А. А., Кузнецова М. Л. Возрастная динамика еловых древостоев северо-западной части Русской равнины // Лесоведение. 2011. № 3. С. 3–13.
- Цветков В. Ф. Лесовозобновление: природа, закономерности, оценка, прогноз. Архангельск: Арханг. гос. тех. ун-т, 2008. 212 с.
- Angelstam P., Kuuluvainen T. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: a European perspective // Ecol. Bull. 2004. N. 51. P. 117–136.
- Kutyavin I. N., Manov A. V. Spatial relationships of trees in middle taiga post-pyrogenic pine forest stands in the European North-East of Russia // J. For. Sci. 2022. V. 68. N. 6. P. 228–240.
- Kuuluvainen T., Hofgaard A., Aakala T., Jonsson B. G. North Fennoscandian mountain forests: history, composition, disturbance dynamics and the unpredictable future // For. Ecol. Manag. 2017. N. 385. P. 140–149.
- Manov A. V. Dynamics of the horizontal structure of the tree stand in a pristine herb-bilberry forest of the subzone of the middle taiga in the Komi Republic // Biol. Bull. 2017. V. 44. Iss. 5. P. 552–559 (Original Rus. text © A. V. Manov, 2017, publ. in Izv. akad. nauk. Ser. biol. 2017. N. 5. P. 573–580).
- Shashkov M. P., Bobrovsky M. V., Shanin V. N., Khanina L. G., Grabarnik P. Y., Stamenov M. N., Ivanova N. V. Data on 30-years stand dynamics in an old-growth broad-leaved forest in the Kaluzhskie zaseki state nature reserve, Russia // Nat. Conserv. Res. Заповед. наука. 2022. N. 7 (Suppl. 1). P. 24–37.
- Šumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kuchel S. The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales // J. For. Sci. 2020. V. 66. N. 12. P. 501–510.
- Towards sustainable management of the boreal forest / P. J. Burton, C. Messier, D. W. Smith, W. Adamowicz (Eds.). Ottawa, Ontario, Canada: NRC Res. Press, 2003. 1039 p.

LONG-TERM DYNAMICS OF THE COMPOSITION, STRUCTURE AND STATE OF TREE STANDS OF NORTHERN TAIGA PINE FORESTS IN THE EUROPEAN NORTH-EAST OF RUSSIA

I. N. Kutyavin, A. V. Manov, A. F. Osipov, K. S. Bobkova

*Institute of Biology, Federal Research Center Komi Science Centre,
Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation*

E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru, manov@ib.komisc.ru, osipov@ib.komisc.ru, bobkova@ib.komisc.ru

The results of long-term observations in pine tree stands of bilberry and sphagnum forest types are presented. The studies were carried out in the northern subzone taiga conditions of the European North-East of Russia. The method of observation on permanent sample plots was used (the period from 1967 to 2016). Pine tree stands develop on old logging areas (about 70 years ago) and after fire sites. Based on the results of observations carried out significant changes in the morphometric parameters of pine (*Pinus* L.) trees and stands were established. In pine forests formed on logging areas, high values of the coefficients of variation of trees in terms of density and stock of stem wood (from 30 to 130 %) were revealed. Such high variation coefficients indicate their active formation. In post-pyrogenic naturally developing pine forests, the coefficients of variation of indicators vary from small (10 %) to high (40 %) values. In bilberry pine forests formed after logging, there is a tendency to reduce the density of trees, mainly caused by the loss of birch (*Betula* L.) and aspen (*Populus tremula* L.). Whereas, in sphagnum types pine forests, an active replenishment of forest stands with small pine trees from undergrowth was noted. It has been established that with an increase in the proportion of young generation of pine in the composition of forest stands, both a decrease in the average and current growth in stock, as well as a weakening of the vital state and an increase in damage to pine trees occur. During the observation period, the vital state of the most pine forest stands is characterized as «healthy status». In sphagnum types pine forests, the vital state of forest stands is somewhat weaker than in bilberry pine forests. This is due to the unfavorable conditions of their growth on waterlogged soils.

Keywords: *northern taiga, pine tree stands, dynamics, composition, structure, vital state, Komi Republic.*

How to cite: Kutyavin I. N., Manov A. V., Osipov A. F., Bobkova K. S. Long-term dynamics of the composition, structure and state of tree stands of northern taiga pine forests in the European North-East of Russia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 17–25 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*22

ФОРМИРОВАНИЕ СМЕШАННЫХ СОСНОВО-БЕРЕЗОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ СО ВТОРЫМ ЯРУСОМ ЕЛИ ПОД ВЛИЯНИЕМ РУБОК УХОДА

Е. А. Сурина, Н. С. Минин

Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства
163062, Архангельск, ул. Никитова, 13

E-mail: surina_ea@sevniilh-arh.ru, n.minin@sevniilh-arh.ru

Поступила в редакцию 24.05.2022 г

Исследовано формирование сосново-березовых древостоев со вторым ярусом ели (*Picea A. Dietr*) в северотаежном лесном районе Архангельской области (Северное участковое лесничество, Обозерское лесничество) под влиянием рубок ухода. Проанализирована динамика роста и формирования первого и второго ярусов в смешанных насаждениях, пройденных трехприемными рубками ухода. Установлено, что проводить первый прием рубок ухода в сосново-березовых насаждениях в конце II класса возраста необоснованно поздно. В первом ярусе древостоя ожидаемая лесоводственная эффективность проявляется не в полной мере. Различия в таксационной характеристике сосновой части насаждений, пройденных рубками ухода, по сравнению с контролем, небольшие, хотя на формирование первого яруса были направлены первый и третий приемы рубок ухода. При этом значительное улучшение наблюдается по березе (*Betula L.*), диаметр которой увеличивается в 1,5 раза. В то же время, проведенные в насаждении приемы по уходу за лесом обеспечивают формирование елового яруса. В целом же как с лесоводственной, биологической, так и экономической точек зрения целесообразнее формирование древостоев рубками ухода в три приема. Первый прием следует проводить в 20 лет с оставлением густоты первого яруса 2 тыс. шт./га с участием сосны (*Pinus L.*) до 80 %. Во втором ярусе необходимо оставить исходное количество ели. Второй прием в возрасте 40 лет с оставлением в первом ярусе сосны и березы 1 тыс. шт./га, во втором ярусе – ели 2 тыс. шт./га. Древесину от рубок ухода можно реализовывать. Третий прием проводится в возрасте 60 лет с сохранением в первом ярусе сосны 0.5–0.6 тыс. шт./га, во втором ярусе – ели 1 тыс. шт./га. Доля участия сосны в составе регулируется в пределах 90 %.

Ключевые слова: смешанные сосняки, ель, рубки ухода, продуктивность.

DOI: 10.15372/SJFS20230203

ВВЕДЕНИЕ

По данным С. С. Зябченко (1984), в Карелии на сосновые леса с еловым подростом приходилось всего лишь 50 % от площади сосновых насаждений в средней подзоне, участие которых не превышало 60 %, а в северной – 36 %. В северотаежном лесном районе исследованиями таких насаждений занимался О. А. Неволин (1969; Неволин и др., 2008). Следует отметить, что большинство работ посвящено сосново-еловым древостоям, а сосново-березово-еловые насаждения на первых этапах формирования и вовсе изучены слабо. Наиболее трудно решаемыми в настоящее время остаются вопросы ве-

дения хозяйства, поскольку при естественном ходе развития неизбежна смена сосны (*Pinus L.*) на ель (*Picea A. Dietr*). Первостепенной задачей лесного хозяйства ставится воспроизводство хвойных лесов на вырубках и гарях. Известно, что возникновение и формирование смешанных сосняков со вторым ярусом ели происходит в результате хозяйственной деятельности (сплошные рубки в спелых и перестойных исконных древостоях, лесные пожары). Характерной особенностью формирования таких насаждений является участие в их составе березы (*Betula L.*). Ель поселяется практически одновременно с сосной и березой. В первые 30–40 лет почти вся ель растет очень медленно. Еловый ярус форми-

руется под пологом сосново-березового древостоя в 40–60 лет и даже позднее.

Рубки ухода, несомненно, могут повысить продуктивность лесов, что является основополагающим этапом в оптимизации смены породного состава. Кроме того, рубки ухода дают возможность вести лесное хозяйство в различных типах формированиях насаждений для выращивания древесной и зеленой массы, получения высококачественных пиломатериалов и строительных сортиментов как источника сырья для целлюлозно-бумажной промышленности, эффективности использования энергетических ресурсов и т. д. Эффективность использования вторичных лесных формаций может быть выше, чем коренных лесов (Чибисов и др., 2004).

Цель исследования – оценить целесообразность (нецелесообразность) проведения рубок ухода в сосново-березовых древостоях со вторым ярусом ели на объектах длительного мониторинга изучения их роста и состояния, расположенных в северотаежном лесном районе Европейской части Российской Федерации.

Для ее выполнения были поставлены следующие задачи:

1. Изучить особенности роста и состояния смешанных сосново-березовых насаждений со вторым ярусом ели, формирующихся под влиянием рубок ухода в северотаежном лесном районе Европейской части Российской Федерации.

2. Оценить влияние рубок ухода в сосново-березовых древостоях со вторым ярусом ели на объектах длительного мониторинга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 1974 г. для исследования были заложены постоянные пробные площади (ппп) в 40-летнем сосново-березовом насаждении черничного типа леса (ппп 7к (контроль), 5, 6), образовавшемся после пожара в северотаежном лесном районе (Обозерское лесничество в Архангельской области). В этом же году на ппп 5 проведен первый прием рубок ухода общей интенсивностью 31 % по запасу и 60 % по числу стволов, по березе, соответственно 60 и 80 %, на ппп 6 – 21 и 50 %, по березе – 28 и 50 %, а по сосне – 15 и 40 %. Применен метод равномерного разреживания верхнего яруса с отбором деревьев согласно хозяйственно-биологической классификации. Второй еловый ярус рубками не затрагивался.

Второй прием рубок ухода проведен через 12 лет в еловом ярусе с интенсивностью выборки по числу стволов около 80 %, через 4 года на ппп 5 проведен третий уход в первом ярусе с интенсивностью по запасу 20 % и на ппп 6 – 12 %.

Все пробные площади закладывались с соблюдением ОСТ 56-69-83 «Пробные площади лесоустойчивые. Методы закладки». Тип леса определялся по классификации В. Н. Сукачева, по нему же проводилось геоботаническое описание и на протяжении всех лет наблюдений – подробный учет деревьев на пробках по ступеням толщины, с разделением их на поколения (если насаждение разновозрастное), категории состояния. Для оценки восстановления проводили сплошной пересчет подроста на пробных площадях с разделением по жизненному состоянию (Чибисов, 1989; Чибисов и др., 2000; Чибисов, Нефедова, 2007; Чибисов, 2010; Захаров, 2011; Захаров, Наквасина, 2012).

Лесоводственно-таксационная характеристика насаждения через 5 лет после последнего (третьего) приема рубок ухода приведена в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам исследований в 2020 г. установлено, что с начала проведения рубок ухода в течение 46 лет на пробных площадях произошло перераспределение деревьев по всем категориям (подрост, тонкомер, древостой) при росте интенсивности пород по диаметру, естественного, искусственного отбора при формировании насаждения. Сосново-березовый ярус достиг 85-летнего возраста, но до сих пор происходят процессы дифференциации и естественного отбора. Особенно это наблюдается на контроле. Длительность восстановления естественного строения древостоя (яруса) зависит от интенсивности рубок (густоты), принципа отбора деревьев в рубку и количества оставляемых, возраста начала уходов и периодичности.

По данным табл. 1, с возраста начала проведения рубок ухода различия как по высоте, так и по диаметру у сосны и у березы в разных вариантах по рубкам ухода по сравнению с контролем сохранялись. Существенные изменения наблюдались в ппп 5, по результату первого приема сформирован верхний ярус. Высота сосны в вариантах с рубками ухода на 5 % (ппп 5) и соответственно на 4 % (ппп 6) выше, чем на контроле. Средний диаметр по вариантам выше на 15 %

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев (возраст 61 год)

Ппп	Состав древостоя	Порода Густота, шт./га	Средние		Запас		Средний ежегодный прирост за 20 лет		
			диаметр, см	высота, м	по породам, м³/га	доля от общего запаса, %	по диаметру, см	по высоте, м	по запасу, м³/га
5	69С31Б	$\frac{С}{490}$	19.6	19.6	139	59.6	0.98	0.98	7.0
		$\frac{Б}{193}$	21.4	20.8	63	27.0	1.07	1.04	3.2
	100Е	$\frac{Е}{1173}$	8.6	8.0	31	13.3	0.43	0.4	1.6
6	66С34Б	$\frac{С}{700}$	17.8	19.5	188	64.6	0.89	0.98	9.4
		$\frac{Б}{527}$	15.7	18.2	83	28.5	0.79	0.91	4.2
	100Е	$\frac{Е}{989}$	7.8	6.6	20	6.8	0.39	0.33	1.0
7 к (контроль)	52С48Б	$\frac{С}{1028}$	17.1	18.7	199	48.8	0.86	0.94	10.0
		$\frac{Б}{1886}$	12.5	17.6	184	45.2	0.63	0.88	9.2
	100Е	$\frac{Е}{3314}$	5.2	5.3	24	5.8	0.26	0.27	1.2

Примечание. С – сосна; Е – ель; Б – береза.

(ппп 5) и 4 % по сравнению с контролем (ппп 6). По древостою березы в первом ярусе различия в этих таксационных показателях по сравнению с контролем более значительны, по средней высоте – на 18 % (ппп 5) и на 3 % (ппп 6), а по среднему диаметру – на 71 % (ппп 5) и 26 % (ппп 6). Показатели по среднему диаметру и по средней высоте ели в вариантах с рубками ухода значительно выше, чем на контроле. Запас древесины елового яруса на ппп 5 с рубками ухода выше, чем на контроле на 7.0 м³/га, а на ппп 6 – меньше на 4.0 м³/га.

Изменение густоты насаждений с возрастом представлено в табл. 2. Несмотря на то что на контрольной пробной площади наблюдается почти трехкратное превосходство по числу стволов на гектар, средний ежегодный прирост елового яруса по запасу ниже, чем в насаждениях, пройденных рубками ухода (табл. 3).

Средние таксационные показатели в смешанных сосново-березовых насаждениях со вторым ярусом ели, пройденных рубками ухода, выше, чем на контроле (табл. 3, 4). По величине средних диаметров и высот насаждений видно, что на ППП 5 с первого этапа проведения рубок ухода был сформирован первый ярус наиболее оптимальной с биологической точки зрения густоты.

В контрольном варианте (ппп 7к) число стволов сосны больше, чем в вариантах с рубками ухода в 1.4 раза (ппп 6) и 1.8 раз (ппп 5), средний объем дерева составляет 0.42 м³, а в вариантах с рубками ухода – 0.51 м³ (ппп 5) и 0.44 м³ (ппп 6). По березовому древостою средний объем дерева (ппп 7к) равен 0.17 м³, а в вариантах с рубками ухода – 0.55 м³ (ппп 5) и 0.31 м³ (ппп 6). Рубки ухода способствовали активному развитию елового яруса. Запас его на площадях с рубками ухода на 76 % (ппп 5) и 33 % (ппп 6) выше, чем на контроле, несмотря на трехкратное превосходство по числу стволов на контроле (ппп 7к).

Будущий древостой будет формироваться из подроста ели, поэтому важно знать особенности роста этого подроста на участках с рубками ухода и без них. С этой целью был проведен замер приростов на высоте разных категорий подроста за последние 5 лет. Статистические обработанные данные (табл. 5) показали, что абсолютные значения приростов по высоте в пределах категории за каждый год в варианте ппп 5 выше, чем в вариантах ппп 6 и 7к. При сравнительной оценке различных категорий подроста по значениям прироста установлено, что различия по этому признаку существенны за каждый год после 2020 г. в вариантах ппп 5 и 6, а также в вариантах ппп 5 и 7к (табл. 6). Таким образом,

Таблица 2. Изменение густоты насаждений с возрастом, шт./га

Ппп	Возраст, лет								
	39*	44*	48*	52	56	61	66*	75**	85
Сосна									
7 к (контроль)	2914	2714	1771	1514	1179	1028	1028	801	805
5	1200	1100	1050	1075	482	490	490	509	458
6	1875	1875	1625	1425	692	700	707	632	579
Береза									
7 к (контроль)	2971	2773	2600	2457	1974	1886	1886	1018	985
5	600	550	550	450	197	193	193	211	160
6	1275	1275	1200	1150	517	527	483	466	428
Ель									
7 к (контроль)	4086	4085	3657	3928	3231	3314	3343	3129	2940
5	2925	2650	2375	1600	1148	1173	1173	1280	1164
6	3550	3550	2925	1500	1000	989	1031	1173	1173

* АиЛиЛХ – Архангельский институт леса и лесохимии (в настоящее время Северный НИИ лесного хозяйства).

** Захаров, 2011; Захаров, Наквасина, 2012.

Таблица 3. Прирост по диаметру у сосны и у ели, % к контролю (числитель – сосна, знаменатель – ель)

Ппп	Прирост	Возраст, лет							
		44	48	52	56	61	66	75	85
5	По диаметру, см	$\frac{123}{122}$	$\frac{111}{137}$	$\frac{113}{176}$	$\frac{119}{149}$	$\frac{114}{165}$	$\frac{118}{173}$	$\frac{112}{172}$	$\frac{108}{169}$
	По высоте, м	$\frac{110}{123}$	$\frac{109}{123}$	$\frac{108}{182}$	$\frac{107}{161}$	$\frac{105}{151}$	$\frac{115}{181}$	$\frac{99}{145}$	$\frac{104}{200}$
6	По диаметру, см	$\frac{101}{97}$	$\frac{93}{103}$	$\frac{98}{136}$	$\frac{110}{138}$	$\frac{105}{150}$	$\frac{102}{149}$	$\frac{102}{153}$	$\frac{104}{169}$
	По высоте, м	$\frac{107}{97}$	$\frac{99}{97}$	$\frac{102}{130}$	$\frac{104}{148}$	$\frac{104}{125}$	$\frac{105}{135}$	$\frac{101}{128}$	$\frac{100}{168}$

Таблица 4. Динамика запасов рассматриваемых насаждений с возрастом, м³/га

Ппп	Возраст, лет							
	39	44	48	52	56	66	75	85
Сосна								
7к (контроль)	123	155	160	147	174	240	286	339
5	72	102	120	139	107	155	236	235
6	74	110	121	135	128	188	248	260
Береза								
7к (контроль)	65	89	110	125	154	184	148	171
5	25	43	68	76	48	78	86	88
6	47	60	74	89	68	100	125	132
Ель								
7к (контроль)	8	14	14	20	18	24	35	39
5	9	14	18	16	19	40	63	69
6	8	10	8	16	13	24	41	52

Таблица 5. Прирост по высоте различных категорий подроста ели, см ($M \pm m$)

Ппп	Категория	Год				
		2016	2017	2018	2019	2020
7к (контроль)	Крупный	6.1 ± 0.73	8.25 ± 0.96	7.41 ± 0.91	4.68 ± 0.48	10.0 ± 1.16
	Средний	2.81 ± 0.49	3.07 ± 0.34	3.14 ± 0.31	1.78 ± 0.23	2.58 ± 0.39
	Мелкий	2.5 ± 0.24	2.4 ± 0.26	2.52 ± 0.26	1.35 ± 0.24	1.22 ± 0.26
6	Крупный	8.97 ± 0.86	10.1 ± 1.19	7.35 ± 0.98	5.61 ± 1.07	10.0 ± 1.67
	Средний	4.32 ± 0.49	4.33 ± 0.42	4.0 ± 0.41	2.52 ± 0.49	3.28 ± 0.32
	Мелкий	2.24 ± 0.33	2.27 ± 0.38	2.29 ± 0.37	1.58 ± 0.18	1.83 ± 0.19
5	Крупный	15.3 ± 1.43	15.2 ± 1.9	12.7 ± 1.92	9.2 ± 1.06	18.2 ± 1.72
	Средний	8.69 ± 0.98	7.41 ± 0.6	6.86 ± 0.60	5.92 ± 0.75	8.27 ± 1.01
	Мелкий	4.33 ± 0.35	4.11 ± 0.41	4.23 ± 0.34	3.06 ± 0.40	3.42 ± 0.36

Примечание. Крупный подрост – от 1,51 м и $d_{1,3}$ до 6 см, средний – от 0,51 до 1,5 м, мелкий – до 0,50 м.

Таблица 6. Оценка различий приростов по высоте различных категорий подроста ели в вариантах опыта (табличный критерий Стьюдента при вероятности 95 % равен 2,1)

Категории подроста	Ппп	Год				
		2016	2017	2018	2019	2020
Крупный	5 и 6	3.8	2.3	2.5	2.4	3.4*
	7к и 5	5.7	3.3	2.5	5.2	3.9
	7к и 6	2.5	1.2	0.04	0.8	2.0
Средний	5 и 6	4.0	4.6	4.0	3.8	4.8
	7к и 5	5.4	6.2	5.5	5.3	5.2
	7к и 6	2.1	2.3	1.7	1.4	1.2
Мелкий	5 и 6	4.4	3.2	3.8	3.5	4.1
	7к и 5	4.3	3.6	4.1	3.7	5.0
	7к и 6	0.15	0.14	0.5	0.4	1.9

путем удаления при рубке ухода светолюбивых пород из первого яруса достигается ускоренное восстановление елового насаждения.

Наиболее четко изменение числа мелких и крупных деревьев сосны и ели на пробных площадях, пройденных рубками ухода, и на контроле представлено в табл. 7. На всех пробных пло-

щадях, пройденных рубками ухода, в сосновой части насаждения увеличение числа деревьев выше среднего – 1.13–8.17 %, тогда как число крупных деревьев елового яруса увеличилось на 3.38–11.16 %. На контрольной площади наблюдается обратная закономерность, поскольку произошло снижение числа крупных и увеличение числа мелких деревьев на 8.73 %.

Анализ динамики роста и формирования первого и второго ярусов в смешанном насаждении, пройденном трехприемными рубками ухода, показал, что проведение первого приема рубок ухода в сосново-березовых насаждениях в конце II класса возраста является необоснованно поздним. В результате в первом ярусе древостоя не в полной мере проявилась ожидаемая лесоводственная эффективность. Различия в таксационной характеристике насаждений, пройденных рубками ухода, по сравнению с контролем незначительные, хотя на формирование первого яруса были проведены первый и третий приемы рубок ухода. При этом улучшение наблюдается по березе, диаметр которой увеличился в 1,5 раза, а не по хозяйственно-ценной породе. В то же вре-

Таблица 7. Распределение количества деревьев по диаметру на пробных площадях, пройденных рубками ухода и на контроле, %

Ппп	Сосна		Ель	
	Год (время после начала рубок ухода)			
	1997 (23 года)	2020 (46 лет)	1997 (23 года)	2020 (46 лет)
5	$\frac{56.7}{43.3}$	$\frac{55.0}{45.0}$	$\frac{61.3}{38.7}$	$\frac{58.5}{41.5}$
6	$\frac{52.5}{47.5}$	$\frac{51.4}{48.6}$	$\frac{75.4}{24.6}$	$\frac{64.2}{35.8}$
7к (контроль)	$\frac{58.2}{41.8}$	$\frac{50.0}{50.0}$	$\frac{51.5}{48.5}$	$\frac{60.3}{39.7}$

Примечание. В числителе – количество деревьев мельче среднего дерева, в знаменателе – крупнее среднего.

мя, проведенные в насаждении приемы по уходу за лесом обеспечили формирование елового яруса. Под пологом насаждений, пройденных рубками ухода, средний диаметр ели выше на 60 %, а средняя высота – на 50 % по сравнению с контролем. Состояние ели на пробных площадях с рубками ухода только улучшилось, доля сухостоя составила не более 1 %, тогда как на контроле выше 5 %.

В настоящее время на пробных площадях, пройденных рубками ухода, сформировался древостой, в котором сосново-березовый ярус растет по I–II классу бонитета, что позволяет провести комплексную рубку. При условии сохранения елового яруса при рубках ухода, в дальнейшем может быть сформировано еловое насаждение, которое обеспечит формирование хвойного древостоя без промежуточной смены на лиственное.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из полученных результатов в ходе исследования, лесоводственный эффект от проведения рубок ухода на постоянных пробных площадях – это формирование елового яруса, который в дальнейшем сможет заменить древостой после финальной рубки первого яруса.

Оптимальным вариантом является формирование древостоев рубками ухода в три приема. Первый прием следует проводить в 20 лет с оставлением густоты деревьев первого яруса 2 тыс. шт./га с участием сосны до 80 %. Во втором ярусе необходимо оставить исходное количество ели. Второй прием – в возрасте 40 лет с оставлением в первом ярусе деревьев сосны и березы 1 тыс. шт./га, во втором ярусе – деревьев ели 2 тыс. шт./га. Древесину от рубок ухода можно реализовать. Третий прием проводится в возрасте 60 лет с сохранением в первом ярусе деревьев сосны 0.5–0.6 тыс. шт./га, во втором – деревьев ели 1 тыс. шт./га. Доля участия сосны в составе регулируется в пределах 90 %.

К 2020 г. формировался древостой на участках, пройденных рубкам ухода, в котором сосна и береза произрастают по I–II классам бонитета.

При проведении рубок ухода в смешанных сосняках важным является отношение к под-
росту.

В насаждениях, пройденных рубками ухода, деревья становятся крупнее и выход крупномерной ликвидной древесины больше, чем в неразрезанных. Основное место при определении стоимости лесоматериалов занимают качественные показатели, тогда хозяйственная эффективность рубками ухода в насаждениях очевидна по сравнению с не пройденными рубками насаждениями.

Публикация подготовлена по результатам исследований, выполненных в рамках государственного задания ФБУ «СевНИИЛХ» на проведение прикладных научных исследований. Регистрационный номер темы: АААА-А20-120013090061-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Захаров А. Ю. Влияние рубок ухода на рост сосны и ели в смешанных сосняках // Сборник трудов ФГУ «СевНИИЛХ» по итогам научно-исследовательских работ за 2005–2009. Архангельск: СевНИИЛХ, 2011. С. 50–55.
- Захаров А. Ю., Наквасина Е. Н. Результаты трехприемных рубок ухода в смешанных сосняках со вторым ярусом ели // Лесн. журн. (Изв. высш. учеб. заведений). 2012. № 5. С. 52–59.
- Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с.
- Неволин О. А. Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1969. 103 с.
- Неволин О. А., Третьяков С. В., Еремина О. О. Динамика высокопродуктивных сосново-березовых насаждений // Лесн. журн. (Изв. высш. учеб. заведений). 2008. № 5. С. 21–29.
- Чибисов Г. А. Динамическая типология и рубки ухода // Материалы отчетной сессии по итогам научно-исследовательских работ за 1988 год. Архангельск, 1989. С. 77–79.
- Чибисов Г. А., Вялых Н. И., Минин Н. С. Воспроизводство хвойных системой рубок ухода и рубок главного пользования в таежной зоне Европейского Севера // Тр. XI съезда Рус. геогр. об-ва. 2000. Т. 8. С. 271–273.
- Чибисов Г. А., Вялых Н. И., Минин Н. С. Рубки ухода за лесом на Европейском Севере. Архангельск, 2004. 127 р.
- Чибисов Г. А., Нефедова А. И. Рубки ухода и фитоклимат. Архангельск, 2007. 265 с.
- Чибисов Г. А. Смена сосны елью. Архангельск, 2010. 150 с.

FORMATION OF MIXED PINE-BIRCH STANDS WITH A SECOND STOREY OF SPRUCE UNDER THE INFLUENCE OF THINNING

E. A. Surina, N. S. Minin

*Northern Research Institute of Forestry
Nikitov str.13, Arkhangelsk, 163062, Russian Federation*

E-mail: surina_ea@sevniilh-arh.ru, n.minin@sevniilh-arh.ru

Studies were carried out in pine-birch stands with a second storey of spruce in the north-taiga forest region of Arkhangelsk Oblast (Obozerskoe forestry district), which are formed under the influence of thinning. It's specified, that thinning at the age of 40 years for taiga zone is unreasonably late stage of formation in such stands. The best option is the formation of forest stands by thinning in three steps. Then, at the age of 40, carry out a second thinning operation, leaving 1000 trees per ha of pine and birch in the first storey, and 2000 trees per ha of spruce in the second storey. At the age of 60, carry out the third stage of thinning, leaving 500–600 pine trees per ha in the upper storey, and 1000 spruce trees in the lower storey. Numbering of pine in the structure is regulating within 90 %. Based on the results obtained in the course of the study, the silvicultural effect of thinning on permanent trial plots is the formation of a spruce storey, which in the future can replace the forest stand after the final felling of the first storey. When thinning in mixed pine forests completed, the attitude to undergrowth is important. Thinning can undoubtedly increase the productivity of forests. The results of the studies will serve as the basis for the subsequent development of recommendations for managing mixed pine-birch stands with a second storey of spruce.

Keywords: mixed pine-birch forests, spruce, thinning, productivity.

How to cite: *Surina E. A., Minin N. S.* Formation of mixed pine-birch stands with a second storey of spruce under the influence of thinning // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 26–32 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*52:630*174.754(470.11)

ТАБЛИЦА ХОДА РОСТА ПО ФИТОМАССЕ ИВНЯКОВ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

А. А. Парамонов¹, В. А. Усольцев^{3, 4}, С. В. Третьяков^{2, 1}, С. В. Коптев^{2, 1},
А. А. Карабан^{1, 2}, И. В. Цветков^{1, 2}, А. В. Давыдов^{1, 2}, И. С. Цепордей⁴

¹ Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства
163062, Архангельск, ул. Никитова, 13

² Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова
163062, Архангельск, набережная Северной Двины, 17

³ Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, ул. Сибирский тракт, 37

⁴ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202а

E-mail: a.paramonov@sevniilh-arh.ru, Usoltsev50@mail.ru, s.v.tretyakov@narfu.ru, s.koptev@narfu.ru,
karaban@sevniilh-arh.ru, i.tsvetkov@narfu.ru, davydov.a@edu.narfu.ru, ivan.tsepordey@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.12.2022 г.

В России интенсивный рост площадей, естественно заращаемых такими породами, как ива (*Salix* L.), ольха (*Alnus* Mill.), сосна (*Pinus* L.) и др., повышает биоразнообразие целых регионов, но вклад этих площадей в углеродный баланс и стабилизацию климата в основном неизвестен. Особенно критична в этом плане ситуация с насаждениями ивы, которая не была включена в систему Государственного учета лесного фонда. Поскольку энергия, вырабатываемая на основе плантаций ивы, нейтральна к CO₂, использование этого возобновляемого и устойчивого ее источника потенциально может сократить глобальные выбросы CO₂ от ископаемого топлива. Из фитомассы ивы производят топливо в виде щепы, брикетов и пеллет, а в некоторых случаях – биоэтанол или древесный газ. Помимо экономических аспектов, выращивание ивы имеет ряд экологических преимуществ, таких как способность накапливать токсины с загрязненных участков, улучшать ландшафтный дизайн и служить живыми изгородями. Для планирования и ведения лесного хозяйства в насаждениях ивы в условиях северотаежной подзоны Архангельской области и оценки ее вклада в углеродный баланс необходимы данные о биологической продуктивности ивняков и нормативы для оценки их фитомассы. Цель выполненных исследований – разработать модели и таблицы для оценки структуры и динамики надземной фитомассы ивы древовидной в условиях Архангельской области. Для ее достижения реализованы следующие задачи: заложены 52 пробные площади для оценки надземной фитомассы ив; построены регрессионные модели зависимости фитомассы ивы от объемообразующих таксационных показателей деревьев; полученные модели совмещены с таблицей хода роста ивняков и построена таблица возрастной динамики фитомассы ивовых насаждений по классам бонитета для условий Архангельской области. Сравнительный анализ полученных результатов с данными о продуктивности ив в Швеции показал, что при одном и том же возрасте древостоев запасы надземной фитомассы ивы Швеции соответствуют запасам фитомассы ивняков Архангельской области на уровне, среднем между I и II классами бонитета.

Ключевые слова: плантации ивы, надземная фитомасса деревьев, регрессионная модель, ход роста.

DOI: 10.15372/SJFS20230204

ВВЕДЕНИЕ

По мере того как наша планета нагревается, биоразнообразие стремительно сокращается. Эти два глобальных явления взаимосвязаны, но детали сложных циклов обратной связи между сокращением биоразнообразия и изменением климата изучены слабо (Mahecha et al., 2022). В России интенсивный рост площадей, естественно заращаемых такими породами, как ива (*Salix* L.), ольха (*Alnus* Mill.), сосна (*Pinus* L.) и др., повышает биоразнообразие целых регионов, но вклад этих площадей в углеродный баланс и стабилизацию климата в основном неизвестен. В этом плане особенно критична ситуация с насаждениями ивы, которая даже не была включена в систему Государственного учета лесного фонда (Жижин и др., 2021).

Род ива (*Salix*), принадлежащий семейству Salicaceae, насчитывает более 300 видов (Шабуров, Беляева, 1995; Sandak et al., 2017) и считается особенно перспективным при создании микроротационных плантаций (Горобец, Лихацкий, 2016). Ива наиболее эффективно превращает солнечную радиацию в химическую энергию и достигает годичной продукции 10 т/га в условиях Скандинавии в течение 5 лет (для сравнения, тополь (*Populus* L.) достигает такого уровня в течение 7 лет, ель (*Picea* A. Dietr.) и бук (*Fagus* L.) – соответственно в течение 25 и 80 лет) (Christersson, 1993). Поскольку энергия, вырабатываемая на основе микроротационных плантаций, нейтральна к CO₂ (Heller et al., 2003), использование этого возобновляемого и устойчивого источника энергии потенциально может сократить глобальные выбросы CO₂ от ископаемого топлива до 20 % (Dixon et al., 1994).

Фитомасса ивы по сравнению с многолетними травами имеет более высокое содержание лигнина и энергетическую ценность, меньшее содержание целлюлозы, гемицеллюлозы и зольности, а также более низкую концентрацию таких элементов, как K, Na, Cl, Si и S (Krzyzniak et al., 2014). Эти характеристики благоприятствуют использованию фитомассы ивы для пиролиза и газификации вместо биологического преобразования в биотопливо. Фитомассу ивы можно использовать для производства топлива в виде щепы, брикетов и пеллет, а в некоторых случаях – для производства биоэтанола или древесного газа. Технологическая щепа из ивы может быть ценным ресурсом для производства древесных плит, а ее кора – источником салициловой кислоты, используемой в фармацевтической, косметической и пищевой промышленности

(Фалин, 2003). Помимо экономических аспектов, выращивание ивы имеет ряд экологических преимуществ, таких как способность накапливать токсины с загрязненных участков, улучшать ландшафтный дизайн и служить живыми изгородями (Rowe et al., 2011; Sandak et al., 2017).

В России ивы произрастают повсеместно, насчитывается их более 130 видов. Из них в районе исследования встречается примерно 30 видов. В Архангельской области ива древовидная произрастает на площади 5.3 тыс. га, менее распространены кустарниковые формы ив (Скворцов, 1968; Демидова, Дуркина, 2012). Для планирования и ведения лесного хозяйства в насаждениях ивы в условиях северотаежной подзоны Архангельской области и оценки ее вклада в углеродный баланс необходимы данные о биологической продуктивности ивняков и нормативы для оценки их фитомассы. Это обусловлено также значительным увеличением площадей, занятых ивой в результате зарастания заброшенных сельскохозяйственных угодий, а также вследствие наличия больших площадей земель с избыточным увлажнением, на которых ведение сельского хозяйства считается нецелесообразным, однако на них успешно произрастают различные виды ив.

Цель исследований – разработать модели и таблицу для оценки структуры и динамики надземной фитомассы ивы древовидной в условиях Архангельской области. Для ее достижения поставлены следующие задачи:

- заложить серию пробных площадей для оценки надземной фитомассы ив;
- построить регрессионные модели зависимости фитомассы ивы от объемообразующих таксационных показателей ствола;
- совместить полученные модели с таблицей хода роста ивняков по классам бонитета и построить таблицу возрастной динамики фитомассы ивовых насаждений для условий Архангельской области;
- выполнить сравнительный анализ полученных результатов с данными о продуктивности ив в других регионах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевой материал собран с 2018 по 2021 г. с июня по сентябрь на территории Приморского, Вельского, Шенкурского, Плесецкого и Верхнетоемского районов Архангельской области (54°44'–62°42' с. ш., 20°00'–45°00' в. д.). Подбирались участки, в составе которых было не ме-

Таблица 1. Статистическая характеристика исходных данных 52 модельных деревьев ивы

Показатель	Среднее значение	Диапазон варьирования	Коэффициент изменчивости	Стандартное отклонение
Возраст дерева (A), лет	33	15–70	40.2	13.43
Диаметр на высоте груди (D), см	8.2	3.3–12.7	26.9	2.19
Высота дерева (H), м	9.9	5.0–13.2	17.5	1.74
Объем ствола в коре (V_l), м ³	0.030	0.003–0.072	57.1	0.017
Объем коры ствола (V_{bk}), м ³	0.005	0.001–0.013	59.4	0.003
Фитомасса дерева в абсолютно сухом состоянии, кг:				
ствол в коре (P_s)	12.76	1.29–34.25	60.2	7.69
кора ствола (P_{bk})	1.90	0.26–5.09	56.6	1.07
листва (P_f)	0.37	0.06–1.08	63.8	0.23
ветви (P_b)	2.52	0.18–9.26	79.3	2.00
надземная (P)	15.62	1.57–40.26	59.6	9.31

нее 3 ед. ивы древовидной, представленной ивой козьей (*Salix caprea* L.), и. северной (*S. borealis* Fries), в меньшем количестве – и. трёхтычинковой (*S. triandra* L.), а также несколькими гибридами этих видов. Всего заложено 52 пробные площади и на них взято по одному среднему модельному дереву. При полевых работах использовали принятые в лесной таксации методы (Анучин, 1982). Фракционный состав фитомассы модельных деревьев определяли путем взятия образцов каждой фракции с применением термовесового метода с последующим пересчетом результатов на абсолютно сухую массу модельных деревьев (Гусев, 2002; Усольцев, 2007). Полная характеристика модельных деревьев опубликована ранее (Парамонов и др., 2022), а их статистическая характеристика дана в табл. 1.

Совмещение фактических данных о фитомассе деревьев ивы с таблицей хода роста (ТХР) ивняков, опубликованной ранее (Парамонов и др., 2021), выполнено по методике, предложенной при построении таблицы возрастной динамики фитомассы корней естественных сосняков и культуры (Usoltsev, Vanclay, 1995).

Как и в упомянутом исследовании, посвященном определению массы корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), на пробных площадях для определения фитомассы отбирались средние модельные деревья. Поскольку место среднего дерева в ряду распределения по толщине стволов и фитомассе очень изменчиво (Поздняков и др., 1969), для более корректного совмещения фитомассы дерева с таблицами хода роста (ТХР) была применена двухэтапная процедура. На первом этапе рассчитывали трехфакторную аллометрическую модель зависимости фитомассы от возраста, диаметра ствола и

высоты дерева, а на втором полученную модель табулировали по средним значениям возраста, диаметра ствола и высоты древостоя согласно ТХР и результаты умножали на соответствующее число деревьев в ТХР (Usoltsev, Vanclay, 1995).

Обработка экспериментального материала выполнена по программе многофакторного регрессионного анализа Statgraphics-19 (2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По фактическим данным 52 деревьев (Парамонов и др., 2022) рассчитаны уравнения вида

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

где P_i – фитомасса i -й фракции (P_s , P_{bk} , P_f , P_b – соответственно фитомасса ствола в коре, коры ствола, листвы и ветвей в абсолютно сухом состоянии, кг; A – возраст дерева, лет; D – диаметр ствола на высоте груди, см; H – высота дерева, м (табл. 1). Включение в модель (1) объема ствола в качестве четвертой независимой переменной показало отсутствие ее статистической значимости по Стьюденту ($t = 0.40–0.98 < t_{0.5} = 1.96$). Причина, видимо, в так называемой мультиколлинеарности, когда объем ствола является функцией тех же трех массообразующих независимых переменных (A , D , H), что и фракции фитомассы. Характеристика моделей, полученных в результате регрессионного анализа, приведена в табл. 2.

Далее путем табулирования моделей (1) по средним значениям возраста, диаметра ствола и высоты древостоя с последующим умножением результата на соответствующую густоту ТХР (Парамонов и др., 2021) получена таблица возрастной динамики фитомассы ивняков (табл. 3).

Таблица 2. Результаты расчета моделей (1)**

Зависимая переменная	a_0^*	$\ln A$	$\ln D$	$\ln H$	$adjR^{2*}$	SE*
$\ln P_s$	-3.8993	0.1194	1.6781	1.0498	0.922	0.194
$\ln P_{bk}$	-5.1265	0.1427	1.3054	1.0710	0.893	0.197
$\ln P_f$	-2.3285	-0.2696	2.8822	-1.6757	0.717	0.368
$\ln P_b$	-2.9125	-0.3898	3.3261	-0.8351	0.760	0.441

Примечание. $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка уравнения.

* Свободный член скорректирован на логарифмическое преобразование по G. L. Baskerville (1972).

** Обозначения показателей см. в табл. 1.

Таблица 3. Возрастная динамика фитомассы ивы древовидной в условиях таёжной зоны северо-востока Европейского Севера по классам бонитета

Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Густота, тыс. шт./га	Запас стволовой древесины в коре, м ³ /га	Надземная фитомасса, т/га				
					ствол		ветви	листья	всего
					древесина	кора			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>I класс бонитета</i>									
5	2.4	3.0	5.857	10.2	1.81	0.47	3.16	2.02	7.46
10	5.0	6.1	3.719	36.8	9.35	1.82	8.79	2.41	22.37
15	7.3	8.6	3.221	78.6	22.96	3.93	14.86	2.67	44.41
20	9.2	10.8	2.786	124.4	38.86	6.10	20.20	2.80	67.96
25	11.0	12.5	2.412	163.2	53.64	7.99	22.46	2.57	86.67
30	12.4	14.0	2.050	189.6	64.24	9.19	23.45	2.36	99.24
35	13.7	15.3	1.715	204.0	70.82	9.82	22.84	2.07	105.55
40	14.8	16.3	1.470	210.4	74.58	10.12	21.50	1.81	108.01
45	15.7	17.2	1.275	212.7	76.55	10.20	20.28	1.61	108.63
<i>II класс бонитета</i>									
5	2.1	2.0	10.261	7.6	1.34	0.42	1.61	1.38	4.74
10	4.0	4.0	5.093	19.4	4.83	1.13	3.56	1.42	10.95
15	5.7	6.0	4.020	41.3	11.79	2.35	6.88	1.79	22.81
20	7.3	7.9	3.453	71.1	21.94	3.92	10.74	2.07	38.67
25	8.8	9.5	3.112	104.4	34.02	5.68	14.01	2.19	55.90
30	10.1	10.9	2.817	136.5	46.14	7.31	16.63	2.23	72.31
35	11.3	12.1	2.527	163.3	56.81	8.67	18.11	2.14	85.73
40	12.5	13.1	2.245	182.9	65.38	9.70	18.28	1.95	95.30
45	13.5	14.0	1.985	195.5	71.26	10.33	18.06	1.78	101.43
50	14.5	14.7	1.769	202.7	75.39	10.75	17.11	1.57	104.83
55	15.4	15.3	1.587	206.3	78.06	10.99	16.07	1.40	106.51
<i>III класс бонитета</i>									
5	1.5	1.4	6.360	2.1	0.31	0.11	0.40	0.54	1.36
10	3.0	3.1	6.979	14.1	3.12	0.82	2.66	1.51	8.11
15	4.4	4.6	5.974	31.5	8.38	1.87	5.25	1.91	17.41
20	5.7	5.9	5.305	52.7	15.62	3.16	7.68	2.08	28.54
25	6.9	7.1	4.748	76.3	24.22	4.56	9.94	2.17	40.89
30	8.1	8.1	4.366	100.9	33.85	6.07	11.55	2.12	53.60
35	9.1	8.9	4.152	125.0	43.62	7.56	12.83	2.09	66.11
40	10.1	9.7	3.835	147.2	53.02	8.91	13.73	2.00	77.66
45	11.0	10.3	3.614	166.0	61.47	10.12	14.05	1.88	87.53

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
50	11.9	10.9	3.310	180.1	68.28	11.02	13.97	1.73	94.99
55	12.7	11.4	3.010	187.9	72.65	11.54	13.45	1.57	99.22
60	13.5	11.9	2.642	188.0	73.98	11.58	12.51	1.37	99.45
65	14.2	12.3	2.266	179.0	71.51	11.08	11.13	1.16	94.88
<i>IV класс бонитета</i>									
10	2.2	2.0	9.976	7.5	1.47	0.47	1.15	1.03	4.12
15	3.4	3.1	9.778	20.8	5.22	1.39	2.87	1.54	11.01
20	4.5	4.2	8.279	36.8	10.47	2.46	4.71	1.81	19.45
25	5.6	5.1	7.496	55.1	17.21	3.74	6.22	1.87	29.04
30	6.6	6.0	6.711	75.0	24.85	5.07	7.76	1.94	39.61
35	7.5	6.8	6.124	95.0	32.85	6.38	9.09	1.96	50.28
40	8.4	7.4	5.748	113.5	40.87	7.70	9.76	1.87	60.20
45	9.2	8.0	5.253	128.7	47.71	8.73	10.23	1.78	68.46
50	9.9	8.5	4.799	139.5	52.96	9.48	10.33	1.67	74.43
55	10.6	8.9	4.361	145.7	56.62	9.98	9.95	1.50	78.06
60	11.3	9.2	3.949	147.5	58.67	10.23	9.22	1.32	79.43
65	11.9	9.5	3.527	145.8	59.04	10.18	8.50	1.16	78.88
70	12.5	9.8	3.108	141.7	58.32	9.96	7.75	1.01	77.03
75	13.0	10.0	2.783	136.0	56.81	9.64	6.99	0.88	74.32
80	13.5	10.2	2.475	129.4	54.80	9.25	6.28	0.76	71.09
<i>V класс бонитета</i>									
10	1.0	1.0	20.707	3.2	0.38	0.17	0.46	1.08	2.10
15	1.9	1.6	22.186	10.2	1.97	0.71	1.17	1.38	5.23
20	3.0	2.3	17.085	19.0	4.85	1.50	1.84	1.30	9.49
25	4.1	3.1	12.832	29.7	8.82	2.39	2.64	1.29	15.13
30	5.1	4.1	9.321	42.1	13.48	3.25	3.77	1.38	21.88
35	6.1	5.0	7.487	55.5	18.86	4.19	4.75	1.40	29.19
40	6.9	5.8	6.406	68.7	24.20	5.06	5.70	1.44	36.39
45	7.6	6.5	5.611	80.2	29.02	5.80	6.43	1.44	42.69
50	8.2	7.1	4.957	88.7	32.80	6.33	6.86	1.41	47.39
55	8.7	7.6	4.388	93.5	35.17	6.61	6.98	1.34	50.11
60	9.1	8.0	3.893	94.7	36.14	6.66	6.84	1.25	50.89
65	9.4	8.3	3.479	93.1	35.96	6.54	6.52	1.15	50.16
70	9.7	8.4	3.197	89.5	35.17	6.38	5.90	1.02	48.46
75	9.9	8.6	2.850	84.8	33.63	6.06	5.44	0.92	46.05
80	10.1	8.6	2.639	79.6	32.04	5.78	4.83	0.81	43.46

Ива занимает большие площади лесных земель во всем мире и представляет интерес сравнительный анализ наших данных и результатов оценки фитомассы древостоев ивы в других странах и регионах. В Швеции на заброшенных сельскохозяйственных угодьях в конце 1980 г. было создано 15 тыс. га плантаций ивы козьей. Каждые 3–5 лет деревья вырубали для переработки, а через 20–25 лет площади плантаций вновь засаживали. Для определения фракционного состава фитомассы было заложено 27 пробных площадей.

Средний возраст составил 37 ± 14 (от 5 до 66) лет, средний диаметр на высоте груди –

15.9 ± 7.1 (от 1.0 до 30.9) см, средняя густота – 1030 ± 727 (от 222 до 3000) деревьев/га, среднее значение надземной фитомассы – 95 ± 50 (от 4 до 203) т/га, при этом на долю ствола, ветвей и листья приходилось соответственно 72, 28 и 2 % (Johansson, 2011). Согласно данным табл. 3, в возрасте 37 лет надземная фитомасса в I классе бонитета составила 107 т/га, во II – 91 т/га, а доли ствола, ветвей и листья в надземной фитомассе соответственно 76, 22 и 2 %, что близко к шведским данным. В целом данные по фитомассе ивы в Швеции соответствуют нашим данным на уровне, среднем между I и II классами бонитета.

Основной массив мировых данных о фитомассе ивы получен в микроротационных плантациях и приходится на возраст от 2 до 3 лет, что находится за пределами возрастного диапазона нашей таблицы, поэтому правомерность их сопоставления не очевидна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По материалам 52 пробных площадей выполнена оценка надземной фитомассы ив в условиях Архангельской области, построены регрессионные модели зависимости фитомассы ивы от объёмобразующих таксационных показателей деревьев, полученные модели совмещены с таблицей хода роста ивняков и построена таблица возрастной динамики фитомассы ивовых насаждений. Сравнительный анализ полученных результатов с данными о продуктивности ив в Швеции показал, что при одном и том же возрасте древостоев запасы надземной фитомассы ивы козьей в Швеции соответствуют запасам фитомассы ивняков Архангельской области на уровне, среднем между I и II классами бонитета.

Публикация подготовлена по результатам научно-исследовательских работ, выполненных в рамках государственных заданий ФБУ «СевНИИЛХ» на проведение прикладных научных исследований в сфере деятельности Федерального агентства лесного хозяйства. Регистрационный номер тем АААА-А18-118030290042-6, 1022040100465-9-4.1.2; конкурса научных проектов «Молодые учёные Поморья» по гранту № 01Ф-02-08/558, а также в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
Горбеев А. И., Лихацкий Ю. П. Влияние почвенно-гидрологических условий на продуктивность микроротационной плантации ивы корзиночной // Тр. СПбНИИЛХ. 2016. № 4. С. 98–108.
Гусев И. И. Моделирование экосистем. Архангельск: АГТУ, 2002. 112 с.
Демидова Н. А., Дуркина Т. М. Результаты испытания местных и интродуцированных видов рода *Salix* на Европейском Севере России // Науч. ведом. БелГУ. Сер.: Естеств. науки. 2012. Т. 140. № 21. С. 23–29.
Жижин С. М., Магасумова А. Г., Оплетев А. С. Зарастание древесной растительностью сельскохозяйственных угодий в южной подзоне тайги Республики Удмуртия // Вестн. Бурят. гос. с.-х. акад. 2021. Т. 63. № 2. С. 84–91.

Парамонов А. А., Третьяков С. В., Контев С. В. Таблицы хода роста нормальных ивовых древостоев таёжной зоны Северо-Востока Европейской части России // Тр. СПбНИИЛХ. 2021. № 2. С. 17–27.
Парамонов А. А., Усольцев В. А., Третьяков С. В., Контев С. В., Карабан А. А., Цветков И. В., Давыдов А. В., Цепордей И. С. Биомасса деревьев ивы и ее аллометрические модели в условиях Архангельской области // Леса России и хоз-во в них. 2022. № 4 (83). С. 10–19.
Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1969. 120 с.
Скворцов А. К. Ивы СССР: Систематический и географический обзор. М.: Наука, 1968. 262 с.
Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с.
Фалин А. Ю. Содержание и доброкачественность дубильных веществ у трех видов рода *Salix* L. в Карелии // Тр. лесоинж. ф-та ПетрГУ. 2003. Т. 4. С. 141–143.
Шабуров В. И., Беляева И. В. Итоги работ по селекции ивовых на Урале // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТА, 1995. Вып. 18. С. 119–127.
Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Can. J. For. Res. 1972. V. 2. Iss. 1. P. 49–53.
Christersson L., Sennerby-Forsse L., Zsuffa L. The role and significance of woody biomass plantations in Swedish agriculture // For. Chron. 1993. V. 69. Iss. 6. P. 687–693.
Dixon R. K., Brown S., Houghton R. A., Solomon A. M., Trexler M. C., Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems // Science. 1994. V. 263. N. 5144. P. 185–190.
Heller M. C., Keoleian G. A., Volk T. A. Life cycle assessment of a willow biomass cropping system // Biomass Bioenergy. 2003. V. 25. Iss. 2. P. 147–165.
Johansson T. Biomass of sallow (*Salix caprea* L.). Rep. 031. Uppsala: Swed. Univ. Agr. Sci., 2011. 32 p.
Krzyżniak M., Stolarski M., Waliszewska B., Szczukowski S., Tworowski J., Zaluski D., Śnieg M. Willow biomass as feedstock for an integrated multi-product biorefinery // Industr. Crops & Products. 2014. V. 58. P. 230–237.
Mahecha M. D., Bastos A., Bohn F. J., Eisenhauer N., Feilhauer H., Hartmann H., Hickler T., Kalesse-Los H., Migliavacca M., Otto F. E. L., Peng J., Quaas J., Tegen I., Weigelt A., Wendisch M., Wirth C. Biodiversity loss and climate extremes — study the feedbacks // Nature. 2022. V. 612. P. 30–32.
Rowe R. L., Hanley M. E., Goulson D., Clarke D. J., Doncaster C. P., Taylor G. Potential benefits of commercial willow Short Rotation Coppice (SRC) for farm-scale plant and invertebrate communities in the agro-environment // Biomass Bioenergy. 2011. V. 35. Iss. 1. P. 325–336.
Sandak A., Sandak J., Waliszewska B., Zborowska M., Mleczek M. Selection of optimal conversion path for willow biomass assisted by near infrared spectroscopy // iForest. 2017. V. 10. Iss. 2. P. 506–514.
Statgraphics-19, 2022. <http://www.statgraphics.com/>
Usoltsev V. A., Vanclay J. K. Stand biomass dynamics of pine plantations and natural forests on dry steppe in Kazakhstan // Scand. J. For. Res. 1995. V. 10. P. 305–312.

YIELD TABLE OF WILLOW STANDS' PHYTOMASS OF ARKHANGELSK OBLAST

A. A. Paramonov¹, V. A. Usoltsev^{3,4}, S. V. Tretyakov^{1,2}, S. V. Koptev^{1,2},
A. A. Karaban^{1,2}, I. V. Tsvetkov^{1,2}, A. V. Davydov^{1,2}, I. S. Tsepordey⁴

¹ Northern Forestry Research Institute
Nikitova Str., 13, Arkhangelsk, 163062 Russian Federation

² M. V. Lomonosov Northern (Arctic) Federal University
Nabereznaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163062 Russian Federation

³ Ural State Forest Engineering University
Sibirskiy Trakt Str., 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation

⁴ Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

E-mail: a.paramonov@sevniilh-arh.ru, Usoltsev50@mail.ru, s.v.tretyakov@narfu.ru, s.koptev@narfu.ru, karaban@sevniilh-arh.ru, i.tsvetkov@narfu.ru, davydov.a@edu.narfu.ru, ivan.tsepordey@yandex.ru

In Russia, the intensive growth of areas naturally overgrown with such species as willow (*Salix* L.), alder (*Alnus* Mill.), pine (*Pinus* L.), etc., increases the biodiversity of entire regions, but the contribution of these areas to the carbon balance and climate stabilization is mostly unknown. Especially critical in this regard is the situation with willow plantations, which was not included in the system of State accounting of the forest fund. Since the energy generated from willow plantations is CO₂ neutral, the use of this renewable and sustainable energy source has the potential to reduce global CO₂ emissions from fossil fuels. Willow phytomass can be used for the production of fuel in the form of chips, briquettes and pellets, and in some cases – for the production of bioethanol or wood gas. In addition to economic aspects, willow cultivation has a number of environmental advantages, such as the ability to accumulate toxins from polluted areas, improve landscaping and serve as hedges. To plan and manage forestry in willow plantations in the conditions of the North taiga subzone of Arkhangelsk Oblast and assess its contribution to the carbon balance, data on the biological productivity of willow trees and standards for assessing their phytomass are needed. The purpose of the study is to develop models and tables for assessing the structure and dynamics of the aboveground phytomass of the willow stands in the conditions of Arkhangelsk Oblast. To achieve it, the following tasks have been implemented: 52 sample plots have been established to assess aboveground phytomass of willows; regression models of the dependence of willow phytomass on the volume-forming inventory indicators of trees are constructed; the models obtained are combined with the yield table of willow stands and the table of age dynamics of willow phytomass is constructed according to site indices for the conditions of Arkhangelsk Oblast. A comparative analysis of the results obtained with data on the productivity of willows in Sweden showed that at the same age of stands, the stocks of aboveground phytomass of Swedish willow correspond to the stocks of phytomass of willows of Arkhangelsk Oblast at an average level between the I and II site productivity classes.

Keywords: willow plantations, aboveground phytomass of trees, regression model, growth progress tables.

How to cite: Paramonov A. A., Usoltsev V. A., Tretyakov S. V., Koptev S. V., Karaban A. A., Tsvetkov I. V., Davydov A. V., Tsepordey I. S. Yield table of willow stands' phytomass of Arkhangelsk Oblast // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 33–39 (in Russian with English abstract and references).

УДК 712.41:582.475.4(470.21)

СОСНА КЕДРОВАЯ СИБИРСКАЯ В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ АРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ

О. А. Гончарова, О. Е. Зотова

Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина –
обособленное подразделение ФИЦ Кольский научный центр РАН
184209, Мурманская обл., Апатиты, Академгородок, 18а

E-mail: goncharovaoa@mail.ru, ol-sha@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2022 г.

Городские зеленые насаждения признаны важным компонентом городской экосистемы. Проверка состояния здоровья деревьев, особенно растущих в населенных пунктах или прилегающих к пешеходным дорожкам и дорогам, потенциально представляющих большой риск для людей и их имущества, требуется регулярно. На четырех объектах в г. Апатиты Мурманской обл. изучали состояние деревьев сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на наличие факторов риска в окружении дерева и структурных изъянов, характеризующих аварийность дерева. Визуальный осмотр направлен на выявление симптомов, указывающих на структурные дефекты, которые могут представлять угрозу для здоровья дерева. Оценивали зоны корней, комель, ствол, основание кроны, скелетные ветви, крону на наличие дупел, трещин, признаков разложения, плодовых тел грибов, повреждений и ран, слабых развилок, мертвых ветвей. Среди обследованных деревьев сосны кедровой сибирской с высоким риском падения не обнаружено. У деревьев в уличной рядовой посадке чаще отмечается изреженная крона, повреждения зоны комля, в том числе механические. Корневая система всех обследованных деревьев функционирует в условиях ограниченного пространства. У деревьев в линейной посадке вдоль автодороги и пешеходных зон ограничения для развития корневой системы выражены более значительно. Повреждения ствола встречаются у всех осмотренных деревьев. Составлены рекомендации по регулярному мониторингу, проведению санитарных обрезок и других агротехнических мероприятий. Результаты работы имеют важное прикладное значение и могут использоваться для формирования благополучной экологической среды урбанизированных территорий Арктической зоны России.

Ключевые слова: *Pinus sibirica* Du Tour, интродукция, озеленение, визуальная диагностика, обследование деревьев городских зеленых насаждений.

DOI: 10.15372/SJFS20230205

ВВЕДЕНИЕ

Деревья обеспечивают множество экологических, эстетических и экономических преимуществ, но их содержание также требует вложений. Самые большие затраты возникают при их покупке и посадке, впоследствии они потребуются на полив, внесение удобрений, санитарные и формирующие обрезки, утилизацию древесных остатков и т. п. Следует помнить о контроле состояния дерева для своевременного принятия решения о его дальнейшей судьбе: назначение мероприятий по уходу или лечению, наблюдение и повторное обследование, удаление.

Деревья на урбанизированных территориях с интенсивным использованием требуют более пристального внимания, чем деревья в редко посещаемых районах, поскольку вероятность травматизации человека при падении дерева выше. О важности регулярных осмотров городских деревьев на предмет наличия рисков падения указывают как отечественные, так и зарубежные исследователи (Kubus, 2009; Аносов, 2015; Papandrea et al., 2021).

Диагностика аварийных деревьев и принятие своевременных корректирующих мер поможет предотвратить ущерб имуществу и здоровью человека. У большинства аварийных деревьев

выделяют особые признаки. Отклонения в качестве ствола, кроны, корневой системы дерева вследствие неблагоприятного воздействия биотических или абиотических факторов, снижающие уровень санитарного состояния и повышающие риск падения дерева, называют фаутом (Albers et al., 2012; Авдеев, 2014). К дефектам относят повреждения и болезни, приводящие к снижению прочности ствола, корней или ветвей и провоцирующие падение дерева или его частей, нарушения архитектуры дерева, включая сильный наклон, V-образные развилки ствола, приводящие к образованию внутренней коры, крупные водяные побеги, поверхностная корневая система, хрупкая древесина и т. д. (Ермохин и др., 2015). Однако не все дефекты влияют на стабильность дерева или указывают на рост риска падения дерева. Идентификация дефекта необходима для определения структурной целостности дерева. В настоящее время существуют и продолжают разрабатываться визуальные и инструментальные способы диагностики состояния дерева (Аносов, 2015; Ермохин и др., 2015; Пальчиков, Анциферов, 2016; Корниенко, Приходько, 2018; Анциферов, 2020).

В Мурманской области озеленение как отрасль стало развиваться в 1930-е годы. Активное озеленение г. Апатиты относится к 1960-м годам, когда началось интенсивное строительство Академгородка. Впервые в г. Апатиты растения сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) были высажены в Академгородке, а также на центральной площади города (Масла-

ков, 2000). В зеленых насаждениях г. Апатиты существуют 60-летние деревья, которые по интенсивности роста не уступают местной сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Святковская, 2007).

Цель данной работы – обследовать состояния деревьев сосны кедровой сибирской в г. Апатиты на наличие факторов риска в окружении дерева и дефектов, характеризующих аварийность дерева.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для анализа состояния деревьев сосны сибирской кедровой обследовано 24 растения II класса возраста, произрастающих на территории г. Апатиты Мурманской области, расположенном в центральной части Кольского полуострова между оз. Имандра и горным массивом Хибины. Это пятый по величине город в мире за полярным кругом.

Всего изучено четыре объекта (рис. 1, табл. 1):

I – Горный институт Кольского научного центра РАН. Деревья 1–4 произрастают на прилегающей территории;

II – Администрация г. Апатиты. Деревья 5–12 высажены линейно между автодорогой и пешеходной дорожкой;

III – парк «Огни города». Деревья 13–17 растут в глубине парка, в стороне от пешеходных дорожек и забора;

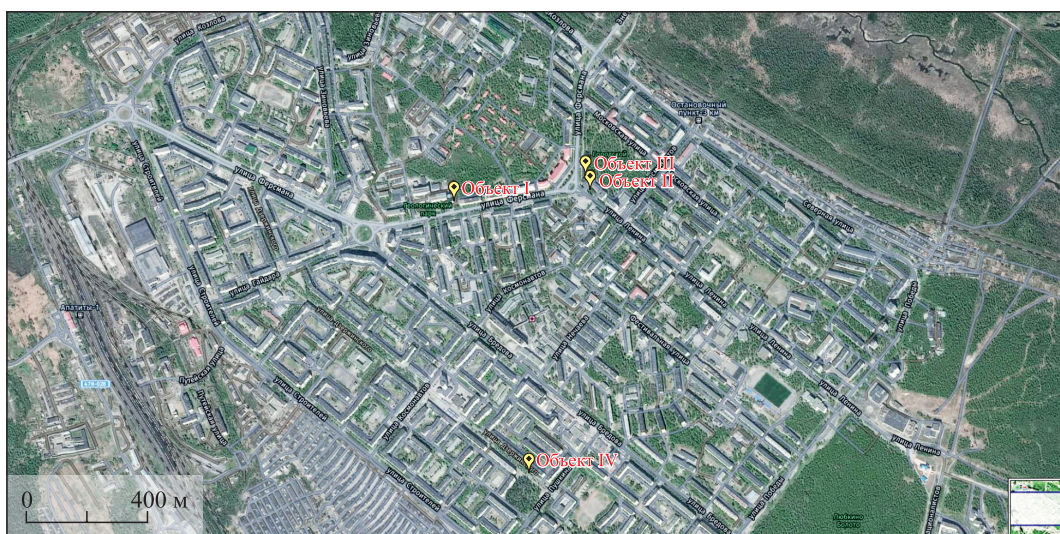


Рис. 1. Расположение объектов изучения в г. Апатиты.

Объект I – широта N 67°34'03.5822", долгота E 33°23'53.4908"; объект II – широта N 67°34'04.7036", долгота – E 33°24'30.9554"; объект III – широта N 67°34'06.2364", долгота E 33°24'29.7194"; объект IV – широта N 67°33'34.9257", долгота E 33°24'14.1931".

Таблица 1. Высота и диаметр деревьев сосны кедровой сибирской на объектах исследования

Объект	Число деревьев, шт.	Средняя высота, м	Средний диаметр ствола, см
I	4	11.7 ± 0.5	22.7 ± 3.8
II	8	6.8 ± 0.6	19.8 ± 1.9
III	5	14.9 ± 0.8	20.5 ± 3.2
IV	7	6.7 ± 0.2	19.7 ± 1.5

IV – ул. Дзержинского. Деревья 18–24 высажены в рядовой посадке между пешеходных дорожек.

Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что деревья в рядовой посадке вдоль городской дороги и между пешеходных дорожек имеют меньшую высоту и диаметр.

Зону корней, комель, ствол, основание кроны, скелетные ветви, крону на наличие дупел, трещин, признаков разложения плодовых тел грибов, повреждений и ран, слабых развилок, мертвых ветвей и т. п. оценивали согласно изданию *Drzewa w krajobrazie* (2014). Категории состояния деревьев определяли по шкалам В. А. Алексеева (1989), А. Roloff (2001) и правительственным рекомендациям (Постановление..., 2020). Под комлем понимали «нижнюю прикорневую часть древесного ствола, отходящую от корневой шейки» (Лесная энциклопедия..., 1985, с. 442).

Не удалось измерить высоту у 5 деревьев на объекте II из-за особенностей посадки (высажены в средний ряд посадки из трех рядов).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты базовой диагностики риска падения дерева представлены в табл. 2.

В городских условиях количество почвенного пространства, доступного для роста корней деревьев, ограничено, при этом на объектах Горный институт и городской парк ограничения незначительные, на объектах II, IV, где деревья высажены в линейной посадке вдоль пешеходных дорожек, а на объекте II – еще и вдоль автодороги, – очень существенные.

Повреждения зоны комля и контрфорсов обнаружены на всех объектах у всех исследуемых деревьев за исключением городского парка, где контрфорсы повреждены у одного растения. В зоне комля наиболее часто встречаются механические повреждения, что может быть связано

с некорректной механизированной уборкой снега. На дереве 20 здесь обнаружены разложение древесины и мицелиальные пленки, следы смолотечения на деревьях 1, 2, 4 – 6 и 18. Наличие дупел, следов заражения стволовыми вредителями, трещин в зоне комля на обследованных деревьях не зафиксировано.

Большинство деревьев – одноствольные, двухствольные – деревья 2, 13 и 20, ранее двухствольными были деревья 9 и 17, один из стволов к моменту обследования удален (рис. 2, а).

У двухствольных деревьев 12 и 15 один из стволов – сухостой. Наиболее часто из повреждений ствола встречаются продольные трещины (рис. 2, б), смолотечение, механические повреждения. V-образные развилки обнаружены у 46 % деревьев. У 21 % деревьев отмечено разложение древесины, при этом у деревьев 9 и 17 – разложение пня, оставшегося после удаления одного из стволов. Стволовыми вредителями заражено 12 % деревьев (рис. 2, в).

Осмотр кроны сосны кедровой сибирской показал, что ее асимметрия встречается у 71 % обследованных растений, у 92 % сосен она изреженная.

Вытянувшиеся ветви, мертвые скелетные побеги, сухие ветви обнаружены практически у всех растений, также часто встречаются некрозы хвои (у 20 деревьев из 24 обследованных). Характеристика кроны является показателем общего состояния дерева. Изреженная крона, хвоя уменьшенного размера, замедленный рост побегов свидетельствуют о проблемах с корневой системой, так как сильно ограниченная корневая система особенно уязвима, в нашем случае присутствует значительное пространственное ограничение для развития корневой системы и уплотнение почвы.

Использование категорий состояния деревьев характеризует растения сосны сибирской на объектах I и III как ослабленные с замедленным приростом побегов, крона разреженная, с отдельными усохшими ветвями, дерево 14 в городском парке – сильно ослабленное, с признаками гниения и наличия стволовых вредителей, что приводит к суммарному снижению жизненного состояния. При улучшении условий произрастания возможно восстановление и повышение категории состояния. Деревья на объекте II ослаблены и сильно ослаблены, с ажурной кроной, включающей мертвые и усыхающие побеги, и замедленным приростом побегов. Сосны на объекте IV – ослабленные, с изреженной кроной, прирост побегов уменьшен, в наличии мертвые и усыхающие ветви.

Таблица 2. Состояние обследованных деревьев сосны кедровой сибирской в г. Апатиты

Состояние			Номер дерева: категория состояния
корней и комля	ствола	крона (хвоя, листья)	
Объект I (деревья 1 – 4)			
Видимых повреждений прикорневой зоны почвы не обнаружено. Ограничения для развития корневой системы есть у дерева 4. Оголение корней средней степени у деревьев 2 и 3. В зоне комля – механические повреждения, смолотечение. Контрфорсы – с механическими повреждениями. Признаки разложения отсутствуют, вредители не обнаружены.	Трещины, смолотечение, в средней степени у деревьев 1–3. Механические повреждения – у всех деревьев. Слабые развилки у деревьев 1 и 2. На дереве 3 прикреплена саморезами кормушка для птиц, следы смолотечения, разложения. У дерева 2 в нижней трети ствола – свежие раны, мицелий в значительном количестве.	У всех деревьев есть мертвые скелетные побеги, сухие ветви. На скелетных побегах дерева 1 –слабые развилки. Крона изрежена у деревьев 2–4, асимметричная у дерева 4. Слабый хлороз хвои у деревьев 3 и 4.	1–3: 1 / 2 / 2, 4: 2 / 2 / 2
Объект II (деревья 5–12)			
Очень значительное ограничение в развитии. В зоне комля – очень значительные раны и сухобочина, значительные повреждения контрфорсов, смолотечение, на дереве 11 – сухобочина. Комель деревьев 7 и 8 без повреждений.	У деревьев 5–7 –незначительные и сильные трещины, следы смолотечения на деревьях 6–9, 11. Значительные сухобочины у деревьев 5 и 7, на дереве 7 –отслаивание коры. V-образная развилка у деревьев 7 и 9. Признаки разложения на стволах деревьев 9 (от пня после удаления одного из стволов) и 11 (облом верхушки). У дерева 12 один из стволов – сухой. Признаки повреждения ствола отсутствуют у дерева 10.	Крона значительно изрежена, асимметричная, с незначительным числом вытянувшихся сучьев, значительным числом мертвых скелетных побегов, сухих ветвей, незначительный хлороз хвои у всех деревьев на объекте. В верхней части кроны дерева 5 – V-образная развилка. У дерева 11 – следы смолотечения на скелетных побегах.	5–9: 2 / 2 / 2, 10, 11: 3 / 3 / 4, 12: 2 / 3 / 2
Объект III (деревья 13–17)			
Ограничения в развитии незначительны или отсутствуют, имеется незначительное оголение у деревьев 13–15, 17. Комель без повреждений, незначительные механические повреждения контрфорсов у дерева 15.	У всех деревьев – незначительные трещины. У деревьев 13, 15 и 17 – V-образная развилки. У деревьев 14 и 15 обнаружены личинки стволовых вредителей, буровая мука. Следы смолотечения – у всех деревьев. Очень значительное разложение пня от удаленного ствола у дерева 17. У дерева 14 в нижней трети дупло, у дерева 16 – незначительное разложение древесины, дупло. Дерево 13 – двустовольное.	Крона симметричная, значительно изрежена, со значительным количеством мертвых скелетных побегов и сухих ветвей и незначительным вытянувшихся сучьев. Незначительный некроз хвои.	13, 15–17: 2 / 2 / 2, 14: 2 / 3 / 3
Объект IV (деревья 18–24)			
Ограничение в развитии для всех деревьев очень значительное. Значительные и незначительные повреждения контрфорсов. В зоне комля повреждения, раны, у дерева 20 – следы мицелия и разложения древесины. Следы смолотечения у деревьев 18, 24.	Незначительные трещины, смолотечение, значительные механические повреждения у деревьев 21, 23. Незначительный наклон у дерева 18. В основании кроны на стволе – трещины коры, раны. V-образная развилки в основании кроны у дерева 20.	Кроны асимметричные, незначительно изреженные со значительным числом вытянувшихся сучьев, мертвых скелетных побегов, сухих ветвей, незначительный хлороз хвои. В нижней части кроны дерева 19 на скелетных ветвях – незначительные механические повреждения.	18, 22, 24: 1 / 2 / 2, 19, 20, 23: 2 / 2 / 2

Примечание. Категории состояния определены по В. А. Алексееву (1989), A. Roloff (2001) и правительственным рекомендациям (Постановление..., 2020).

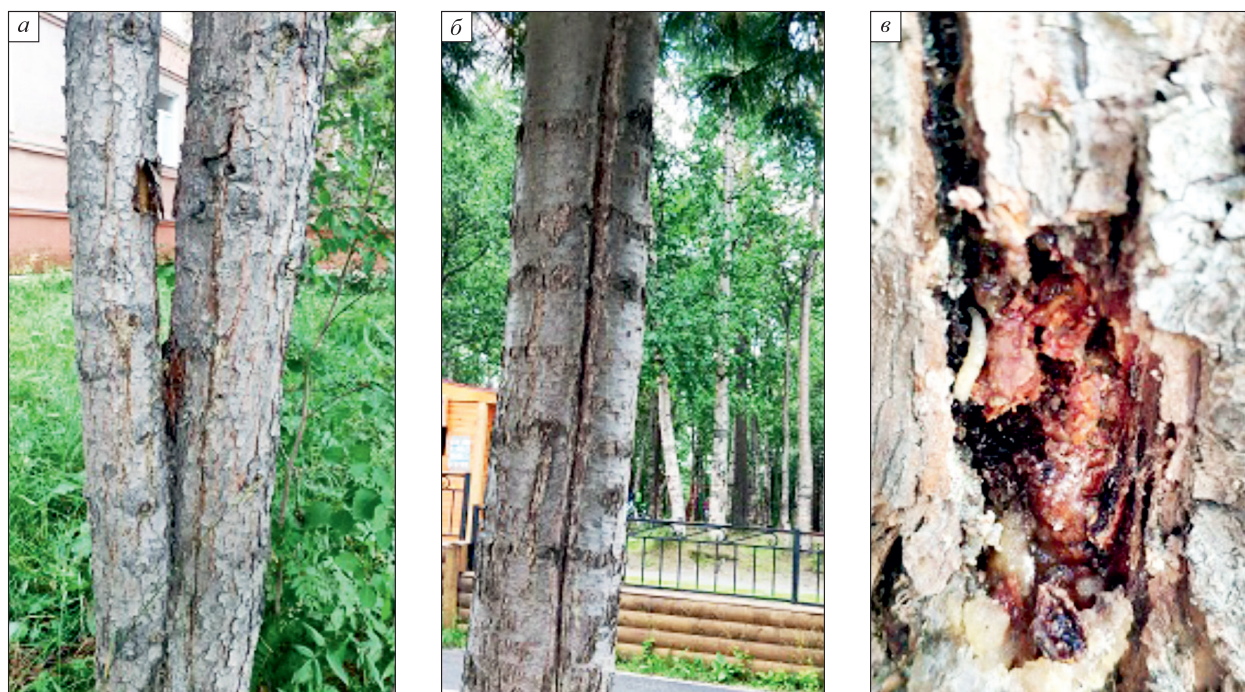


Рис. 2. Дефекты деревьев сосны кедровой сибирской.

а – двуствольное дерево 2; *б* – продольная трещина на стволе дерева 19; *в* – личинка стволового вредителя на стволе дерева 15.

В целом среди осмотренных деревьев сосны кедровой сибирской здоровых растений без повреждений не обнаружено. Наличие основной части повреждений связано с произрастанием деревьев в урбанизированной среде. Деревья с высокой степенью аварийности среди обследованных отсутствуют. Использование сосны кедровой сибирской в озеленении на урбанизированных территориях в условиях Мурманской области возможно при посадках в парковых зонах, на территориях учреждений, где отсутствует интенсивное автомобильное движение и возможна корректная уборка снега. Рекомендуем ежегодный мониторинг обследованных растений сосны кедровой сибирской, особо важен регулярный осмотр для объектов Администрация и ул. Дзержинского, поскольку они находятся в месте расположения автодороги и пешеходных зон. У двуствольных деревьев 12 и 15 следует удалить сухие стволы. Необходима санитарная обрезка – удаление мертвых и сухих побегов, ветвей с повреждениями, обработка ран на стволе и скелетных побегах, рыхление и удобрение грунта, добавление почвы в зоны развития корневой системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По итогам обследования растений сосны кедровой сибирской г. Апатиты следует отметить, что у деревьев наиболее повреждаемы крона и

скелетные обег. Изреженная и асимметричная крона чаще встречается у деревьев в уличной посадке по сравнению с растениями из городского парка или с территории Горного института. У этих же деревьев чаще отмечаются повреждения зоны комля: трещины, механические раны, зона развития корневой системы имеет более значительные ограничения, связанные условиями произрастания. Дефекты в состоянии ствола встречаются примерно одинаково часто у растений сосны кедровой сибирской на всех обследованных объектах. Применение сосны кедровой сибирской для городского озеленения возможно с ограничениями.

Проверка состояния городских деревьев, особенно произрастающих в местах, которые активно используются населением, должна осуществляться регулярно. Целесообразно проводить обследования городских деревьев на регулярной основе комплексно, с использованием визуальных и инструментальных методов. Рекомендация удаления или корректирующих обработок зависит не только от степени опасности дерева, но и от места его произрастания. Специалисты-дендрологи могут определить наличие факторов риска падения дерева, ответить на вопросы об уходе за деревьями, порекомендовать наблюдение за древесными растениями или удаление.

Практическая значимость работы заключается в возможности использования результатов

оценки санитарного состояния и наличия факторов риска падения дерева при осуществлении озеленительных мероприятий, направленных на формирование экологически благополучной городской среды в условиях Арктической зоны России.

Работы выполнены в рамках темы НИР «Комплексный анализ методик оценки декоративности и их применения к древесным растениям Крайнего Севера (на примере коллекции интродуцированных древесных растений Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина – обособленного подразделения ФИЦ «Кольский научный центр РАН», рег. № 1021071612833-7-1.6.11.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеев Ю. М. Методические аспекты оценки фауны лесных экосистем. Вологда: Вологод. гос. мол.-хоз. акад. им. Н. В. Верещагина, 2014.
- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Аносов Е. А. Аварийные деревья зеленых насаждений городов. Методы визуальной и инструментальной диагностики аварийности, оценка состояния насаждений // Учен. заметки ТОГУ. 2015. Т. 6. № 4. С. 637–648.
- Анциферов А. В. Судебные экспертизы по установлению причин падения деревьев // Теор. и практ. судеб. эксперт. 2020. Т. 15. № 2. С. 62–69.
- Ермохин М. В., Судник А. В., Яковлев А. П., Вознячук И. П. Методика определения аварийной опасности деревьев в составе зеленых насаждений на землях населенных пунктов // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Материалы III Междунар. конф., посвящ. 110-летию со дня рожд. акад. Н. В. Смольского, 7–9 окт. 2015 г., Минск, Беларусь. Ч. 1. 2015. С. 68–72.
- Корниенко В. О., Приходько С. А. Новый методический подход к оценке механической устойчивости зеленых насаждений в городской среде // Самар. науч. вестн. 2018. Т. 7. № 2 (33). С. 72–77.
- Лесная энциклопедия: в 2-х т. / гл. ред. Г. И. Воробьев. М.: Сов. энцикл., 1985. Т. 1. 563 с.
- Маслаков Н. И. Зеленый музей // Киров. рабочий. 2000. 21 апреля. С. 3.
- Пальчиков С. Б., Анциферов А. В. Оценка состояния деревьев, пораженных ксилотрофными грибами, с помощью приборов Resistograph и Arbotom // Евраз. Союз Ученых. 2016. № 4 (25). Ч. 4. С. 121–125.
- Постановление Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047. Приложение 1. «Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах». М.: Правительство РФ, 2020.
- Святковская Е. А. Формирование садово-парковых ландшафтов в городах Кольского Севера. Апатиты: Карел. науч. центр РАН, 2007. 102 с.
- Albers J., Bedker P., MacKenzie M., O'Brien J., Pokorny J. How to recognize hazardous defects in trees. Revised. NAFR-0196. St. Paul, MN: USDA, For. Serv., Northeastern Area St. & Private For., 2012. 18 p.
- Drzewa w krajobrazie. Podręcznik praktyka (Trees in the landscape. Practice textbook) / K. Witkoś-Gnach, P. Tyszkochmielowiec (Eds.). Wrocław: Drogi dla natury (Roads for nature), 2014. 320 p. (in Polish).
- Kubus M. The evaluation of using resistograph when specifying the health condition of a monumental tree // Notulae Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca. 2009. V. 37. N. 1. P. 157–164.
- Papandrea S. F., Proto A. R., Cataldo M. F., Zimbalatti G. Comparative evaluation of inspection techniques for decay detection in urban trees. // Environ. Sci. Proc. 2021. V. 3. Iss. 1. 7 p. Article number: 10.3390/IECF2020-07969
- Roloff A. Baumkronen: Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag, 2001. 164 p.

SIBERIAN STONE PINE IN URBANIZED ENVIRONMENT OF THE ARCTIC ZONE

O. A. Goncharova, O. E. Zotova

*Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Federal Research Center Kola Scientific Centre,
Russian Academy of Sciences
Akademgorodok, 18a, Apatity, Murmansk Oblast, 184209 Russian Federation*

E-mail: goncharovaoa@mail.ru, ol-sha@mail.ru

Urban green plantings have been recognized as an important component of the urban ecosystem. Inspecting the health of trees in settlements, in territories, near footpaths and highways is required regularly. In the city of Apatity, Murmansk Oblast, the state of the Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees was studied, the presence of risk factors in the environment of the tree and damage that characterize the accident rate of the tree were determined. Visual inspection aims to identify symptoms of structural defects that may compromise the stability of the tree. Root zones, tree stems, crown base, skeletal branches, crown were assessed. The presence of hollows, cracks, signs of decomposition, fruiting bodies of fungi, damage and wounds, weak forks, dead branches were indicated. Among the examined trees, Siberian stone pine trees with a high risk of falling were not found. In trees in street row planting, a sparse crown is more often noted, damage to the butt zone, including mechanical damage. The root system of all examined trees functions in conditions of limited space. Trees in a linear planting along the road and pedestrian zones have more pronounced restrictions on the development of the root system. Stem damage occurs in all examined Siberian stone pine trees. Recommendations have been developed for regular monitoring, tree health pruning and other agrotechnical measures. The study carried out is of great practical importance. The results of the study can be used in the development of recommendations for the formation of a favorable ecological environment in the urbanized territories of the Arctic zone of Russia.

Keywords: *Pinus sibirica* Du Tour; introduction, greening, visual diagnostics, inspection of trees in city green plantings.

How to cite: Goncharova O. A., Zotova O. E. Siberian stone pine in urbanized environment of the Arctic zone // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 40–46 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*228.12: 630*231.1(470.316)

РОСТ И СОСТОЯНИЕ ЕЛИ ПОД ПОЛОГОМ БЕРЕЗНЯКА КИСЛИЧНОГО В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

А. А. Дерюгин, Ю. Б. Глазунов

Институт лесоведения РАН

143030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское, ул. Советская, 21

E-mail: da45@mail.ru, glazunov@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 25.10.2022 г.

Рассматриваются особенности роста деревьев ели (*Picea* A. Dietr.) различного состояния под пологом южно-таежных березняков кисличных (*Betuletum oxalidosum*). Исследования проведены на Северной лесной опытной станции Института лесоведения РАН (Ярославская обл.), где была заложена система постоянных пробных площадей (ппп) для изучения сукцессионных процессов в березняках. На одной из ппп в качестве модельных срублены все деревья ели. Предварительно проведена оценка их состояния (здоровые, ослабленные). В качестве критериев оценки приняты форма и охвоенность кроны, ее протяженность по высоте дерева. Анализ роста выполнен для деревьев возрастом более 60 лет (40 здоровых, 33 ослабленные). Рост деревьев характеризовали динамикой следующих показателей: высоты, площади поперечного сечения стволов на высоте 0.1 и 1.3 м, объема ствола, видового числа, коэффициента формы. В ходе ретроспективного анализа роста деревьев установлено, что ослабленные деревья по значению основанных биометрических характеристиках ствола существенно уступают здоровым уже в первом десятилетии. В 60 лет высота и объем ствола здоровых деревьев соответственно в 1.5 и 3.1 раза больше, чем у ослабленных особей. Независимо от состояния деревьев максимальный среднепериодический прирост в высоту наблюдается в 40 лет, а равенство среднего и среднепериодического приростов у ослабленных деревьев наблюдается на 5 лет раньше (55 лет), чем у здоровых. Максимальный среднепериодический прирост по площади поперечного сечения и объему ствола у ослабленных деревьев наступает на 5–10 лет раньше, чем у здоровых. Ослабленные деревья характеризуются более полнодревесными и менее сбежистыми стволами. В возрасте 60 лет продуктивность здоровых деревьев под пологом березняков соответствует IV, а ослабленных – V классу бонитета. Статус деревьев ели в вертикальной структуре подпологовой популяции не всегда остается постоянным. Перспективность деревьев ели под пологом березняков лучше оценивать при достижении ими возраста 40 лет.

Ключевые слова: березняки, ель под пологом, рост, состояние, Ярославская область.

DOI: 10.15372/SJFS20230206

ВВЕДЕНИЕ

Изучению ценопопуляции ели (*Picea* A. Dietr.) под пологом мелколиственных насаждений посвящено немало научных публикаций, в которых освещались вопросы жизнеспособности (Бебия, 2000; Григорьев, 2009; Дебков, 2015; Коновалов, Зарубина, 2016; Дерюгин, Глазунов, 2020) и состояния елового подроста (Ушатин, 1974; Грязькин, 2001; Успенский и др., 2002; Бобкова, Бессонов, 2009; Коновалов, Зарубина, 2011; Беляева, Грязькин, 2015; Дебков и др., 2015; Дерюгин, Рубцов, 2016; Зарубина,

2016; Зарубина и др., 2018; Стороженко и др., 2018; Теринов и др., 2020). Тем не менее рост деревьев в связи с их состоянием остается недостаточно изученным. При популяционном подходе в исследованиях отдельное место отводится изучению особенностей роста деревьев различного состояния, так как это обуславливает их дифференциацию в ценопопуляции. Установление особенностей роста деревьев наряду с визуальной оценкой позволит более объективно подходить к определению перспективности естественно формирующихся березово-еловых древостоев.

Цель исследований – установить особенности роста деревьев ели различного состояния под пологом южно-таежных березняков кисличных.

В задачу исследований входило: подбор постоянной пробной площади (ппп) в типичных насаждениях для региона, сплошной пересчет всех деревьев на ппп, отбор модельных деревьев, их измерение, взятие и обработка спилов для анализа хода роста, компьютерная обработка результатов измерений с определением параметров роста деревьев ели.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на объектах Северной лесной опытной станции Института лесоведения РАН (Ярославская обл., Рыбинское центральное лесничество, Пригородное участковое лесничество), где была заложена система ппп для изучения сукцессионных процессов в березняках с подпологовой ценопопуляцией ели. После анализа состояния деревьев ели на 17 ппп в качестве объекта была выбрана ппп (координаты 58°13.993 с. ш.; 38°55.477 в. д.), где в составе первого яруса древостоя доминировала береза повислая (*Betula pendula* Roth) с некоторым участием осины (*Populus tremula* L.). Во втором ярусе и подросте в основном была представлена ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H. Karst.) под пологом березняка кисличного (*Betuletum oxalidosum*) высокопродуктивного, высокополнотного (табл. 1).

По составу и производительности такие насаждения типичны для региона исследований. На ппп проведен сплошной пересчет деревьев с определением их состояния, параметров ствола и крон. Визуально определяли состояние дере-

вьев (здоровые или ослабленные). В качестве критериев оценки приняты форма и охвоенность кроны, ее протяженность по высоте дерева. После этого в качестве моделей для изучения хода роста были спилены все деревья ели, на которых не наблюдался слом стволов и или их переворачивание.

Со всех модельных деревьев после их раскряжевки были взяты спилы. С учетом замедленного роста деревьев ели подпологовой ценопопуляции (Белов, 1983; Дерюгин, 2018) была принята следующая схема отбора спилов: у поверхности земли, далее до высоты 1 м через каждые 25 см, затем на высотах 1.3, 2.0, 2.5, 3.0 м, в последующем – через 1.0 или 2.0 м в зависимости от текущего годовичного прироста в высоту. Диаметры ствола на спилах измеряли по принятой в таксации схеме (Анучин, 1982) через каждые 5 лет. Обработку проводили по специально разработанной программе с расчетом основных таксационных характеристик для каждого дерева. Для изучения роста за возможно более длительный период из всего числа модельных деревьев были отобраны экземпляры возрастом более 60 лет. Всего число таких модельных деревьев 73, в том числе здоровых – 40, ослабленных – 33 (табл. 2).

При обработке данных использован пакет статистического анализа Excel и программа TableCurve 2D v5.01.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучаемая ценопопуляция ели расположена под пологом березняка, находящегося в стадии возрастного развития старение. Березняк сформировался после рубки коренного елового древостоя. Основная часть еловой ценопопуляции, являющаяся базой формирующегося ельника,

Таблица 1. Характеристика насаждения на ппп

Ярус	Состав, %	N, экз./га	A, лет	H, м	D _{1.3} , см	G, м ² /га	M, м ³ /га	Относительная полнота	Класс бонитета
1	73Б	336	85	31.5	26.5	18.52	256	0.54	Ia
	27Ос	96	85	32.4	30.2	6.87	97	0.15	Iб
2	87Е	1248	66	11.6	10.7	11.21	72	0.45	IV
	5Б	16	60	24.4	16.6	0.35	4	0.03	Ia
	8Ос	32	85	23.9	16.3	0.67	7	0.03	II
Подрост	100Е	368	60	6.0	–	–	–	–	–

Примечание. N – число деревьев; A – средний возраст; H – средняя высота деревьев; D_{1.3} – средний диаметр ствола деревьев на высоте 1.3 м; G – сумма площади поперечного сечения стволов на высоте 1.3 м; M – запас стволовой древесины растущих деревьев. Е – ель; Б – береза; Ос – осина.

Таблица 2. Параметры модельных деревьев, использованных для анализа роста

Состояние деревьев	Число моделей	Возраст, лет	Диаметр ствола (мм) на высоте, м		Высота, м	Объем ствола, дм^3
			0.1	1.3		
Здоровые	40	61–77	97–220	86–176	9.9–17.6	30.9–192.2
Ослабленные	33	61–73	45–132	35–112	4.7–12.8	2.9–69.4
Общее	73	61–77	45–220	35–176	4.7–17.6	2.9–192.2

возобновилась в первые 20 лет после поселения на вырубке березы. Рассматриваемый ельник относится к объекту с ранним возобновлением (Дерюгин, Рубцов, 2016). Он характеризуется преобладанием деревьев возрастом 60–80 лет. Именно из этой группы были отобраны для анализа модельные деревья ели. В этом возрасте отмечается относительная стабилизация состояния деревьев. Так, за почти 10-летний период между закладкой пп и рубкой моделей доля здоровых деревьев практически не изменилась и осталась равной 44 %.

Анализ средних значений основных биометрических характеристик деревьев в ретроспективе показал, что различие между здоровыми и ослабленными особями наблюдается уже в первом десятилетии. Разница в абсолютных значениях всех рассматриваемых характеристик с возрастом увеличивается, о чем свидетельствует возрастание значений критерия Стьюдента (табл. 3).

При этом соотношения между показателями здоровых и ослабленных деревьев на протяжении рассматриваемого временного периода (20–60 лет) изменялись не столь существенно. Так, высота здоровых деревьев за время анализа была в 1.4–1.5 раза больше, чем ослабленных. По $G_{0.1}$ и V эти значения изменялись соответственно в интервалах 1.9–2.3 и 2.7–3.2.

Следует отметить, что ослабленные деревья характеризуются более полнодревесными и менее сбежистыми стволами. Во всех рассматриваемых вариантах сравнения здоровых и ослабленных деревьев различие достоверно при уровне значимости 0.05.

Следует отметить, что в возрасте 50–60 лет продуктивность здоровых деревьев соответствует IV, а ослабленных – V классу бонитета.

Анализ среднепериодических (Z) за 5-летние периоды и средних (S) приростов основных таксационных характеристик показал следующее.

Изменения приростов в высоту у здоровых и ослабленных деревьев характеризуются одинаковыми тенденциями. Отличие состоит только в абсолютных значениях. У здоровых деревьев

интенсивное увеличение среднепериодического прироста (Z_H) наблюдается в 20–35 лет и составляет в среднем 24 см/год, изменяясь от 11 до 30 см/год. Для ослабленных деревьев среднее значение равно 19 см/год, изменяясь от 9 до 24 см/год. Максимальное значение Z_H у здоровых особей отмечается в возрасте 40 лет, у ослабленных – в 35–40 лет. У последних на 5 лет раньше значения Z_H и среднего (S_H) приростов становятся равными. В этом возрасте прирост у здоровых деревьев в 2 раза превышает прирост ослабленных деревьев (рис. 1).

Прирост по площади поперечного сечения ствола на высоте 0.1 м ($Z_{G_{0.1}}$) протекает иначе. Если у здоровых деревьев увеличение $Z_{G_{0.1}}$ происходило в течение всего периода наблюдений, то у ослабленных начиная с 50 лет он снижается (рис. 2).

В возрастном интервале 20–50 лет у здоровых деревьев $Z_{G_{0.1}}$ составлял в среднем 2.30 $\text{см}^2/\text{год}$, что в 2 раза больше, чем у ослабленных. В 60 лет у последних значение $Z_{G_{0.1}}$ (1.42 $\text{см}^2/\text{год}$) почти в 3 раза меньше значения (4.07 $\text{см}^2/\text{год}$) у здоровых деревьев.

Характер изменения приростов по объему ствола (Z_V и S_V) у здоровых и ослабленных деревьев в основном схож с динамикой приростов по $G_{0.1}$ (рис. 3).

Это во многом объясняется тесной связью между $Z_{G_{0.1}}$ и Z_V . Коэффициенты корреляции для здоровых деревьев равен 0.95, для ослабленных – 0.93. Теснота связи $Z_V = f(Z_H)$ существенно меньше (соответственно 0.60 и 0.45).

За период интенсивного увеличения объема стволов (30–50 лет) у здоровых деревьев Z_V (1.3 $\text{дм}^3/\text{год}$) был в 2.6 раза больше, чем у ослабленных (0.5 $\text{дм}^3/\text{год}$). После 55 лет Z_V последних начинает снижаться. В возрасте 60 лет разница в значениях Z_V у деревьев разного состояния достигла максимального значения – 1.80 $\text{дм}^3/\text{год}$.

Таким образом, за 60-летний период роста средние значения основных таксационных характеристик у здоровых деревьев достоверно больше значений у ослабленных деревьев. Это

Таблица 3. Различия основных показателей для здоровых и ослабленных деревьев возрастом 61–80 лет ($T_{0.05} = 2.00$)

Показатель	Статистики	Состояние деревьев	Возраст ели, лет					
			10	20	30	40	50	60
H , м	Средние значения	Здоровые	0.6 ± 0.04	1.6 ± 0.10	3.6 ± 0.16	6.6 ± 0.19	9.4 ± 0.21	11.5 ± 0.23
		Ослабленные	0.4 ± 0.03	1.1 ± 0.07	2.6 ± 0.13	4.8 ± 0.24	6.3 ± 0.68	7.5 ± 0.34
	$T_{\text{факт}}$	–	3.09	3.86	4.56	5.88	8.37	9.79
$G_{0.1}$, см ²	Средние значения	Здоровые	0.54 ± 0.06	4.32 ± 0.38	16.59 ± 1.06	41.27 ± 2.19	74.80 ± 3.44	113.07 ± 5.29
		Ослабленные	0.18 ± 0.02	1.85 ± 0.18	8.73 ± 0.76	21.23 ± 1.81	35.88 ± 3.08	51.23 ± 4.33
	$T_{\text{факт}}$	–	4.84	5.33	5.74	6.81	8.20	8.72
$G_{1.3}$, см ²	Средние значения	Здоровые	–	–	–	26.11 ± 1.63	58.16 ± 3.02	89.86 ± 5.03
		Ослабленные	–	–	–	15.12 ± 1.17	27.88 ± 2.24	38.68 ± 3.28
	$T_{\text{факт}}$	–	–	–	–	6.69	7.76	8.14
V , дм ³	Средние значения	Здоровые	0.021 ± 0.004	0.374 ± 0.054	2.755 ± 0.268	11.388 ± 0.812	28.785 ± 1.735	52.862 ± 3.110
		Ослабленные	0.005 ± 0.001	0.118 ± 0.020	1.006 ± 0.096	4.249 ± 0.434	10.233 ± 1.119	17.086 ± 1.900
	$T_{\text{факт}}$	–	3.84	3.97	5.51	7.13	8.40	9.13
F	Средние значения	Здоровые	–	–	–	0.545 ± 0.011	0.509 ± 0.009	0.506 ± 0.009
		Ослабленные	–	–	–	0.598 ± 0.018	0.580 ± 0.013	0.584 ± 0.011
	$T_{\text{факт}}$	–	–	–	–	2.63	4.60	5.49
q_2	Средние значения	Здоровые	–	–	–	0.495 ± 0.023	0.487 ± 0.017	0.504 ± 0.014
		Ослабленные	–	–	–	0.558 ± 0.027	0.593 ± 0.021	0.597 ± 0.015
	$T_{\text{факт}}$	–	–	–	–	1.84	4.01	4.55

Примечание. H – высота; $G_{0.1}$ – площадь поперечного сечения ствола на высоте 0.1 м; V – объем ствола; F – видовое число; q_2 – коэффициент формы; $T_{0.05}$ и $T_{\text{факт}}$ – значения критерия Стьюдента соответственно при уровне значимости 0.05 и фактический.

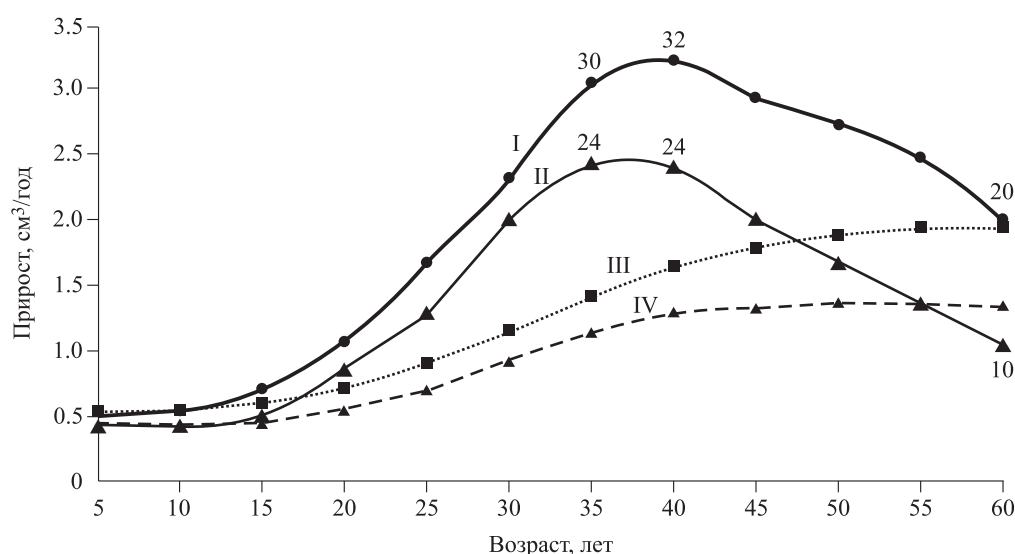


Рис. 1. Приросты в высоту у деревьев: среднепериодические (I – здоровых, II – ослабленных) и средние (III – здоровых, IV – ослабленных).

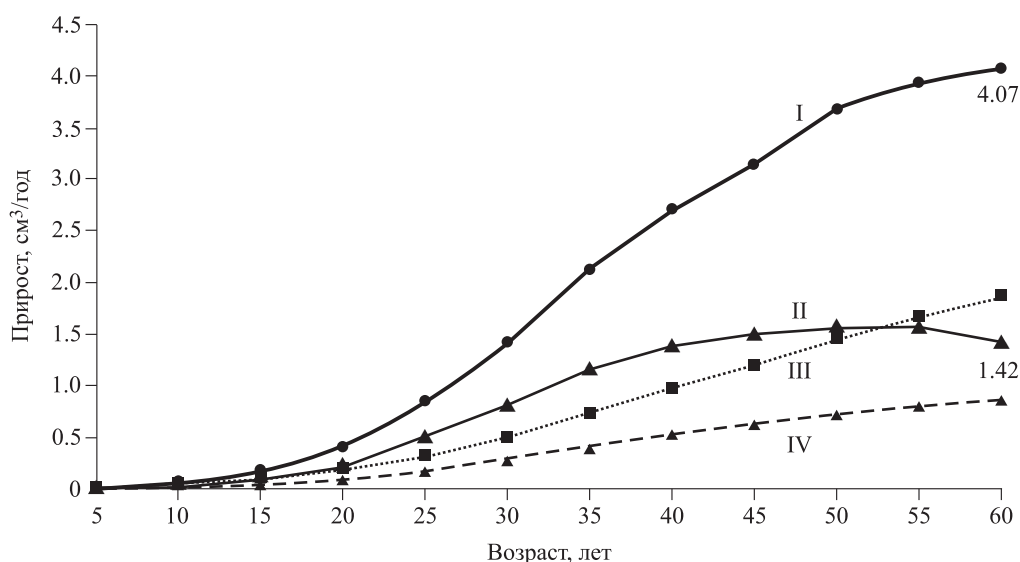


Рис. 2. Приросты по площади поперечного сечения ствола деревьев на высоте 0.1 м: среднепериодические (I – здоровых, II – ослабленных) и средние (III – здоровых, IV – ослабленных).

отчасти может быть объяснено различиями в параметрах крон деревьев, т. е. в ассимиляционном аппарате. На рассматриваемых модельных деревьях динамику параметров крон невозможно установить.

Тем не менее можно констатировать, что к возрасту 80 лет средние параметры крон ослабленных деревьев существенно уступают здоровым особям. Особенно это наблюдается в отношении объема крон. Значение этого показателя у здоровых деревьев почти в 3 раза больше (табл. 4).

По всем параметрам крон различие в средних значениях достоверно при уровне значимости более 0.05 ($T_{0.05} = 2.00 < T_{\text{факт}} = 5.65-8.06$).

Статус здорового или ослабленного дерева не всегда остается постоянным в древостое. Для анализа таких изменений было выполнено ранжирование всех модельных деревьев.

Их ранг определяли отдельно для каждого 10-летнего периода по отношению значения того или иного показателя к среднему его значению для рассматриваемой совокупности деревьев.

Установлено, что средние значения рангов у здоровых и ослабленных деревьев за 60-летний период существенно не изменялся, при этом у первых они были выше (табл. 5).

Одним из основных показателей состояния деревьев наряду с характеристикой крон явля-

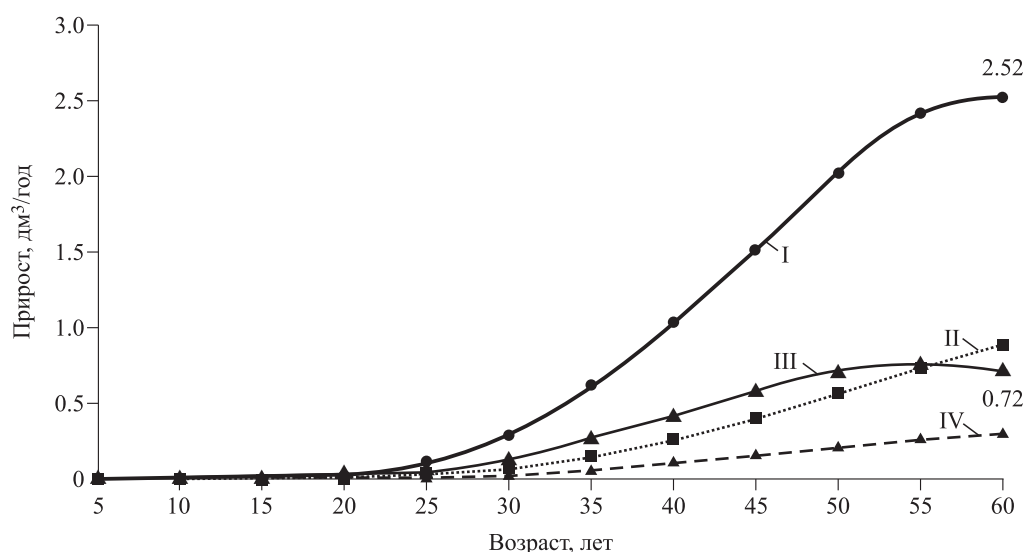


Рис. 3. Приросты по объему ствола у деревьев: среднепериодические (I – здоровых, II – ослабленных) и средние (III – здоровых, IV – ослабленных).

Таблица 4. Характеристика крон деревьев ели в возрасте 61–80 лет

Состояние деревьев	Горизонтальная проекция, м²	Высота начала, м	Протяженность		Объем, м³
			абсолютная, м	относительная, %	
Здоровые	9.14 ± 0.63	6.7 ± 0.12	6.4 ± 0.28	48 ± 1.2	20.6 ± 2.04
Ослабленные	4.71 ± 0.36	5.4 ± 0.17	3.2 ± 0.27	35 ± 2.0	6.3 ± 0.88

ется их высота, так как она определяет положение дерева в вертикальной структуре и соответственно используемый ею световой ресурс (Демаков, 2000; Кузьмичев, 2013; Дерюгин, Глазунов, 2020).

По высоте дерева можно адекватно оценить его состояние. Об этом свидетельствует выполненный корреляционный анализ связи и высотных рангов с рангами $G_{0.1}$, $G_{1.3}$, V . Установлено, что наиболее тесная связь с коэффициентами корреляции более 0.90 наблюдается в возрасте деревьев 40–60 лет (табл. 6).

Таблица 5. Средние ранги деревьев разного состояния в связи с возрастом

Состояние деревьев	Возраст ели, лет					
	10	20	30	40	50	60
Ранги по H						
Здоровые	1.2	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2
Ослабленные	0.7	0.8	0.9	0.8	0.8	0.8
Ранги по $G_{0.1}$						
Здоровые	1.4	1.3	1.2	1.2	1.3	1.3
Ослабленные	0.5	0.6	0.7	0.7	0.7	0.6
Ранги по V						
Здоровые	1.5	1.4	1.3	1.3	1.4	1.4
Ослабленные	0.4	0.6	0.6	0.6	0.5	0.5

Вышесказанное позволяет проследить возрастную динамику доли здоровых и ослабленных деревьев по высотным рангам. Для этого весь диапазон рангов по высоте (в 10-летнем возрасте 0.43–2.45 и в 60-летнем – 0.46–1.53) был разбит на четыре группы (табл. 7).

Как следует из приведенных данных, с увеличением возраста ели увеличивается доля здоровых деревьев с более высоким рангом. Так, в 20–60 лет доля деревьев с рангами 1.01–1.50 возрастает с 35 до 72 %, а доля деревьев меньших рангов уменьшается с 42 до 25 %. Ранги ослабленных деревьев остаются относительно постоянными. В течение 60 лет более чем у 90 % таких деревьев ранги менее 1.0.

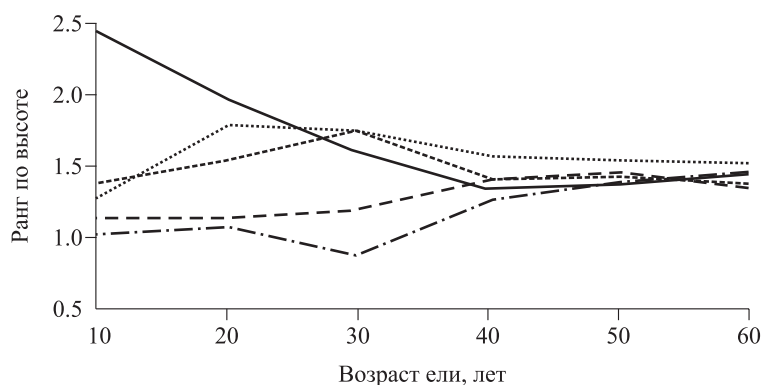
Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что статус дерева в древостое, особенно здорового, не всегда остается постоянным.

Таблица 6. Коэффициенты корреляции ранга высоты деревьев с рангами других параметров

Характеристика	Возраст ели, лет					
	10	20	30	40	50	60
$G_{0.1}$	0.97	0.99	0.81	0.99	0.99	0.99
$G_{1.3}$	–	–	0.81	0.95	0.96	0.95
V	0.92	0.85	0.86	0.90	0.94	0.95

Таблица 7. Возрастная динамика представленности деревьев разного состояния в группах высотных рангов

Группа рангов по высоте	Состояние деревьев	Доля деревьев разного состояния (%) в возрасте, лет					
		10	20	30	40	50	60
0.5 и меньше	Здоровые	—	—	—	—	—	—
	Ослабленные	19	16	—	—	—	6
0.51–1.00	Здоровые	42	42	32	25	30	25
	Ослабленные	74	74	97	90	90	81
1.01–1.50	Здоровые	35	35	58	68	62	72
	Ослабленные	7	7	3	10	10	13
1.51–2.00	Здоровые	18	18	10	7	8	3
	Ослабленные	—	—	—	—	—	—
Больше 2.00	Здоровые	5	5	—	—	—	—
	Ослабленные	—	—	—	—	—	—

**Рис. 4.** Возрастная динамика высотных рангов лидирующих деревьев.

Его изменение в вертикальной структуре древостоя можно проиллюстрировать на примере пяти лидирующих особей, характеризующихся наибольшими высотными рангами (1.43–1.61) в возрасте 60 лет.

Наибольший размах рангов (1.02–2.45) отмечается в возрасте 10 лет. Затем он снижается, и в возрасте 40 лет диапазон рангов становится компактным – 1.26–1.57 (рис. 4).

Если в 10–20 лет высотный ранг всех здоровых деревьев характеризовался сильной изменчивостью (коэффициент вариации $CV = 23–38\%$), то в 40–60 лет изменчивость уменьшилась до средней ($CV = 16–17\%$).

Принимая во внимание возрастную динамику высотных рангов, можно констатировать, что перспективность деревьев ели под пологом березняков, лучше оценивать при достижении елью возраста 40 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе ретроспективного анализа роста 60–80-летних деревьев ели установлено, что ослабленные деревья по значению основных био-

метрических характеристик ствола существенно уступают здоровым уже в первом десятилетии. Разница в абсолютных значениях высоты, поперечного сечения и объема ствола с возрастом увеличивается. В 60 лет высота и объем ствола здоровых деревьев соответственно в 1.5 и 3.1 больше значений этих показателей у ослабленных особей.

Максимальный среднепериодический прирост в высоту независимо от состояния деревьев наблюдается в 40 лет. Равенство среднего и среднепериодического приростов ослабленных деревьев наблюдается в 55 лет, что на 5 лет раньше, чем у здоровых.

Максимальные среднепериодические приросты по площади поперечного сечения и объему ствола у ослабленных деревьев наступают на 5–10 лет раньше, чем у здоровых.

Ослабленные деревья характеризуются более полнодревесными и менее сбежистыми стволами. В возрасте 60 лет продуктивность здоровых деревьев под пологом березняков соответствует IV, а ослабленных – V классу бонитета.

Статус деревьев ели в вертикальной структуре подпологовой популяции не всегда оста-

ется постоянным. Принимая во внимание возрастную динамику высотных рангов, можно констатировать, что перспективность деревьев ели под пологом березняков лучше оценивать при достижении елью возраста 40 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
- Бебия С. М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.
- Белов С. В. Лесоводство. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 352 с.
- Беляева Н. В., Грязькин А. В. Закономерности появления подроста ели после сплошных рубок в зависимости от состава материнского древостоя // Актуал. пробл. лесн. комплекса, 2015. № 41. С. 3–7.
- Бобкова К. С., Бессонов И. М. Естественное возобновление среднетаежных ельников Европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2009. № 5. С. 10–16.
- Григорьев А. А. Оценка состояния подроста ели под пологом древостоев в разных типах леса // Изв. СПбЛТА. 2009. № 183. С. 7–13.
- Грязькин А. В. Возобновительный потенциал таёжных лесов (на примере ельников Северо-Запада России). СПб.: СПбЛТА, 2001. 186 с.
- Дебков Н. М. Количественные и качественные параметры возобновления под пологом древостоев, сформировавшихся из предварительных генераций // ИВУЗ. Лесн. журн. 2015. № 1 (343). С. 35–44.
- Дебков Н. М., Грязькин А. В., Ковалев Н. В. Состояние предварительного возобновления под пологом березняков в средней тайге в условиях Томской области // Леса России и хоз-во в них. 2015. № 1 (51). С. 24–32.
- Демаков Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола: Периодика Мари-Эл, 2000. 416 с.
- Дерюгин А. А. Особенности роста популяции ели под пологом березняков в южной тайге Русской равнины // Лесохоз. информ. 2018. № 1. С. 21–30.
- Дерюгин А. А., Глазунов Ю. Б. Об оценке перспективности подроста ели под пологом березняков южной тайги // Лесн. вестн. 2020. Т. 24. № 4. С. 12–18.
- Дерюгин А. А., Рубцов М. В. Динамика состояния популяции ели под пологом березняков южной тайги Русской равнины // ИВУЗ. Лесн. журн. 2016. № 2 (350). С. 47–58.
- Зарубина Л. В. Состояние естественного возобновления ели в мелколиственных лесах на Севере России // ИВУЗ. Лесн. журн. 2016. № 3 (351). С. 52–65.
- Зарубина Л. В., Снежко Д. А., Пятовская С. А. Оценка роста елового подроста в разновозрастных березняках черничных Вологодской области // Вестн. КрасГАУ. 2018. № 3. С. 233–239.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Биологические особенности подроста ели в березняках черничных после выборочных рубок // Вестн. КрасГАУ. 2011. № 8 (59). С. 99–104.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Оценка жизнеспособности ели в березняке черничном в процессе его возрастного развития // ИВУЗ. Лесн. журн. 2016. № 5 (353). С. 44–60.
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Стороженко В. Г., Быков А. В., Петров А. В., Бухарева О. А. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2018. 173 с.
- Теринов Н. Н., Андреева Е. М., Залесов С. В., Луганский Н. А., Магасумова А. Г. Восстановление еловых лесов: теория, отечественный опыт и методы решения // ИВУЗ. Лесн. журн. 2020. № 3 (375). С. 9–23.
- Успенский Е. И., Денисов С. А., Калинин К. К., Лоскутов С. П. Естественное возобновление под пологом леса в Среднем Поволжье // ИВУЗ. Лесн. журн. 2002. № 4. С. 46–53.
- Ушатин И. П. К вопросу об оценке естественного возобновления ели в условиях южной тайги Европейской части СССР // ИВУЗ. Лесн. журн. 1974. № 4. С. 23–27.

THE GROWTH AND STATE OF SPRUCE UNDER THE CANOPY OF OXALIS BIRCH FORESTS IN THE SOUTHERN TAIGA OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

A. A. Deryugin, Yu. B. Glazunov

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences

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

E-mail: da45@mail.ru, glazunov@ilan.ras.ru

The features of the growth of spruce (*Picea A. Dietr.*) trees of various state under the canopy of southern taiga oxalis birch forests (*Betuletum oxalidosum*) are considered. The studies were carried out at the North Forest Experimental Station of the Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, where a system of permanent trial plots (PTP) was established to study the succession processes in birch forests. At one of the PTP, all spruce trees were cut down as models. Preliminary assessment of their condition (healthy, weakened) was carried out. The shape and foliation of the crown, its length along the height of the tree were taken as evaluation criteria. Growth analysis was performed for trees over 60 years old (40 healthy, 33 weakened). Tree growth was characterized by the dynamics of the following indicators: height, stem cross-sectional area at a height of 0.1 and 1.3 m, stem volume, form factor, shape factor. In the course of a retrospective analysis of the growth of trees, it was found that weakened trees, in terms of the value of the biometric characteristics of the stem, are significantly inferior to healthy ones already in the first 10 years of life. At the age of 60, the height and stem volume of healthy trees are 1.5 and 3.1, respectively, higher than the values of these indicators in weakened specimens. Regardless of the condition of the trees, the maximum average periodic growth in height is observed at 40 years, and the equality of the average and average periodic growths in weakened trees is observed 5 years earlier (55 years) than in healthy ones. The maximum average periodic growth in cross-sectional area and stem volume in weakened trees occurs 5–10 years earlier than in healthy ones. Weakened trees are characterized by more full-boled and less tapering stems. At the age of 60 years, the productivity of healthy trees under the canopy of birch forests corresponds to IV, and weakened ones – to V growth class. The prospects of spruce trees under the canopy of birch forests are best assessed when the spruce reaches the age of 40 years.

Keywords: *birch forests, under-canopy spruce, growth, condition, Yaroslavl' Oblast.*

How to cite: *Deryugin A. A., Glazunov Yu. B. The growth and state of spruce under the canopy of oxalis birch forests in the southern taiga of the European part of Russia // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 47–55 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 630*3(571.6)

ЭКСПЛУАТАЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Е. В. Лашина*Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства
680020, Хабаровск, ул. Волочаевская, 71*

E-mail.ru: lena_blednyh@mail.ru

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

Площадь лесов Дальнего Востока достигает почти 50 % территории лесов Российской Федерации. На долю эксплуатационного лесного фонда приходится около 50 %, остальные – это защитные, заповедные, низкополнотные, притундровые и резервные леса. Большая часть эксплуатационных лесов в настоящее время освоена. Допустимый объем изъятия древесины составляет 92.0 млн м³. Причем, выборочными рубками планируется заготавливать только 14 %, остальную древесину – сплошными рубками. Рубки ухода и санитарные рубки в лесах Дальнего Востока проводятся в незначительных объемах. Заготовка древесины при создании объектов инфраструктуры организована в основном в субъектах с развитой горнодобывающей промышленностью. Высокое разнообразие лесов и различия условий их произрастания предопределило необходимость выделения здесь 12 специальных лесных районов, в 10 из которых осуществляется заготовка древесины. Применяются как сплошные, так и выборочные способы рубок. Основной объем лесозаготовок приходится на Дальневосточный таежный район и составляет 8.9 млн м³, преимущественно сплошно-лесосечными рубками. Выборочные рубки до 3.5 млн м³ древесины преобладают в Приамурско-Приморском хвойно-широколиственном районе. В Камчатском таежном, Забайкальском лесостепном и Алтае-Саянском горно-таежном лесных районах заготовка древесины ведется в незначительных объемах, только для собственных нужд населения. В настоящее время из-за существенного истощения эксплуатационных лесов динамика заготовки древесины на территории Дальневосточного федерального округа имеет тенденцию к снижению.

Ключевые слова: лесные районы, сплошные и выборочные рубки, эксплуатационные леса, заготовка древесины.

DOI: 10.15372/SJFS20230207

ВВЕДЕНИЕ

Дальний Восток занимает огромную территорию на стыке северо-восточной части Азиатского материка и Тихого океана. Протяженность его почти 4.5 тыс. км, от Чукотки до Приморского края, вдоль северо-западного побережья Тихого океана и его морей. Для такого обширного района характерны природные контрасты, обусловленные вытянутостью в широтном направлении, сложным горным рельефом, влиянием морей, омывающих берега дальневосточной окраины.

Первые упоминания о дальневосточных лесах относятся к середине XVII в. с походов И. Ю. Москвина, А. Горелого, М. В. Стадухина,

В. Д. Пояркова, Е. П. Хабарова, В. Атласова к восточным окраинам Евразии. Большой вклад в изучение растительности внесли Первая и Вторая Камчатская экспедиции под руководством Витуса Беринга, лесоустроительная экспедиция А. Ф. Будищева, А. Ф. Миддендорфа, А. А. Строгого, Б. А. Ивашкевича и др. (Леса..., 1969).

Изучением кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока занимались Б. А. Ивашкевич, К. П. Соловьев, Б. П. Колесников, В. Н. Корякин, темнохвойной елово-пихтовой формации – В. А. Розенберг, Ю. И. Манько, В. Т. Чумин, Б. С. Петропавловский и др. исследователи. Работы по систематике, биологическим и лесоводственным свойствам лиственницы (*Larix* Mill.) и лиственничных лесов

проводили В. Н. Сукачев, Н. В. Дылис, В. А. Недолужко, В. М. Урусов, Г. В. Гуков и др. (Леса..., 2000).

Дальневосточный федеральный округ (ДФО) считается одним из крупнейших лесных регионов Российской Федерации. Здесь сосредоточены большие запасы лесных ресурсов. Леса ДФО представлены преимущественно хвойными породами, среди которых до 56 % составляют лиственничники. Наиболее ценными считаются кедрово-широколиственные леса, растущие только на юге региона, там же произрастают сложносоставные леса с преобладанием дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch ex Ledeb.), липы амурской (*Tilia amurensis* Rupr.) и ясеня маньчжурского (*Fraxinus mandshurica* Rupr.). Здесь сосредоточены основные запасы дубовых лесов Российской Федерации – около 80 %. Основная часть лесов относится к горным, произрастая большей частью на мелких каменистых почвах. Горные леса здесь являются не только сырьевым ресурсом, но и основным экологическим стабилизирующим фактором природных комплексов региона. Лесистость территории крайне неравномерная, возрастает с продвижением с северо-востока на юго-запад и колеблется от 8 % на Чукотке до 75 % в Приморском крае.

Основные объемы заготовки древесины осуществляются преимущественно в трех лесных районах – Дальневосточном таежном, Приамурско-Приморском хвойно-широколиственном и Байкальском горном, в объеме около 12 млн м³/год.

Цель исследования заключалась в выявлении лесоводственных особенностей и видов рубок в каждом лесном районе ДФО.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА РАБОТ

Объектами исследования служили лесные районы Дальнего Востока, в которых осуществляется заготовка древесины. Характеристика условий произрастания в пределах лесного района составлялась в соответствии с Приказом МПР от 18.08.2014 № 367 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации» (2014).

В основу исследований положены изучение основных показателей насаждений по материалам государственного лесного реестра, статистических отчетных материалов лесного хозяйства (12-ОИП, лесные планы) для установления

общей площади лесов, площади покрытой лесной растительностью, лесистости территории и др. Объем заготовки древесины по всем видам рубок определялся по материалам ежегодной отчетности лесничеств в пределах лесного района.

Информация о применяемой лесозаготовительной технике и технологиях лесосечных работ получена путем анкетирования крупных, средних и мелких предприятий, ведущих свою деятельность в каждом из лесных районов. Использовались также данные, полученные А. П. Ковалевым (2004) при исследованиях в лесах Дальнего Востока.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Лесоводственные особенности лесного фонда ДФО, согласно Приказу Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 18.08.2014 № 367 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации» (2014), позволили сформировать 12 самостоятельных лесных районов с присущими им характерными условиями произрастания насаждений и климатическими показателями окружающей природной среды. В статье рассматриваются 10 лесных районов ДФО, где заготавливалась древесина (рис. 1).

В двух лесных районах – Дальневосточный район притундровых лесов и редкостойной тайги и Восточно-Сибирский район притундровых лесов и редкостойной тайги – промышленные рубки не проводятся. Общий допустимый объем изъятия древесины составляет 92.0 млн м³, из которых при выборочных рубках возможно заготавливать чуть более 14 %. Рубки ухода и санитарные рубки в лесах Дальнего Востока проводятся в незначительных объемах, поскольку эти объемы связаны с плановыми показателями лесничеств.

Наиболее значимыми являются широколиственно-хвойные леса, входящие в Приамурско-Приморский хвойно-широколиственный и Дальневосточный лесостепной лесные районы, схожие по составу лесной растительности, представленной преимущественно хвойно-широколиственными и твердолиственными лесами (Ковалев и др., 2020а, б). Здесь сосредоточены самые производительные и богатые по видовому составу насаждения. Несмотря на то что в значительной степени их ресурсы истощены условно-сплошными рубками и перерубами расчетной лесосеки, эти леса сохранили свой

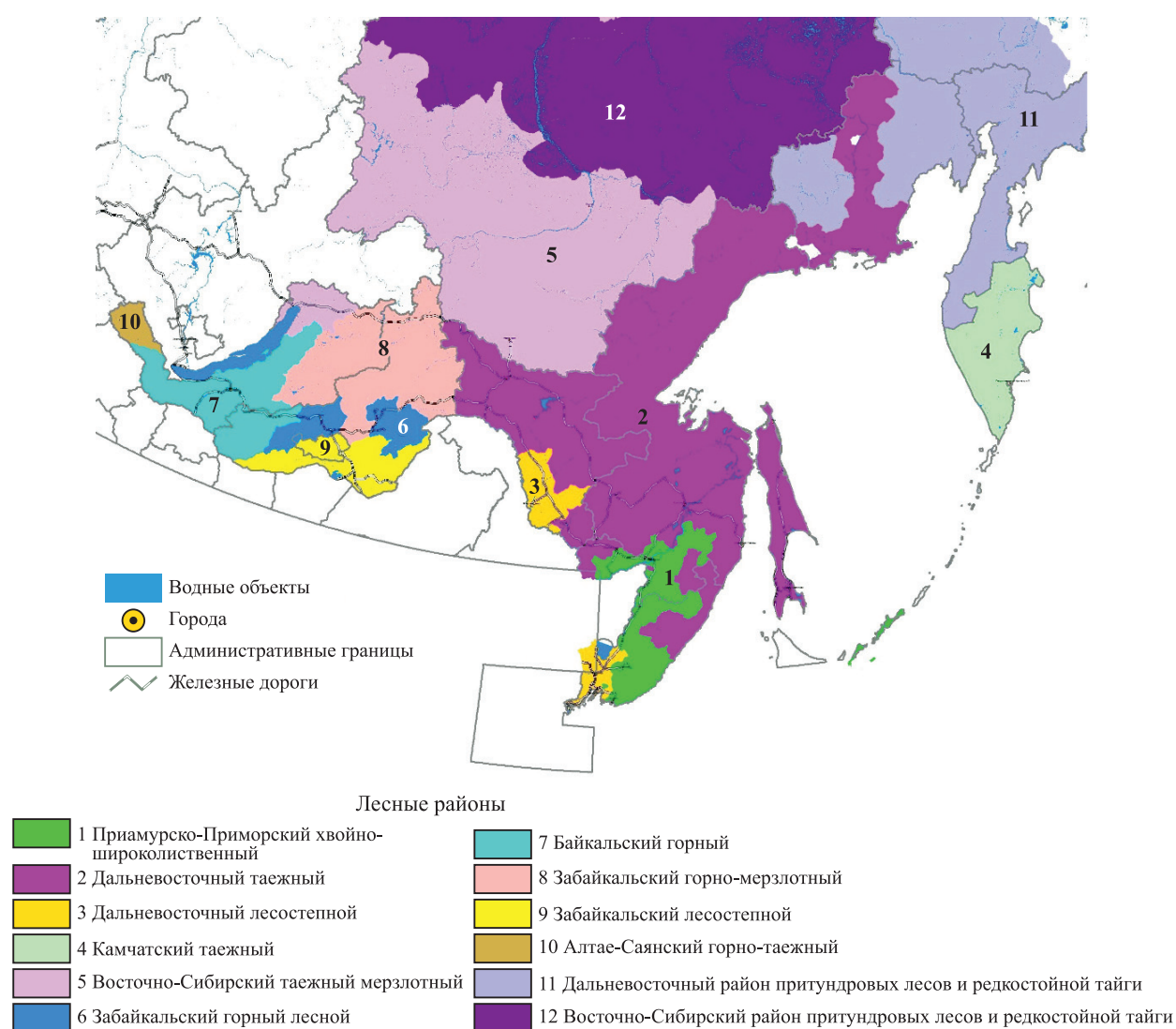


Рис. 1. Лесные районы Дальневосточного федерального округа.

промышленный потенциал. В них сконцентрировано более 60 % эксплуатационных запасов твердолиственных пород России. Преобладают хвойно-широколиственные леса, которые представляют собой уникальную группу лесных формаций, сложенных многопородными фитоценозами с вертикальной сомкнутостью древесно-кустарниковых ярусов (табл. 1).

Значительная часть хвойно-широколиственных лесов являются производными от кедрово-широколиственных или чернопихтово-широколиственных формаций, представляя собой заключительную стадию естественного распада кедровников из кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) и чернопихтарников из пихты цельнолистной (*Abies holophylla* Maxim.) или производные группировки, возникшие в результате подневольного-выборочных и условно-сплошных рубок. Леса почти полно-

стью освоены и нередко пройдены рубками многократно.

В настоящее время обширные пространства, некогда занимаемые кедрово-широколиственными лесами, представлены хвойно-лиственными и лиственными насаждениями. Здесь преобладают кедрово-широколиственная, елово-широколиственная, лиственнично-широколиственная, ясеневое-ильмовая, дубовая, желтоберезовая, кленово-липовая, мягколиственная (белоберезовая, осиновая, тополевая) хозяйственные секции. Общая площадь лесов этих лесных районов составляет 18,4 млн га, из них эксплуатационные – 72 %, остальные отнесены к защитным, средняя лесистость районов – 88 %.

Для хвойно-широколиственного и лесостепного лесных районов преимущественно предлагаются выборочные способы рубок умеренной и средней интенсивности – 15–40 % от исходного

Таблица 1. Характеристика лесных районов Дальнего Востока

Лесной район	Общая площадь лесов, тыс. га	Распределение площади лесов по их целевому назначению, тыс. га			Площадь, покрытая лесной растительностью, тыс. га	Общий запас древесины, млн м³	Лесистость территории, %
		защитные	эксплуатационные	резервные			
Приамурско-Приморский хвойно-широколиственный	15535.44	4247.40	11288.04	0.0	13856.78	1928.8	89.2
Дальневосточный таежный	135186.15	18486.13	85808.72	30891.3	91357.04	8178.5	67.6
Дальневосточный лесостепной	2922.6	833.9	2088.7	0.0	2294.5	198.9	78.5
Восточно-Сибирский таежно-мерзлотный	110584.97	5116.90	53261.2	52206.87	90727.37	7304.5	82.0
Камчатский таежный	16159.0	4622.2	2746.1	8790.7	9594.8	654.5	59.4
Забайкальский лесостепной	2103.2	397.5	1705.7	0.0	1754.7	155.2	83.4
Байкальский горный	18279.3	10356.8	7922.5	0.0	15245.7	1879.7	83.4
Забайкальский горно-мерзлотный	27923.7	2097.6	16766.0	9060.1	22641.1	1720.5	81.1
Забайкальский горный лесной	9903.6	1353.7	8475.8	74.1	9108.1	821.1	92.0
Алтае-Саянский горно-таежный	3577.7	1234.5	292.1	2051.1	1882.4	234.3	52.6
Дальневосточный притундровых лесов и редкостойной тайги	49323.6	28811.4	20512.2	0	10675.4	191.3	21.6
Восточно-Сибирский притундровых лесов и редкостойной тайги	146935.1	29151.4	41849.8	75933.9	66897.4	1665.6	45.5
И т о г о ...	538434.36	106709.43	252716.86	179008.07	336035.29	24932.9	

запаса (Лесной кодекс, 2006). Их доля составляет 77 % от общего объема рубок в спелых и перестойных древостоях. Рубки ухода и санитарные рубки в этих двух лесных районах практически не ведутся. В основном все эксплуатационные леса переданы в аренду (рис. 2).

На заготовке древесины в хвойно-широколиственных лесах преобладают традиционные технологии лесосечных работ на базе трелевочных тракторов с чокерной оснасткой и валкой деревьев бензомоторными пилами. В простых по составу лесах таежного типа используются харвестеры и форвардеры.

Наиболее обеспечен лесными эксплуатационными ресурсами Дальневосточный таежный лесной район. Здесь сосредоточен основной объем древесины на Дальнем Востоке. Общая площадь лесов составляет 135.2 млн га, из них на эксплуатационные приходится 63 %, защитные – 23 %, остальное составляют резервные леса. Основными объектами лесозаготовки являются хвойные елово-пихтовые и лиственные леса, в которых объем лесозаготовок свыше 6 млн м³ древесины в год, преимущественно при сплошных рубках (Алексеев, 2012). В то же время основным условием, обеспечивающим успешное воспроизводство горных разновозрастных елово-пихтовых лесов,

является проведение добровольно выборочных или длительно-постепенных рубок. В мягколиственном хозяйстве, представленном в основном белоберезовыми лесами, заготавливается около 1.0 млн м³ древесины/год. В этом лесном районе выборочные рубки не превышают 23 % в основном при заготовке лиственной и твердолиственной древесины, а также при проведении рубок на крутых горных склонах (табл. 2).

Рубки ухода и санитарные рубки также проводятся в небольшом объеме. Здесь используется практически весь спектр лесозаготовительной техники и технологий лесосечных работ. Основным объемом заготовки приходится на технологии на базе харвестеров и форвардеров, также широко применяются традиционные технологии на базе трелевочных тракторов с чокерной оснасткой и валкой деревьев бензомоторными пилами.

Необходимо отметить широкое использование валочно-пакетирующих машин и самоходных канатных установок в отдельных лесничествах лесного района.

Основные лесообразующие породы в Камчатском таежном районе из хвойных – ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière), лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen), камчатская (*L. kamtschatica* (Rupr.) Carrière), из твердолиственных – береза камен-

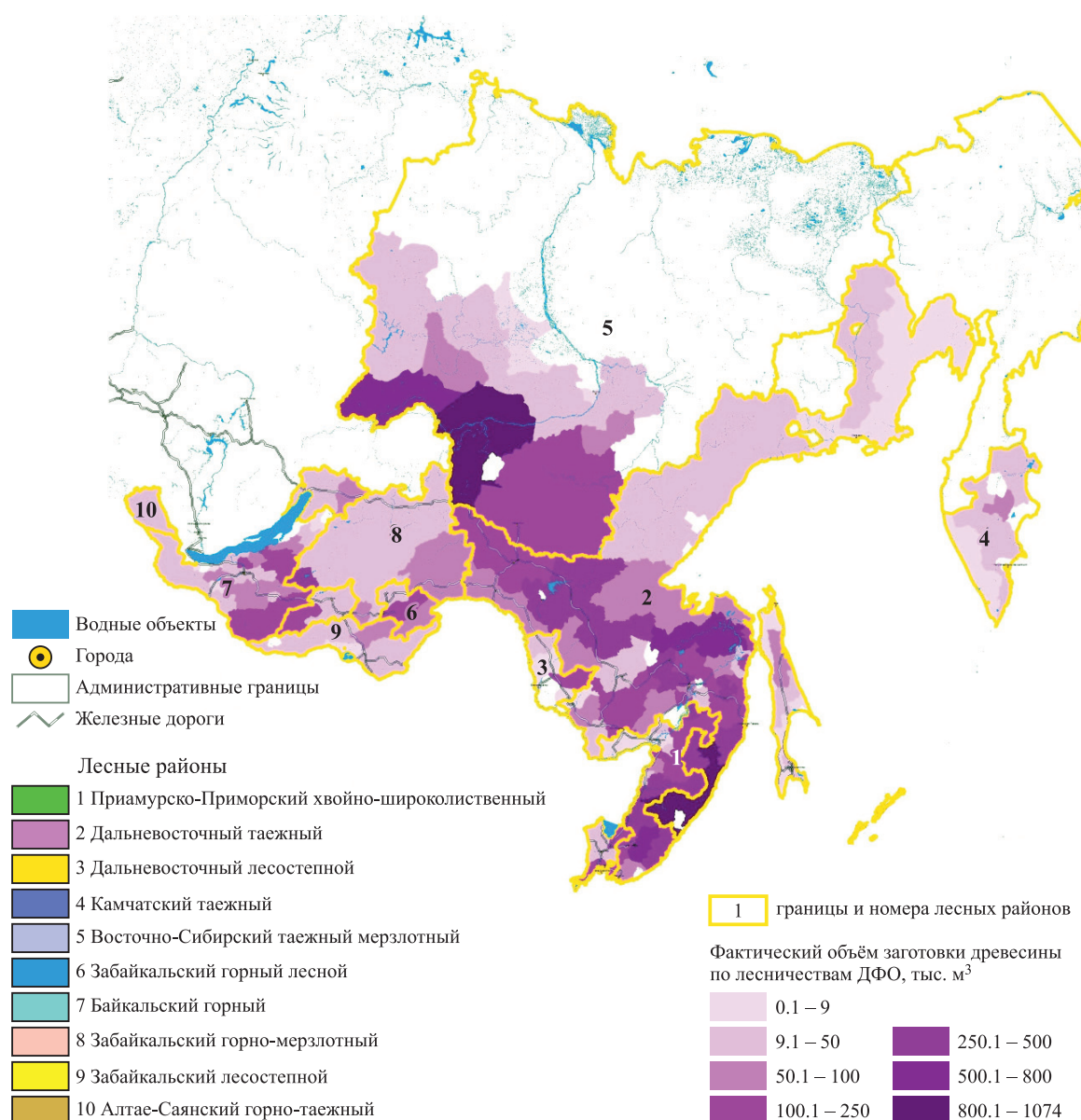


Рис. 2. Распределение объемов заготовки древесины по лесничествам ДФО.

ная (*Betula ermanii* Cham.), из мягколиственных – береза белая камчатская (*Betula kamtschatica* (Regel) C.-A. Jansson ex V. N. Vassil.), тополь душистый (*Populus suaveolens* Fisch.), ива древовидная (*Salix arbuscula* L.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench.). Преобладают простые по составу одновозрастные лиственничные леса.

Общая площадь лесов составляет 16.2 млн га, из них на резервные леса приходится 54 %, защитные – 29 %, остальное – на эксплуатационные леса.

Заготовка древесины осуществляется в незначительных объемах, для собственных нужд граждан, так как большая часть лесов относится к резервным.

Годовой объем заготовки не превышает 65 тыс. м³ и ведется для внутреннего потребления в регионе, преобладают выборочные рубки.

Применение сплошнолесосечных рубок ограничено из-за высокого защитного значения лесов края, они не должны проводиться на склонах крутизной более 16°. Рубки ухода и санитарные рубки в лесном районе практически не проводятся (Вакуленко, Ефремов, 1989).

Забайкальский край представлен Забайкальским горно-мерзлотным, Забайкальским горным, Забайкальским лесостепным лесными районами с довольно различными и сложными лесорастительными условиями. Более 50 % лесов отнесено к горным. Преобладают насаждения, образованные сосной обыкновенной

Таблица 2. Объем заготовки древесины в 2021 г. по всем видам рубок, тыс. м³

Лесные районы	Расчетная лесосека	Рубки спелых и перестойных насаждений			Итого в спелых и перестойных древостоях	Рубки ухода			Санитарные рубки	Рубки для создания инфраструктуры	Всего	Преобладающая техника на лесозаготовках
		сплошные	выборочные			проходные и прореживания	итого					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Приамурско-Приморский хвойно-широколиственный	10902.3	1014.6	3447.9	4462.5	137.3	141.6	0.2	128.4	4732.7	ТТ-4+ бензопилы		
Дальневосточный лесостепной	1159.9	156.7	141.8	298.5	2.7	3.8	11.3	7.8	321.4	То же		
Дальневосточный таежный	51327.1	6850.7	2096.2	8946.9	66.1	68.9	65.2	624.2	9705.2	Харвестеры, форвардеры, ТТ-4 + бензопилы, ВПМ		
Забайкальский горный лесной	7437.8	777.9	11.4	789.3	2.6	7.0	138.1	46.7	981.1	То же		
Забайкальский горно-мерзлотный	5524.7	495.3	26.6	521.9	5.1	10.3	45.6	230.4	808.3	»		
Камчатский таежный	2016.6	99.7	31.0	130.7	0.0	0.0	2.2	6.7	139.6	ТТ-4, ЛХТ-55, ДТ-75		
Восточно-Сибирский таежно-мерзлотный	707.9	643.3	5.8	649.1	1.3	2.0	59.7	553.9	1264.7	Харвестеры, форвардеры, ТТ-4 + бензопилы		
Забайкальский лесостепной	1859.8	173.5	0.4	173.9	0.4	0.4	75.8	15.0	265.1	То же		
Байкальский горный	11145.4	1144.6	472.7	1617.3	284.3	407.1	80.1	20.1	2124.6	»		
Алтае-Саянский горно-таежный	72.0	28.6	0.0	28.6	0.0	0.0	0.0	0.0	28.6	»		
Итого ...	92153.5	11384.9	6233.8	17618.7	499.8	641.1	478.2	1633.2	20371.3			

(*Pinus sylvestris* L.) с лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), как чистые (до 40 %), так и смешанные насаждения. На высоких отметках в западной части района произрастают сосна сибирская кедровая (кедр сибирский) (*Pinus sibirica* Du Tour) с лиственницей, пихтой и елью. На севере по долинам обширные площади занимают ерники. Днища речных долин представляют собой лесостепь, чередующуюся со степями и остепененными лесами (Лесной план Забайкальского края..., 2019).

Как в сосновых, так и в лиственничных насаждениях наиболее распространены горные типы леса – рододендроновые, брусничные, разнотравные.

Общая площадь лесов данных лесных районов составляет 39,9 млн га, из них на эксплуатационные леса приходится 67 %, резервные – 23 %, остальное на защитные леса.

В лесных районах Забайкальского края в основном применяются сплошно-лесосечные рубки, на их долю приходится более 95 % от общего числа всех видов рубок. Из выборочных рубок, на которые приходится чуть более 1 %, проводятся равномерно-постепенные. Рубки ухода осуществляются только в виде прореживания и проходных рубок.

В целом для Забайкальского края характерна равномерность заготовки древесины по лесничествам, что свидетельствует о значительной доли потребления древесины для собственных нужд. В отдельных лесничествах леса переданы в аренду лесозаготовительным компаниям. Применяются технологии заготовки древесины на базе харвестеров и форвардеров, меньший объем (до 25 %) заготавливается традиционными технологиями на базе трелевочных тракторов с чокерной оснасткой и валкой деревьев бензомоторными пилами, используются также сельскохозяйственные тракторы на транспортировке древесины из лесосеки.

В лесной растительности в Восточно-Сибирском таежно-мерзлотном районе в основном преобладает лиственница Гмелина, которая является главной лесобразующей породой региона (Лесной план Республики Саха..., 2019). На юге лесного района кроме лиственницы встречаются насаждения из сосны и кедра, которые в большей степени отнесены к защитным лесам. Общая площадь лесов, входящих в район, составляет 110,6 млн га, из них эксплуатационные – 48 %, резервные – 47 млн га, остальное – защитные. Объем заготовки древесины в год составляет 650 тыс. м³, в основном при

сплошнолесосечных рубках. Заготовка древесины сконцентрирована преимущественно в двух лесничествах – Олекминском и Ленском, граничащих с Иркутской областью, куда и осуществляется вывозка древесины. В районе большой объем заготовки древесины производится для создания объектов инфраструктуры, почти равный объему заготовки в спелых и перестойных древостоях. Применяются технологии заготовки древесины на базе харвестеров и форвардеров, традиционные технологии на базе трелевочных тракторов с чокерной оснасткой и валкой деревьев бензомоторными пилами, а также сельскохозяйственные трактора при трелевке.

Лесорастительные условия Байкальского горного и Алтае-Саянского горно-таежного лесных районов чрезвычайно разнообразны из-за сложного горного рельефа, и значительно высоких отметок над уровнем моря.

Основными лесобразующими древесными породами являются сосна обыкновенная, лиственницы сибирская, Гмелина и Чекановского (*Larix czekanowskii* Szafer). Довольно обширные площади нагорья занимает кедр сибирский, произрастающий с елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Пояс с преобладанием кедра сибирского занимает высоты с 1200 м. Вершины нагорья заняты гольцовым поясом, покрытым кедровостланиковыми (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.) зарослями.

Горные леса района имеют высокое защитное значение, так как они входят в бассейн и зону охраны оз. Байкал. Лесопользователи обязаны осуществлять щадящий режим использования лесов. Доля выборочных рубок составляет 29 % от объема заготовки древесины в спелых и перестойных древостоях. Значительная часть древесины заготавливается при рубках ухода – 19 % от общего объема. В лесном районе действует несколько лесозаготовительных компаний, а также Селенгинский целлюлозно-картонный комбинат, который является арендатором лесного фонда. Применяются технологии заготовки древесины на базе харвестеров и форвардеров, традиционные технологии на базе трелевочных тракторов с чокерной оснасткой, а также сельскохозяйственные трактора.

ВЫВОДЫ

Особенности строения, структуры и возобновления лесов Дальнего Востока, своеобразные климатические и лесорастительные условия

обосновано определили здесь наличие 12 лесных районов. Преобладающие виды древесной растительности (более 70 %) относятся к хвойному хозяйству. Большинство площадей занято лиственничниками (около 50 %), далее идут ельники (21 %), сосняки (12 %), кедровники (11 %) и хвойно-лиственные древостои.

Основные объемы заготовки древесины приходятся на Дальневосточный таежный, Приамурско-Приморский хвойно-широколиственный и Байкальский горный районы. Выборочные рубки преобладают только в Приамурско-Приморском хвойно-широколиственном лесном районе, при них заготавливается более 75 % древесины. Сплошнолесосечные рубки проводятся в этом лесном районе в основном в простых по составу древостоях. В Дальневосточном таежном лесном районе при выборочных рубках заготавливается менее 23 % древесины. Кроме добровольно-выборочных рубок применяются длительно-постепенные и равномерно-постепенные. Для елово-пихтовых лесов данного лесного района есть значительный потенциал увеличения доли длительно-постепенных рубок при заготовке древесины. В Камчатском таежном районе, Забайкальском лесостепном и Алтае-Саянском горно-таежном лесных районах заготовка древесины ведется в незначительных объемах, для собственных нужд населения.

Рубки ухода последние 5 лет играют незначительную роль как при заготовке древесины, так и при формировании молодняков, за исключением Байкальского горного лесного района, где заготавливается значительный объем древесины – 407.1 тыс. м³/год, из них 47 % приходится на проходные рубки.

В целом на Дальнем Востоке отмечается снижение доли выборочных рубок при заготовке древесины. В условиях экономической нестабильности лесозаготовительные компании стре-

мятся максимально снизить затраты на заготовке древесины, используя при этом преимущественно наиболее ценные крупные экспортные сортаменты, что в принципе не противоречит цели внедрения выборочных рубок, но при этом требует жесткое административное регулирование.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А. Ю. Проблемы заготовки древесины в разновозрастных лесах Дальнего Востока // Лесн. вестн. 2012. № 1 (84). С. 47–51.
- Вакуленко В. В., Ефремов Д. Ф. Временные рекомендации по способам рубок главного пользования в еловых лесах Камчатки. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1989. 24 с.
- Ковалев А. П. Эколого-лесоводственные основы рубок в лесах Дальнего Востока. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2004. 270 с.
- Ковалев А. П., Алексеев А. Ю., Лашина Е. В. Концептуальные основы ведения лесного хозяйства в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока – ареале обитания амурского тигра // Лесохоз. информ. 2020а. № 4. С. 72–77.
- Ковалев А. П., Алексеев А. Ю., Лашина Е. В., Качанова Т. Г. О необходимости смены приоритетов при рубках в производных кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока // Сиб. лесн. журн. 2020б. № 2. С. 3–13.
- Леса Дальнего Востока / отв. ред. А. С. Агеев. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 389 с.
- Леса и лесное хозяйство Хабаровского края: Очерки, воспоминания, статьи / под ред. А. К. Данилина. Хабаровск: Хаб. кн. изд-во, 2000. 416 с.
- Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 26.03.2022). М., 2006.
- Лесной план Забайкальского края на период 2019–2028 гг. Чита, 2019. <https://docs.cntd.ru/document/550332895>.
- Лесной план Республики Саха (Якутия) на период 2019–2028 гг. Якутск, 2019. <https://docs.cntd.ru/document/570766018>.
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 18.08.2014 № 367 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации». М.: МПР РФ, 2014.

OPERATIONAL FEATURES OF THE FAR EAST FORESTS

E. V. Lashina

Far East Research Institute of Forestry

Volochaevskaya str., 71, Khabarovsk, 680020 Russian Federation

E-mail.ru: lena_blednyh@mail.ru

Forest area of the Far East reaches almost 50 % of the forest area of the Russian Federation. The share of the operational forest fund accounts for about 50 %, the rest are protective, protected, low-density, near-tundra and reserve forests. Most of the operational forests have been developed. The permissible volume of wood withdrawal is 92.0 million m³. Moreover, it is planned to harvest only 14 % by selective logging, the rest of the wood is planned to harvest by clear cuts. Care felling and forest health improving felling in the forests of the Far East are carried out in insignificant volumes. Timber harvesting during the creation of infrastructure facilities is organized mainly in subjects with a developed mining industry. The high diversity of forests and the differences in their growing conditions determined the need to allocate 12 special forest areas here, in 10 of which timber harvesting is carried out. Both continuous and selective logging methods are used. The main volume of logging take place on the Far Eastern taiga region and amounts 8.9 million m³, mainly by continuous logging. Selective logging of up to 3.5 million m³ of wood prevails in the Amur-Primorsky coniferous-deciduous area. In the Kamchatka taiga, Trans-Baikal forest-steppe and Altai-Sayan mountain-taiga forest areas, timber harvesting is carried out in insignificant volumes, only for the own needs of the population. Currently, due to the significant depletion of operational forests, the dynamics of timber harvesting in the Far Eastern Federal District tends to decrease.

Keywords: *forest regions, clear and selective cuttings, operational forests, timber harvesting.*

How to cite: *Lashina E. V. Operational features of the Far East forests // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 56–64 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 582.632.1+674.031.632.13

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ РОДА *Betula*

С. О. Медведева, О. Е. Черепанова

Ботанический сад УрО РАН

ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144

E-mail: so.medvedeva@gmail.com, botgarden.olga@gmail.com

Поступила в редакцию 28.07.2022 г.

Род береза (*Betula* L.) включает около 60 видов, а также подвиды и разновидности, широко представленные в Северном полушарии. Понимание систематики и эволюции этой таксономически неоднородной группы имеет большое практическое значение, так как многие виды берез активно используются в различных отраслях промышленности, в проектах по восстановлению нарушенных земель и лесных массивов. Род береза считается одним из самых сложных среди покрытосеменных. Таксономия берез пересматривалась неоднократно, однако систематическое положение многих представителей этого рода и сегодня уточняется. Несмотря на многочисленные исследования, в систематике и филогении берез остается много нерешенных вопросов. Основные причины этого – высокая изменчивость фенотипических признаков, полиплоидия, а также интенсивная и широко распространенная гибридизация, затрудняющая идентификацию видов. Целью статьи является анализ состояния таксонов рода береза. Рассматриваются особенности интрогрессивной гибридизации берез, происхождение некоторых видов, систематизируются результаты нескольких молекулярных филогений, выполненных на основе различных хлоропластных и ядерных маркеров, а также приводятся представители березы, таксономическое положение которых не подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями и требует дополнительного изучения природных популяций с использованием молекулярных маркеров. Для определения взаимоотношений между видами берез используются различные методы: классический анализ морфологии, анализ числа хромосом и молекулярно-генетические. Одной группы методов оказывается недостаточно для четкого определения систематического положения некоторых представителей рода береза, поэтому подход к таксономии и филогении берез должен быть комплексным с применением различных современных методов, дополняющих друг друга.

Ключевые слова: береза, филогенетическое дерево, гибридизация, таксономический обзор, молекулярные маркеры, молекулярная филогения.

DOI: 10.15372/SJFS20230208

ВВЕДЕНИЕ

Род береза (*Betula* L.) содержит древесные и кустарниковые формы, встречающиеся в Северном полушарии от субтропиков до Арктики, населяющие различные экотопы, включая болота, высокогорья, тундры. Хотя многие представители этого рода широко распространены (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), для некоторых видов рода характерен узкий ареал и небольшие по численности популяции (*B. megrelica* Sosn., *B. klokovii* Zaver., *B. gynoterminalis* Y. C. Hsu and C. J. Wang, *B. globispica* Shirai) (IUCN..., 2023).

Данный род – один из самых сложных среди покрытосеменных. Виды березы, характеризу-

ются высокой изменчивостью фенотипических параметров. Кроме того, они известны интенсивной и широко распространенной гибридизацией, что затрудняет филогенетические исследования и последующую идентификацию видов (Ashburner, McAllister, 2013).

Понимание таксономии и эволюционных процессов этого рода имеет большое значение, так как большинство видов березы активно используются в различных отраслях промышленности, обладают яркими фенотипическими признаками, высоким фармакологическим потенциалом и играют важную экосистемную роль (Ashburner, McAllister, 2013). Березы быстро растут и легко адаптируются к изменяющимся

условиям окружающей среды. Белокорые березы, в частности, относятся к пионерным видам, способным быстро заселять вырубленные и сгоревшие лесные площади. Предотвращая эрозию почвы, они создают условия для восстановления лесного покрова. Многие березы способны возобновляться на бедных песчаных и болотистых почвах, занимая экологические ниши, непригодные для других древесных видов (Shaw et al., 2014).

Вышеизложенное свидетельствует о большом потенциале использования берез в лесовосстановительных работах после пожаров и рубок, в рекультивации промышленных территорий, а также в стабилизации существующих экосистем. Ассортимент промышленно и экологически ценных берез может быть обогащен за счет результатов селекционных работ по меж- и внутривидовой гибридизации. Селекция берез предполагает наличие достоверной информации о филогенетических и систематических взаимоотношениях видов. Эта информация также полезна для разработки мероприятий по защите исчезающих видов рода береза.

В последние десятилетия предпринимались различные попытки прояснить сложную систематику берез с использованием как морфологического, так и молекулярного подходов. Несмотря на это, значительное количество вопросов остается нерешенным и требует дополнительных исследований.

Цель статьи – анализ состояния таксонов рода *Betula*, выявление сложностей систематизации берез и их причин, а также обобщение результатов нескольких молекулярных филогений, проясняющих родственные отношения между видами.

ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИИ РОДА *Betula*

Род береза относится к семейству березовые (*Betulaceae*), которое включает 6 родов: ольха (*Alnus* Mill.), береза, граб (*Carpinus* L.), лещина (*Corylus* L.), хмелеграб (*Ostrya* Scop.) и остроопсис (*Ostryopsis* Decne.) (Furlow, 1990; Bousquet et al., 1992). При этом береза – самый крупный и таксономически сложный род в этом семействе и включает, по данным К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013), около 65 видов и подвигов, согласно Всемирному контрольному списку избранных семейств растений (World checklist..., 2021) – 59 видов, по оценке И. Ю. Коропачинского (2013; Коропачинский, 2013) – 120 видов. В Международном индексе названий растений

(International Plant Names Index, 2021) зарегистрировано 495 названий растений, принадлежащих роду береза.

Первые монографии по березам были написаны С. Шпахом (Spach, 1843), а затем Э. Регелем (Regel, 1861, 1865), который разделил этот род на подроды *Betulaster* и *Eubetula*. Подрод *Betulaster* включал только одну секцию – *Acuminatae* (*B. cylindrostachya* Wall. ex Lindl., *B. alnoides* Buch. – Ham., *B. maximowicziana* Regel), подрод *Eubetula* – шесть секций: *Costatae* (*B. schmidtii* Regel, *B. nigra* L., *B. ermanii* Cham., *B. grossa* Siebold & Zucc., *B. utilis* D. Don, *B. corylifolia* Griff.), *Lentae* (*B. lenta* L., *B. alleghaniensis* Britton), *Nanae* (*B. nana* L., *Betula michauxii* Spach, *B. glandulosa* Michx., *B. pumila* L., *Betula humilis* Marshall), *Albae* (*B. alba* L. в широком смысле с 9 подвидами и *B. microphylla* Bunge), *Fruticosae* (*B. fruticosa* Pall., *B. middendorffii* Trautv. & C. A. Mey.) и *Dahuricae* (*B. dahurica* Pall.). Данная классификация по большей части основывалась на вегетативных признаках растений (таких как размер и форма листьев, окраска ствола и форма ветвей) (Regel, 1861, 1865). Работы Е. Regel (1861, 1865) послужили отправной точкой для многочисленных попыток определить секции или подроды и отношения между видами внутри рода *Betula* на основе морфологии, биохимических признаков и числа хромосом (Winkler, 1904; Комаров, 1936; Pawlowska, 1983; De Jong, 1993; Keinänen et al., 1999; Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013; Kuneš et al., 2019).

Р. С. De Jong (1993) на основании различных морфологических вегетативных и генеративных признаков (таких как кора, листья и плоды) предложил разделить род *Betula* на 5 подродов: *Betulenta*, *Betulaster*, *Neurobetula*, *Betula* и *Chamaebetula*. Он высказал предположение, что виды подрода *Betulenta* (например, *B. alleghaniensis* и *B. lenta*) наиболее тесно связаны родственными отношениями с предковыми березами эоцена.

Подрод *Betulaster* (например, *B. maximowicziana*) и подрод *Neurobetula* (например, *B. ermanii* и *B. schmidtii*), который представляет собой довольно разнородную и отчасти искусственно созданную группу, считались близкородственными подроду *Betulenta*.

Гомогенный подрод *Betula* (например *B. pendula*, *B. papyrifera* Michx., *B. platyphylla* Sukaczew, *B. populifolia* Marshall, *B. pubescens*, and *B. resinifera* Royle) и *Chamaebetula* (например *B. fruticosa*, *B. nana* и *B. humilis*), согласно

его монографии, произошли от предков, связанных с подродом *Neurobetula* (De Jong, 1993).

Большой вклад в изучение и разработку систематики рода *Betula*, особенно видов, произрастающих на территории Сибири и Дальнего Востока, внес М. А. Шемберг (1984, 1987, 1992). Он выделял следующие виды берез, произрастающие на территории Сибири: *B. davurica*, *B. ermanii* (с подвидом *Betula ermanii* subsp. *lanata* (Regel) A. K. Skvortsov) *B. microphylla*, *B. pendula*, *B. alba*, *B. fruticosa* (с подвидами *Betula fruticosa* subsp. *fusca* (Pall. ex Georgi) M. Schemberg, *Betula fruticosa* subsp. *montana* Shemberg), *B. divaricata*, *B. nana* (с подвидами *Betula nana* subsp. *exilis* (Sukachev) Hultén, *Betula nana* subsp. *rotundifolia* (Spach) Malyshev) (Шемберг, 1992).

Одна из наиболее тщательно проработанных классификаций рода *Betula* была предложена А. К. Скворцовым (2002). Она опирается на имеющиеся литературные данные, широкий спектр морфологических признаков (оценивались листья, кора, сережки и семена), а также на описание образцов, собранных в ботанических садах и природных местообитаниях (дополнительно учитывался ареал распространения). Эта классификация включает 4 подрода и 8 секций: подрод *Asperae* (секции *Asperae* (*B. schmidtii*, *Betula fargesii* Franch., *Betula potaninii* Batalin, *Betula calcicola* (W. W. Sm.) P. C. Li, *Betula chichibuensis* Hara), *Chinenses* (*Betula chinensis* Maxim., *Betula delavayi* Franch., *B. globispica*) и *Lentae* (*B. lenta*, *B. alleghaniensis*, *B. grossa*, *Betula insignis* Franch., *Betula medwediewii* Regel), подрод *Betula* (секции *Acuminatae* (*B. alnoides*, *B. cylindrostachya*, *Betula luminifera* H. J. P. Winkl., *B. maximowicziana*), *Apterocaryon* (*Betula michauxii* Spach, *B. fruticosa*, *Betula ovalifolia* Rupr., *B. glandulosa*, *B. nana*, *B. pumila*), *Betula* (*B. pendula*, *B. populifolia*, *B. alba*, *B. papyrifera*, *Betula occidentalis* Hook., *B. raddeana* Trautv., *Betula tianschanica* Rupr., *B. microphylla*), *Costatae* (*Betula costata* Trautv., *B. ermanii*, *Betula albosinensis* Burkill, *B. utilis*, *Betula jacquemontii* Spach), *Dahuricae* (*Betula davurica* Pall., *B. nigra*), подрод *Nipponobetula* (*B. corylifolia*) и подрод *Sinobetula* (*B. gynoterminalis*).

Филогенетическая схема рода *Betula*, предложенная А. К. Скворцовым (2002), представлена на рис. 1.

Согласно этой схеме, подрод *Betula* – самый молодой и происходит либо от подрода *Asperae*, либо, что более вероятно, от других, не сохранившихся предков (Скворцов, 2002).

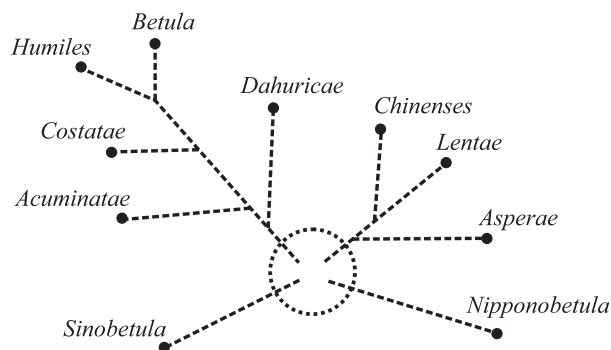


Рис. 1. Филогенетическая схема рода *Betula* (Скворцов, 2002).

Монография К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013) содержит классификацию р. *Betula*, выполненную на основе морфологических признаков (размер растения, листья, кора, сережки и семена), характеристик естественных местообитаний и экологии, а также плоидности видов.

Число хромосом различных видов берез значительно варьирует от $2n = 28$ до $2n = 168$ (например, $2n = 28$ – *B. platyphylla*, *B. pendula*, *B. populifolia*, *B. nana*, $2n = 56$ – *B. ovalifolia*, *B. microphylla*, and *B. pubescens*, $2n = 84$ – *B. delavayi*, *B. alleghaniensis*, *B. grossa*, and *B. raddeana*, $2n = 140$ – *B. globispica*, *B. medwediewii* Regel, and *B. insignis* Franch., $2n = 168$ – *B. megrellica*). Уровень плоидности является важным параметром, позволяющим отличить некоторые морфологически близкие виды, как, например, диплоидная *B. pendula* ($2n = 2x = 28$) и тетраплоидная *B. pubescens* ($2n = 4x = 56$); диплоидная *B. ashburneri* ($2n = 2x = 28$) и тетраплоидная *B. utilis* ($2n = 4x = 56$) (Wang et al., 2016). В результате обобщения всех морфологических данных и сведений о числе хромосом и ареале видов классификация р. *Betula*, предложенная К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013), включает 4 подрода и 8 секций: подрод *Acuminata* (секция *Acuminatae*), *Aspera* (секции *Asperae* и *Lentae*), *Betula* (секции *Apterocaryon*, *Betula*, *Costatae* и *Dahuricae*) и *Nipponobetula* (секция *Nipponobetula*). Секция *Asperae* далее разделена на подсекции *Asperae* и *Chinenses*. Эта классификация во многом согласуется с классификацией А. К. Скворцова (2002), но рассматривает вместо секции *Acuminatae* (подрод *Betula*) А. К. Скворцова (2002) подрод *Acuminata*. Секции *Asperae* и *Chinenses* А. К. Скворцова (2002) рассматриваются в ней как подсекции *Asperae*, *Chinenses* соответственно. Подрод *Sinobetula* не включен в эту классификацию, так как он был предложен А. К. Скворцовым (2002) на

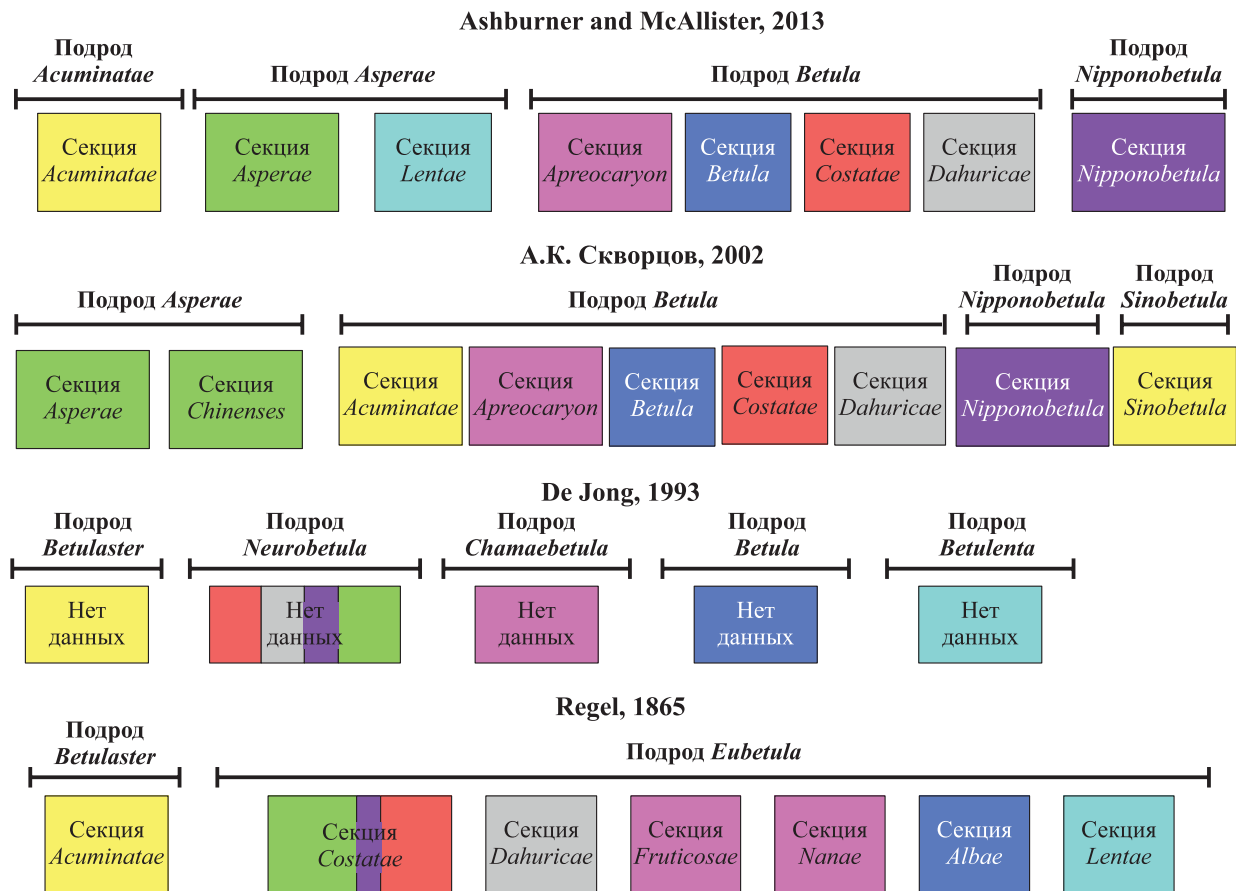


Рис. 2. Схемы классификации рода *Betula*. За основу взята классификация К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013).

Использованные в ней цвета применены к остальным классификациям и отражают видовой состав таксонов. Схема из нескольких цветов показывает соотношение видов из разных секций.

основании единичного образца и был помещен авторами в подсекцию *Asperae*. Первоначальный предок всех берез по этой классификации относится к подроду *Aspera*, секции *Lentae*, и эволюционные линии из этой секции дали начало другим группам видов (Ashburner, McAllister, 2013).

Таким образом, таксономия берез со времен Е. Regel (1861, 1865) претерпела значительные изменения (рис. 2). Первоначально в классификациях учитывались только основные параметры, описывающие габитус (размер растения, цвет ствола, размер и форма листьев).

Затем для разграничения видов стали рассматриваться дополнительные более мелкие признаки листа (такие как число жилок на листьях, длина черешка), соцветий и семян (мужские и женские сережки, чешуйки сережек, форма семян), а также экологические характеристики и, наконец, цитологические признаки (число хромосом).

Мы предполагаем, что таксономия берез будет развиваться и далее по мере формирования

базы молекулярно-генетических данных для представителей рода.

Следует отметить также, что морфологические признаки, положенные в основу классификаций рода *Betula*, часто недостаточны и ненадежны для определения видов из-за высокой фенотипической пластичности и интенсивной гибридизации берез (Tarieiev et al., 2021). Так, *B. pendula* и *B. pubescens* очень полиморфны и включают множество внутривидовых таксонов, которые были описаны в Европе и России в XIX–XX вв. как отдельные виды, например *B. carpatica* Waldst. & Kit. ex Willd., *B. petraea* Sy'kora, *B. obscura* Kotula ex Fiek, *B. atrata* Domin, *B. oycoviensis* Besser, *B. procurva* Litv., *B. litwinowii* Doluch., *B. karagandensis* V. N. Vassil., *B. korshinskyi* Litv., *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti и др. Для этих берез до сих пор нет ясности, являются ли они отдельными видами, просто разновидностями или формами. Их таксономический статус требует уточнения с использованием современных молекулярно-генетических методов.

Ареал многих видов берез, требующих дополнительных исследований с целью уточнения таксономического статуса, приурочен к азиатской части Евразии (территория России, Средняя Азия), часть из них произрастают в Восточной Европе (например, *B. oussoviensis* в Чехии, а *B. atrata* в Польше) (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013; Коропачинский, 2013; Koropachinskii, 2013). Следует отметить, что таксономия берез в России еще не поддержана молекулярно-генетическими методами. Полномасштабные популяционно-генетические исследования рода *Betula* в Российской Федерации никогда не проводились. Имеющиеся молекулярные данные носят фрагментарный региональный характер. Исследование генетической изменчивости и таксономии берез на вышеуказанных территориях, несомненно, будет содействовать прояснению филогенетических и филогеографических закономерностей этого сложного таксона.

Несмотря на длительную историю изучения рода *Betula*, продолжают описываться новые виды берез – *B. baschkirica* Tzvelev, *B. kateninii* Tzvelev, *B. vologdensis* Tzvelev (Цвелев, 2002), *B. fujianensis* J. Zeng, Jian H. Li and Z. D. Chen, *B. ashburneri* McAll. & Rushforth, *B. hainanensis* J. Zeng, B. Q. Ren, J. Y. Zhu & Z. D. Chen (Zeng et al., 2008, 2014; McAllister, Rushforth, 2011), *B. buggsii* Wang (Wang et al., 2022).

ОЦЕНКА ТАКСОНОМИИ РОДА *Betula* С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ

С учетом трудностей с интерпретацией морфологических признаков были использованы различные молекулярные маркеры для понимания филогенетических связей внутри рода *Betula*. Среди них – маркерные последовательности ядерной ДНК: межгенные спейсеры ядерной рибосомальной ДНК (ITS-регион), ген нитратредуктазы (NIA) и алкогольдегидрогеназы (ADH) (Järvinen et al., 2004; Nagamitsu et al., 2006; Li et al., 2007; Wang et al., 2016), микросателлитные последовательности ядерной ДНК (Nagamitsu et al., 2006; Tsuda et al., 2017; de Dato et al., 2020), маркерные последовательности хлоропластной ДНК (Järvinen et al., 2004; Jadwiszczak et al., 2012, 2015; Medvedeva et al., 2021), вторичная структура внутренних транскрибируемых спейсеров ядерной рибосомаль-

ной ДНК (ITS) (Tarieiev et al., 2021), полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP) (Schenk et al., 2008).

Результаты молекулярно-генетических исследований позволили получить важные сведения об эволюции рода в целом, однако взаимоотношения между некоторыми видами внутри рода до сих пор остаются неопределенными. Одна из трудностей интерпретации молекулярно-генетических данных состоит в том, что некоторые результаты частично противоречивы. Примером тому являются исследования ITS-региона и ядерных микросателлитных последовательностей (Nagamitsu et al., 2006), а также последовательностей региона MatK хлоропластной ДНК и последовательности гена алкогольдегидрогеназы (ADH) ядерной ДНК (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005). Кроме того, филогении берез, построенные на основе молекулярно-генетических данных, иногда противоречат группировке видов, основанной на морфологии, предложенной современными классификациями (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013).

Мы проанализировали несколько молекулярных филогений, выполненных на основе различных генетических маркеров (ADH и MatK – P. Järvinen et al. (2004), ITS – N. Wang et al. (2016), AFLP – M. F. Schenk et al. (2008)), и показали, что они в значительной степени поддерживают классификации, основанные на фенотипических признаках (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013). Но есть виды, таксономическое положение которых не подтверждается приведенными выше молекулярными филогениями, эти березы требуют дополнительных исследований природных популяций с использованием нескольких молекулярных маркеров. Среди них *B. schmidtii*, *B. skvortsovii*, *B. bomiensis* из секции *Asperae*, *B. grossa* из секции *Lentae*, *B. maximowicziana* из секции *Acuminatae*, *B. nigra*, *B. davurica* и *B. raddeana* из секции *Dahuricae*, *B. corylifolia* – единственный вид подрода *Nipponobetula* (см. таблицу).

Таксономический статус секции *Aptercaryon* не подтверждается ITS-, AFLP- и Mat-филогениями. Это свидетельствует о том, что секция карликовых берез – гетерогенна. При этом малый рост этих видов, вероятно, является конвергентным признаком, развившимся вследствие адаптации к внешним факторам, например к низким температурам (Järvinen et al., 2004; Schenk et al., 2008; Wang et al., 2016).

Корреляция между таксономией рода *Betula* (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013) и молекулярными филогениями

К. Ashburner, Н. А. McAllister (2013)		А. К. Скворцов (2002)		Виды	Филогения			
Подрод	Секция	Подрод	Секция		ADH (Järvinen, 2004)	MatK (Järvinen, 2004)	AFLP (Schenk, 2008)	ITS (Wang, 2016)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Acuminata</i>	<i>Acuminatae</i>	<i>Betula</i>	<i>Acuminatae</i>	<i>B. alnoides</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. cylindrostachya</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. luminifera</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. maximowicziana</i>	–	–	–	–
<i>Betula</i>	<i>Betula</i>		<i>B. pendula</i>	+	+	+	+	
			<i>B. platyphylla</i>	+	+	+	+	
			<i>B. populifolia</i>	+	+	+	+	
			<i>B. papyrifera</i>	+	+	+	+	
			<i>B. pubescens</i>	+	+	+	+	
			<i>B. occidentalis</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. raddeana</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. tianschanica</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. microphylla</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. fontinalis</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. celtiberica</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. cordifolia</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. utahensis</i>	н/д	н/д	н/д	+	
	<i>Aptero- caryon</i>		<i>B. fruticosa</i>	–	–	н/д	–	
			<i>B. humilis</i>	–	–	–	–	
			<i>B. nana</i>	–	–	–	–	
			<i>B. ovalifolia</i>	н/д	н/д	н/д	–	
			<i>B. pumila</i>	н/д	н/д	–	–	
			<i>B. michauxii</i>	н/д	н/д	н/д	–	
			<i>B. gmelinii</i>	н/д	н/д	н/д	н/д	
	<i>Costatae</i>		<i>Costatae</i>	<i>B. costata</i>	н/д	н/д	+	+
				<i>B. ermanii</i>	–	–	+	+
				<i>B. albosinensis</i>	н/д	н/д	+	+
				<i>B. utilis</i>	н/д	н/д	+	+
				<i>B. jacquemontii</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. apoiensis</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. ashburneri</i>	н/д	н/д	н/д	+
	<i>Dahuricae</i>		<i>Dahuricae</i>	<i>B. davurica</i>	н/д	н/д	–	–
				<i>B. nigra</i>	н/д	н/д	+	–
				<i>B. raddeana</i>	н/д	н/д	н/д	–
<i>Aspera</i>	<i>Asperae subsection Asperae</i>	<i>Asperae</i>	<i>B. schmidtii</i>	–	–	+	+	
			<i>B. fargesii</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. potaninii</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. calcicola</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. chichibuensis</i>	н/д	н/д	+	+	
			<i>B. bomiensis</i>	н/д	н/д	н/д	-	
			<i>B. delavayi</i>	н/д	н/д	н/д	+	
			<i>B. skvortsovii</i>	н/д	н/д	н/д	-	
		<i>Sinobetula</i>	<i>B. gynoterminalis</i>	н/д	н/д	н/д	н/д	

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	<i>Asperae</i> <i>subsection</i> <i>Chinenses</i>	<i>Asperae</i>	<i>Chinenses</i>	<i>B. chinensis</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. globispica</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. fargesii</i>	н/д	н/д	н/д	+
	<i>Lentae</i>		<i>Lentae</i>	<i>B. lenta</i>	+	+	+	+
				<i>B. alleghaniensis</i>	+	+	+	+
				<i>B. grossa</i>	н/д	н/д	—	—
				<i>B. insignis</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. medwediewii</i>	н/д	н/д	+	+
				<i>B. murrayana</i>	н/д	н/д	н/д	+
				<i>B. megrelica</i>	н/д	н/д	н/д	+
<i>Nippono-</i> <i>betula</i>	<i>Nippono-</i> <i>betula</i>	<i>Nippono-</i> <i>betula</i>	<i>Nippono-</i> <i>betula</i>	<i>B. corylifolia</i>	н/д	н/д	н/д	—

Примечание. (+) – таксономическое положение подтверждается молекулярной филогенией; (–) – таксономическое положение не подтверждается молекулярной филогенией; н/д – нет данных.

ГИБРИДИЗАЦИЯ И ИНТРОГРЕССИЯ

Трудности, связанные с филогенией и таксономией рода *Betula*, отчасти объясняются широкой гибридизацией и интрогрессией (Järvinen et al., 2004; Schenk et al., 2008; Thórsson et al., 2010; Ashburner, McAllister, 2013). Гибридизация с последующей интрогрессией приводит к внутри- и межвидовой изменчивости морфологических признаков, что создает сложности в идентификации видов и их ареалов и может также привести к неправильной фиксации новых видов (Васильев, 1969).

Вопросы гибридизации внутри рода *Betula* широко представлены в литературе (Johnsson, 1945; Dancik, Barnes, 1972; Шемберг, 1984, 1987; Ananthawat-Jónsson, Tómasson, 1990; Ananthawat-Jónsson, Thórsson, 2003; Ananthawat-Jónsson et al., 2010; Wang et al., 2014; Eidesen et al., 2015; Tsuda et al., 2017), при этом гибриды могут образовываться между видами из разных секций и даже подродов (Johnsson, 1945; Dancik, Barnes, 1972; Czernicka et al., 2014; Thomson et al., 2015), потенциально вызывая трудности в установлении отношений между таксонами. Таким образом, березы являются примером того, как гибридизация может привести к размыванию границ видов и филогеографических паттернов (Palmé et al., 2004; Wang et al., 2014; Thomson et al., 2015). Р. Järvinen и соавт. (2004) подчеркнули в своей статье, что истинная филогения берез, возможно, вообще не может быть представлена в виде дерева, и указали на необходимость использования нескольких молекулярных маркеров для более глубокого

понимания генетических взаимоотношений внутри рода *Betula*.

Гибридизация и интрогрессия часто происходят, когда ареалы видов перекрываются, например между европейскими видами *B. pendula* ($2n = 28$), *B. pubescens* ($2n = 56$) и *B. nana* ($2n = 28$) (Palmé et al., 2004). Известно, что многие виды берез имеют гибридное происхождение. Например предполагается, что *B. tortuosa* Ledeb. ($2n = 56$), подвид *B. pubescens*, появилась в результате ее интрогрессивной гибридизации с *B. nana* (Vaarama, Valanne, 1973; Kallio et al., 1983; Агапова и др., 1990). Другим примером является *B. apoiensis* ($2n = 56$) – эндемик горы Апои в Хоккайдо. Было показано, что этот вид произошел в результате гибридизации между *B. ermanii* ($2n = 56$) и *B. ovalifolia* ($2n = 56$) (Nagamitsu et al., 2006). Кустарниковая береза *B. gmelenii* ($2n = 56$), распространенная по всей Восточной Азии, также, вероятно, имеет гибридное происхождение (Ashburner, McAllister, 2013). Существует множество среднеазиатских берез с дизъюнктивными ареалами, которые были описаны как отдельные виды, например *B. microphylla* ($2n = 56$), *B. tianschanica* ($2n = 56$), *B. turkestanica* Litv., *B. pamirica* Litv., *B. korshinskyi*, *B. procurva*, *Betula saposchnikovii* Sukaczew, *Betula talassica* Poljakov. Эти виды, вероятно, являются гибридами предполагаемых родительских видов *B. fruticosa* ($2n = 56$), *B. pubescens*, *B. utilis* ($2n = 56$) и *B. pendula* (Ashburner, McAllister, 2013). Гибриды обычно имеют морфологию, промежуточную между родительскими видами, но не всегда обладают четким набором диагностических признаков

(Thórsson et al., 2010). Совпадение морфологических признаков затрудняет идентификацию гибридов.

Гибридизация и интрогрессия могут происходить также между видами разной плоидности (Petit et al., 1999; Abbott et al., 2013). Интересным примером видообразования в результате такой гибридизации является *B. murrayana* ($2n = 112$) (Barnes, Dancik, 1985). Предполагается, что *B. murrayana* возникла в результате обратного скрещивания нередуцированной гаметы ($n = 70$) *B. purpurea* (*B. alleghaniensis* × *B. pumila*) и нормальной редуцированной гаметы ($n = 42$) *B. alleghaniensis*, что привело к формированию этого нового вида. Поскольку *B. murrayana* появилась относительно недавно, ее происхождение было легче прояснить, и этот вид является примером того, как другие полиплоиды, вероятно, возникали в прошлом (Ashburner, McAllister, 2013).

Наличие полиплоидов во всех под родах *Betula* свидетельствует о нескольких независимых этапах полиплоидизации берез. При этом происхождение почти всех полиплоидов точно не установлено. Предковые виды некоторых из них (*B. medwediewii* ($2n = 140$), *B. chinensis* ($2n = 112$), *B. insignis* ($2n = 140$)) могли даже уже исчезнуть (Ashburner, McAllister, 2013). Один из наиболее изученных и часто встречающихся в Европе и Западной Азии видов полиплоидных берез – тетраплоидная *B. pubescens*. Существуют различные предположения о родительских видах этой березы: *B. pendula* на основании RAPD-анализа и метода RAD-seq (Howland et al., 1995; Wang et al., 2021), *B. humilis* ($2n = 28$) или *B. nana* согласно ADH-филогении (Järvinen et al., 2004), *B. humilis* на основании морфологии (Walters, 1968), предок *B. pendula* или близкородственный вид на основании исследования микросателлитных последовательностей (Tsuda et al., 2017). Таким образом, единого мнения по этому вопросу пока нет.

Одновременная полиплоидизация, интенсивная гибридизация и интрогрессия затрудняют таксономические исследования рода *Betula*. Кроме того, некоторые морфологические признаки видов, вероятно, сформировались в результате параллельной эволюции (Li et al., 2005). Чтобы уменьшить влияние интрогрессивной гибридизации, для построения достоверной филогении берез желательно использовать несколько молекулярных маркеров. Чем больше маркеров используется, тем надежнее становится филогения (Nichols, 2001; Wang et al., 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таксономия рода *Betula* потребует дополнительных широкомасштабных исследований, приуроченных ко всей территории ареала, а не только к отдельным регионам. Чтобы определить таксономические взаимоотношения между видами берез, используются различные методы: классический анализ морфологии (Regel, 1865; De Jong, 1993; Скворцов, 2002; Kuneš et al., 2019) вместе с анализом числа хромосом (Ashburner, McAllister, 2013) и молекулярно-генетические методы (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005; Nagamitsu et al., 2006; Schenk et al., 2008; Wang et al., 2016; Tsuda et al., 2017; Kuneš et al., 2019). Анализ молекулярных филогений показывает, что одной группы методов оказывается недостаточно для четкого определения таксономии некоторых представителей рода *Betula*. На этом основании можно заключить, что подход к таксономии и филогении берез должен быть комплексным, с применением различных современных методов, дополняющих друг друга. Филогенетические деревья, построенные на основе молекулярных маркеров, не всегда могут правильно выявить родственные связи между видами. Причины этого – одновременное протекание полиплоидизации, экстенсивной гибридизации и интрогрессии, которые дополняются конвергентной эволюцией и неполной сортировкой предкового полиморфизма. Необходимы исследования с использованием нескольких молекулярных маркеров для определения таксономического положения и филогенетических взаимоотношений отдельных видов берез (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005; Schenk et al., 2008; Wang et al., 2016).

Авторы выражают благодарность И. В. Беляевой, Royal Botanic Gardens, Kew за помощь в поиске материалов для рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства Aceraceae – Menyanthaceae. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 509 с. (с. 233).
- Васильев В. Н. Березы Урала // Тр. Ин-та экол. раст. и животн. УФ АН СССР. 1969. Т. 69. С. 59–140.
- Комаров В. Л. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5.
- Коропачинский И. Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сиб. экол. журн. 2013. № 4. С. 459–479.

- Скворцов А. К. Новая система рода *Betula* L. – береза // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. № 5. С. 73.
- Цвелев Н. Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill. (Betulaceae) в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 2002. Т. 34. С. 47–73.
- Шемберг М. А. Естественная гибридизация берез и ее значение для интродукции // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. С. 12–19.
- Шемберг М. А. Особенности естественной гибридизации берез мелколистной и повислой // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Т. 6. № 1. С. 9–15.
- Шемберг М. А. Семейство Betulaceae – Березовые // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992. С. 61–70.
- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J. W., Baird S. J., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C. A., Buggs R., Butlin R. K., Dieckmann U., Eroukhanoff F., Grill A., Cahan S. H., Hermansen J. S., Hewitt G., Hudson A. G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A. W., Parisod C., Pfennig K., Rice A. M., Ritchie M. G., Seifert B., Smadja C. M., Stelkens R., Szymura J. M., Väinölä R., Wolf J. B., Zinner D. Hybridization and speciation // J. Evolut. Biol. 2013. V. 26. N. 2. P. 229–46.
- Anamthawat-Jónsson K., Thorsson A. T. Natural hybridisation in birch: triploid hybrids between *Betula nana* and *B. pubescens* // Plant Cell Tissue and Organ Culture. 2003. V. 75. Iss. 2. P. 99–107.
- Anamthawat-Jónsson K., Thörsson T., Temsch E. M., Greilhuber J. Icelandic birch polyploids – the case of a perfect fit in genome size // J. Bot. 2010. V. 2. Article number: 347254.
- Anamthawat-Jónsson K., Tomasson T. Cytogenetics of hybrid introgression in Icelandic birch // Hereditas. 1990. V. 112. Iss. 1. P. 65–70.
- Ashburner K., McAllister H. A. The genus *Betula*: A taxonomic revision of birches. London, UK: Royal Bot. Gardens, Kew, 2013. 300 p.
- Barnes B. V., Dancik B. P. Characteristics and origin of a new birch species, *Betula murrayana*, from southeastern Michigan // Can. J. Bot. 1985. V. 63. N. 2. P. 223–226.
- Bousquet J., Strauss S. H., Li P. Complete congruence between morphological and rbcL-based molecular phylogenies in birches and related species (Betulaceae) // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. Iss. 6. P. 1076–1088.
- Czernicka M., Plawiak J., Muras P. Genetic diversity of F1 and F2 interspecific hybrids between dwarf birch (*Betula nana* L.) and Himalayan birch (*B. utilis* var. *jacquemontii* (Spach) Winkl. ‘Doorenbos’) using RAPD-PCR markers and ploidy analysis // Acta Biochim. Pol. 2014. V. 61. N. 2. P. 195–199.
- Dancik B. P., Barnes B. V. Natural variation and hybridization of yellow birch and bog birch in southeastern Michigan // Silvae Gen. 1972. V. 21. N. 1–2. P. 1–9.
- De Dato G. D., Teani A., Mattioni C., Aravanopoulos F., Avramidou E. V., Stojnic S., Ganopoulos I., Belletti P., Ducci F. Genetic analysis by nuSSR markers of silver birch (*Betula pendula* Roth) populations in their Southern European distribution range // Front. Plant Sci. 2020. V. 11. Article 310. 13 p.
- De Jong P. C. An introduction to *Betula*: its morphology, evolution, classification and distribution, with a survey of recent work // Proc. IDS *Betula* Symp., October 2–4, 1992 / Hunt D. (Ed.). Richmond, UK: Int. Dendrol. Soc., 1993.
- Eidesen P. B., Alsos I. G., Brochmann C. Comparative analyses of plastid and AFLP data suggest different colonization history and asymmetric hybridization between *Betula pubescens* and *B. nana* // Mol. Ecol. 2015. V. 24. Iss. 15. P. 3993–4009.
- Furlow J. J. The genera of Betulaceae in the southeastern United States // J. Arnold Arboretum. 1990. V. 71. Iss. 1. P. 1–67.
- Howland D. E., Oliver R. R., Davy A. J. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New Phytol. 1995. V. 130. Iss. 1. P. 117–124.
- International Plant Names Index. Royal Bot. Gardens, Kew, Harvard Univ. Herbaria & Libraries, and Austral. Nat. Bot. Gardens, 2021. <http://www.ipni.org>
- IUCN Red List of threatened species. Version 2022-2. IUCN, 2023. <https://www.iucnredlist.org>
- Jadwiszczak K., Banaszek A., Jablonska E., Sozinov O. V. Chloroplast DNA variation of *Betula humilis* Schrk. in Poland and Belarus // Tree Gen. & Genomes. 2012. V. 8. Iss. 5. P. 1017–1030.
- Jadwiszczak K. A., Banaszek A., Chrzanowska A., Kłosowski S., Sozinov O. V. The admixture zone of *Betula humilis* Schrk. phylogenetic lineages follows the eastern central European suture zone // Plant Ecol. Divers. 2015. V. 8. Iss. 3. P. 323–329.
- Järvinen P., Palmé A. E., Morales L. O., Länneppää M., Keinänen M., Sopanen T., Lascoux M. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear *ADH* and chloroplast *matK* sequences // Am. J. Bot. 2004. V. 91. Iss. 11. P. 1834–1845.
- Johnsson H. Interspecific hybridization within the genus *Betula* // Hereditas. 1945. V. 31. Iss. 1–2. P. 163–176.
- Kallio P., Niemi S., Sulkioja M. The Fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone // Nordica. 1983. V. 47. P. 101–110.
- Keinänen M., Julkunen-Tiitto R., Rousi M., Tahvanainen J. Taxonomic implications of phenolic variation in leaves of birch (*Betula* L.) species // Biochem. Syst. Ecol. 1999. V. 27. Iss. 3. P. 243–254.
- Koropachinskii I. Yu. Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia // Contemp. Probl. Ecol. 2013. V. 6. Iss. 4. P. 350–369 (Original Rus. Text © I. Yu. Koropachinskii, 2013, publ. in Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal. 2013. N. 4. P. 459–479).
- Kuneš I., Linda R., Fér T., Karlik P., Baláš M., Ešnerová J. Is *Betula carpatica* genetically distinctive? A morphometric, cytometric, and molecular study of birches in the Bohemian Massif with a focus on Carpathian birch // PLOS ONE. 2019. V. 14. N. 10. Article number: 0224387.
- Li J. H., Shoup S., Chen Z. D. Phylogenetics of *Betula* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA // Rhodora. 2005. V. 107. N. 929. P. 69–86.
- Li J. H., Shoup S., Chen Z. D. Phylogenetic relationships of diploid species of *Betula* (Betulaceae) inferred from DNA sequences of nuclear nitrate reductase // Syst. Bot. 2007. V. 32. N. 2. P. 357–365.
- McAllister H. A., Rushforth K. *Betula ashburneri* // Curtis’s Bot. Mag. 2011. V. 28. Iss. 2. P. 111–118.

- Medvedeva S., Cherepanova O., Tolkach O., Ponomarev V., Malosieva G. TrnL-trnF cpDNA polymorphism in some representatives of the genus *Betula* // BIO Web Conf. 2021. V. 35. Article number: 00017.
- Nagamitsu T., Kawahara T., Kanazashi A. Endemic dwarf birch *Betula apoiensis* (Betulaceae) is a hybrid that originated from *Betula ermanii* and *Betula ovalifolia* // Plant Spec. Biol. 2006. V. 21. Iss. 1. P. 19–29.
- Nichols R. Gene trees and species trees are not the same // Trends Ecol. Evol. 2001. V. 16. Iss. 7. P. 358–364.
- Palmé A. E., Su Q., Pálsson S., Lascoux M. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana* // Mol. Ecol. 2004. V. 13. Iss. 1. P. 167–178.
- Pawlowska L. Biochemical and systematic study of the genus *Betula* L. // Acta Soc. Bot. Pol. 1983. V. 52. N. 3–4. P. 301–314.
- Petit C., Bretagnolle F., Felber F. Evolutionary consequences of diploid – polyploid hybrid zones in wild species // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. Iss. 8. P. 306–311.
- Regel E. Monographia Betulacearum // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1861. V. 13. P. 59–187.
- Regel E. Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer Arten // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865. V. 38. P. 388–434.
- Schenk M. F., Thienpont C. N., Koopman W. J. M., Gilissen L. J. W. J., Smulders M. J. M. Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers // Tree Gen. & Genomes. 2008. V. 4. Iss. 4. P. 911–924.
- Shaw K., Stritch L., Rivers M., Roy S., Wilson B., Govaerts R. The Red List of Betulaceae. Richmond, Surrey, UK: Bot. Gardens Conserv. Int., 2014. 71 p.
- Spach S. In Ann. Sei. Nat. 1843. Ser. 2, XV.
- Tarieiev A. S., Gailing O., Krutovsky K. V. ITS secondary structure reconstruction to resolve taxonomy and phylogeny of the *Betula* L. genus // PeerJ. 2021. V 9. Article number: 10889.
- Thomson A. M., Dick C. W., Dayanandan S. A similar phylogeographical structure among sympatric North American birches (*Betula*) is better explained by introgression than by shared biogeographical history // J. Biogeogr. 2015. V. 42. Iss. 2. P. 339–350.
- Thórsson Æ. Th., Pálsson S., Lascoux M., Ananthawat-Jonsson K. Introgression and phylogeography of *Betula nana* (diploid), *B. pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland inferred from cpDNA haplotype variation // J. Biogeogr. 2010. V. 37. Iss. 11. P. 2098–2110.
- Tsuda Y., Semerikov V., Sebastiani F., Vendramin G. G., Lascoux M. Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia // Mol. Ecol. 2017. V. 26. Iss. 2. P. 589–605.
- Vaarama A., Valanne T. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb // Rep. Kevo Subarctic Res. St. 1973. V. 10. P. 70–84.
- Walters S. M. *Betula* L. in Britain // Proc. Bot. Soc. British Isles. 1968. V. 7. P. 179–180.
- Wang N., Borrel, J. S., Bodles W. J. A., Kuttapitiya A., Nichols R. A., Buggs R. J. A. Molecular footprints of the Holocene retreat of dwarf birch in Britain // Mol. Ecol. 2014. V. 23. Iss. 11. P. 2771–2782.
- Wang L., Ding J., Borrell J. S., Cheek M., McAllister H. A., Wang F., Liu L., Zhang H., Zhang Q., Wang Y., Wang N. Molecular and morphological analyses clarify species delimitation in section *Costatae* and reveal *Betula bugssii* sp. nov. (sect. *Costatae*, Betulaceae) in China // Ann. Bot. 2022. V. 129. N. 4. P. 415–428.
- Wang N., Laura J. K., McAllister H. A., Zohren J., Buggs R. J. A. Resolving phylogeny and polyploid parentage using genus-wide genome-wide sequence data from birch trees // Mol. Phylogen. Evol. 2021. V. 160. Article number: 107126.
- Wang N., McAllister H. A., Bartlett P. R., Buggs R. J. A. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) // Ann. Bot. 2016. V. 117. Iss. 6. P. 1023–1035.
- Winkler H. Betulaceae. In: Engler, Das Pflanzenreich. Heft 19. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann (Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig), 1904. P. 1–149.
- World checklist of *Betulaceae* / Govaerts R. (Ed.). Richmond, Surrey, UK: Royal Bot. Gardens, Kew, 2021. <http://wccsp.science.kew.org/>
- Zeng J., Li J.-H., Chen Z.-D. A new species of *Betula* section *Betulaster* (Betulaceae) from China // Bot. J. Linnean Soc. 2008. V. 156. Iss. 4. P. 523–528.
- Zeng J., Ren B. Q., Zhu J. Y., Chen Z. D. *Betula hainanensis* (Betulaster, Betulaceae), a new species from Hainan Island, China // Ann. Bot. Fenn. 2014. V. 51. Iss. 6. P. 399–402.

TAXONOMIC ISSUES OF THE GENUS *Betula*

S. O. Medvedeva, O. E. Cherepanova

*Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 March str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: so.medvedeva@gmail.com, botgarden.olga@gmail.com

Birch (*Betula* L.) is a genus of approx. 60 species, subspecies or varieties with a wide distribution in the northern hemisphere. Understanding of systematics and evolution of this taxonomic group is of high practical importance, since most of the genus birch species are actively used in various industrial sectors and reforestation projects and are important forest tree species. The genus birch is considered to be one of the most complex among angiosperms. Taxonomy of birches has been revised several times, but systematic position of many representatives of the genus birch is being reconsidered today. Despite multiple comprehensive studies involving both morphological and molecular approaches a lot of unsolved issues remain in systematics and phylogeny of the genus birch. Main reasons for this include high variability of morphological characters, polyploidy, and intensive and widespread hybridization, which hampers identification of species. The purpose of the study is taxonomic analysis of the genus birch. Article discusses the features of birch introgressive hybridization, the origin of some species, summarizes the results of several molecular phylogenies based on various chloroplast and nuclear markers, and also lists birch representatives, whose taxonomic position is not confirmed by molecular genetic studies and requires additional study of natural populations using molecular markers. Various methods are used to determine the relationship between birch species: classical morphology analysis, chromosome number analysis and molecular genetic methods. One group of methods is not enough to clearly determine systematic position of some representatives of the genus birch. Therefore, the approach to the taxonomy and phylogeny of birches should be complex, using various modern methods complementing each other.

Keywords: *birch, phylogenetic tree, hybridization, taxonomic review, molecular markers, molecular phylogeny.*

How to cite: Medvedeva S. O., Cherepanova O. E. Taxonomic issues of the genus *Betula* // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 65–75 (in Russian with English abstract and references).

УДК 581.15:575.8:582.477.6

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ ВАРИАЦИЙ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО

С. Г. Князева

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

E-mail: knyazevas@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2022 г.

Проведено исследование ряда анатомических и морфологических признаков хвои четырёх вариаций можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.). Выявлена принадлежность растений к трем экологическим группам по отношению к влаге – мезопсихрофитам, мезоксерофитам и ксерофитам. Вариации можжевельника выбирают разные стратегии для переживания недостатка влаги. У мезопсихрофитов с коэффициентом засухоустойчивости меньше 2, к которым относятся вариации *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *depressa*, наблюдается мелкая тупая и тонкая хвоя, но крупные смоляные каналы, жизненная форма – стелющийся кустарник. У ксерофитов с коэффициентом засухоустойчивости больше 2.1, к которым принадлежат в первую очередь растения *J. communis* var. *oblonga*, наблюдается длинная толстая острая хвоя с двумя устьичными полосками, большое количество обкладочных клеток, крупные проводящие пучки, развитая проводящая ткань хвои, но мелкие смоляные ходы. Обычно это стелющиеся кустарники или деревца. Вариацию *J. communis* var. *communis* можно отнести к группе мезоксерофитов. По многим показателям она занимает промежуточное положение между *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *oblonga*, представляет собой колониовидные кустарники и стелющиеся деревца, обладающие, с одной стороны, длинной острой хвоей, мелкими смоляными ходами и с другой – тонкой хвоей, как правило, с одной устьичной полоской и небольшим числом обкладочных клеток.

Ключевые слова: *Juniperus communis* L., анатомия, морфология, изменчивость, внутривидовая таксономия.

DOI: 10.15372/SJFS20230209

ВВЕДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) имеет обширный ареал, встречаясь на всей территории Евразии. Многие исследователи отмечают высокую пластичность анатомо-морфологических признаков можжевельников (Долгая, 1937; Джанаева, 1969; Войтюк и др., 1985; Герлинг, 2011; Князева, 2012; Фарукшина, Путенихин, 2016; Князева, Хантемирова, 2020; Knyazeva, Khantemirova, 2020), что помогает растениям приспособиться к разным природно-климатическим условиям и приводит к возникновению сложной внутривидовой структуры можжевельника обыкновенного.

Одним из основных абиотических факторов, лимитирующих распространение можжевельника, считается влажность воздуха и почвы

(Долгая, 1937; Мухамедшин, 1980; Войтюк и др., 1985). Чаще всего можжевельник относят к группе мезоксерофитов (Джанаева, 1969; Мухамедшин, 1980; Коропачинский, 1983). Тем не менее многие исследователи отмечают, что можжевельник предпочитает умеренно увлажненные почвы, а также трудно переносит сухие ветры (Иванов и др., 1966; Атлас..., 1976; Войтюк и др., 1985). И. Ю. Коропачинский (1975, 1983) относит можжевельник к мезопсихрофитам, растениям, предпочитающим местообитание с неглубоким залеганием грунтовых вод, и растущим на влажных и холодных почвах. Такие растения имеют как признаки ксероморфности, так и гигроморфные черты.

Наиболее информативными при сравнительном исследовании растений разных экологических групп считаются структурные параметры

листа как самого чувствительного органа, реагирующего на изменения окружающей среды и определяющего развитие других органов растения (Иванова, 2014; Ivanova, 2014).

Изучение особенностей структуры листа растений, изменений соотношения между проводящей системой и тканями листа позволит судить о состоянии растительного организма в тех или иных условиях произрастания и выявить принадлежность их к той или иной экологической группе (Нестерович и др., 1986). Изучение изменчивости хвои позволит понять адаптационные перестройки вида, направления его микроэволюции (Правдин, 1964) и уточнить внутривидовую таксономию можжевельника обыкновенного, которая до сих пор остается спорной (Джанаева, 1969; Коропачинский, 1975; Имханицкая, 1990; Farjon, 2001; Adams et al., 2003; Adams, 2014).

Цель исследований – определить принадлежность вариаций можжевельника обыкновенного к экологическим группам по отношению

к влажности с помощью коэффициента засухоустойчивости. Выявить морфологические и анатомические особенности можжевельников, относящихся к разным экологическим группам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нами изучен гербарный материал можжевельника обыкновенного, полученный из 25 пунктов сбора, расположенных на территории Европейской и Азиатской части России, а также из Эстонии, Австрийских Альп и Аляски (табл. 1). Популяции из Томска, Подмосковья и Таллина имеют форму прямостоячего кустарника и представляют собой *J. communis* L. var. *communis*. Можжевельник из Аляски является разновидностью *J. communis* var. *depressa*. Кавказские популяции – это, вероятно, *J. communis* var. *oblonga*. Остальные популяции, относятся к самой распространенной на территории Евразии вариации *J. communis* var. *saxatilis*.

Таблица 1. Пункты сбора вариаций можжевельника обыкновенного

Вариация	Пункт сбора	Широта (N)	Долгота (E)	Высота над ур. м., м
<i>J. communis</i> var. <i>depressa</i>				
J1	Аляска (Сев. Америка)	64°50'	147°4'	135
<i>J. communis</i> var. <i>saxatilis</i>				
J2	Камчатка (северо-восток)	56°01'	161°11'	50
J3	хр. Сихотэ-Алинь (Приморье)	45°00'	136°30'	842
J4	с. Лазо (Приморье)	43°31'	134°06'	1287
J5	г. Магадан (северо-восток)	59°35'	150°4'	118
J6	с. Оймякон	63°03'	138°09'	193
J7	Колыма (северо-восток)	63°25'	140°36'	120
J8	Якутия	63°28'	120°3'	120
J9	г. Туруханск (Вост. Сибирь)	56°70'	84°76'	133
J10	хр. Машак (Южный Урал)	65°48'	87°59'	40
J11	Полярный Урал	66°50'	65°40'	250
J12	Ергаки (Южная Сибирь)	53°08'	92°56'	1750
J13	г. Северобайкальск	55°42'	109°04'	536
J14	Тянь-Шань	43°06'	77°04'	3000
J15	с. Чаган-Узун (Алтай)	50°10'	Е88°0'	2900
J16	Альпы (Сев. Тироль)	55°10'	59°40'	1000
<i>J. communis</i> var. <i>omnis</i>				
J17	г. Томск	54°19'	58°06'	669
J18	Подмосковье	57°27'	24°52'	22
J19	Эстония (окр. Таллина)	47°11'	12°0'	1700
<i>J. communis</i> var. <i>oblonga</i>				
J20	г. Нальчик (Сев. Осетия)	43°08'	43°29'	470
J21	Гуниб (Дагестан)	42°24'	46°54'	1850
J22	Талги (Дагестан)	42°62'	47°26'	458
J23	Ногайская степь (Дагестан)	44°04'	45°35'	60
J24	г. Сочи	43°42'	40°10'	1000
J25	с. Архыз (Карачаево-Черкесия)	43°34'	1°16'	2034

Материал предоставлен сотрудником Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук Е. В. Хантемировой (г. Екатеринбург), а также включает собственные сборы автора.

С каждого пункта сбора было взято 20 побегов можжевельника (один побег с одного растения), а с каждого побега – по 5 хвоинок четырех возрастов (20 хвоинок). Хвою вымачивали сутки в водном растворе спирта (45 %) и затем рассматривали в капле глицерина под микроскопом Микромед – Р1. Срезы делали у основания хвоинки в области наибольшей ширины. Проводили сравнение морфологических (длина хвои (мм), длина кончика хвои (мм), ширина хвои (мм), высота и толщина хвои (мм)) и анатомических (периметр (мм) и площадь (мм²) поперечного среза хвои, площадь мезофилла (мм²), периметр (мм), площадь (мкм²) и диаметр (мм) смоляного хода, ширина устьичной полоски (мм), периметр (мм), площадь (мкм²) и диаметр (мм) проводящего пучка, число обкладочных клеток, толщина (мкм) гиподермы, эпидермы, кутикулы) параметров хвои, а также жизненной формы растений по классификации жизненных

форм можжевельников В. М. Джанаевой (1969). Срезы фотографировали камерой DCM500, присоединенной к микроскопу. Измерения проводили с помощью программы Scorephoto 3.0.

Для каждого признака вычисляли статистические параметры: среднее значение, стандартное отклонение, ошибку среднего. Для обнаружения статистически значимых различий использовали коэффициент Стьюдента (Лакин, 1990). Проводили оценку коэффициента засухоустойчивости, который вычисляли по формуле: (площадь проводящего пучка (мм) / площадь поперечного среза (мм)) × 100.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Хвоя можжевельников характеризуется ясно выраженной ксероморфной структурой. Она покрыта толстым слоем кутикулы, эпидермальные клетки мелкие, с сильно утолщенными стенками. Устьица глубоко погружены в углубления и часто покрыты восковым налетом, что служит приспособлением для уменьшения испарения. Под эпидермисом находится гиподерма

Таблица 2. Средние значения ($X_{cp} \pm m_x$) ряда морфологических признаков хвои можжевельника обыкновенного

Пункт сбора	Длина		Ширина хвои	Высота хвои
	хвои, см	кончика, мм	мм	
Аляска	10.40 ± 0.32	0.32 ± 0.01	1.23 ± 0.03	0.53 ± 0.02
Камчатка	7.67 ± 0.25	0.36 ± 0.01	1.35 ± 0.02	0.45 ± 0.01
Сихотэ-Алинь	11.11 ± 0.34	0.42 ± 0.02	1.27 ± 0.03	0.40 ± 0.01
с. Лазо	10.80 ± 0.32	0.47 ± 0.02	1.36 ± 0.02	0.42 ± 0.01
г. Магадан	9.94 ± 0.35	0.41 ± 0.03	1.20 ± 0.02	0.39 ± 0.01
с. Оймякон	9.19 ± 0.35	0.52 ± 0.04	1.22 ± 0.03	0.46 ± 0.02
Колыма	8.33 ± 0.31	0.36 ± 0.02	1.23 ± 0.01	0.42 ± 0.01
Якутия	7.24 ± 0.38	0.40 ± 0.03	1.12 ± 0.03	0.38 ± 0.01
г. Туруханск	7.66 ± 0.26	0.49 ± 0.04	1.27 ± 0.02	0.38 ± 0.01
хр. Машак	7.94 ± 0.35	0.39 ± 0.03	1.45 ± 0.02	0.50 ± 0.01
Полярный Урал	6.04 ± 0.25	0.30 ± 0.02	1.32 ± 0.02	0.47 ± 0.01
Ергаки	8.10 ± 0.39	0.40 ± 0.01	1.34 ± 0.02	0.45 ± 0.01
г. Северобайкальск	9.99 ± 0.30	0.41 ± 0.02	1.31 ± 0.03	0.42 ± 0.01
Тянь-Шань	8.29 ± 0.25	0.48 ± 0.03	1.45 ± 0.04	0.50 ± 0.02
с. Чаган-Узун	7.38 ± 0.26	0.46 ± 0.02	1.48 ± 0.03	0.50 ± 0.02
Альпы	8.52 ± 0.45	0.37 ± 0.01	1.50 ± 0.02	0.50 ± 0.01
г. Томск	14.09 ± 0.64	0.65 ± 0.04	1.37 ± 0.02	0.39 ± 0.01
Подмосковье	11.90 ± 0.43	0.40 ± 0.04	1.31 ± 0.05	0.43 ± 0.01
Эстония	13.7 ± 0.53	0.54 ± 0.03	1.21 ± 0.03	0.39 ± 0.01
г. Нальчик	12.30 ± 0.46	0.62 ± 0.07	1.70 ± 0.05	0.61 ± 0.02
Гунибское плато	14.18 ± 0.51	0.96 ± 0.07	1.84 ± 0.05	0.76 ± 0.02
Талги	13.2 ± 0.54	0.85 ± 0.06	1.58 ± 0.05	0.58 ± 0.02
Ногайская степь	15.39 ± 0.68	0.74 ± 0.06	1.64 ± 0.04	0.57 ± 0.02
г. Сочи	12.83 ± 0.46	0.59 ± 0.04	1.61 ± 0.04	0.57 ± 0.02
с. Архыз	9.61 ± 0.32	0.50 ± 0.04	1.65 ± 0.04	0.58 ± 0.02

из 1–3 слоев удвоенных толстостенных клеток. Проводящий пучок расположен по центру хвои, трансфузионная ткань – с обеих сторон пучка, смоляной канал один.

Исследование параметров поперечного сечения хвои показало, что наиболее широкой и толстой хвоей отличаются популяции можжевельника *J. communis* var. *oblonga*, которые имеют значимые отличия по большинству признаков от других вариаций (при достоверном 99%-м уровне значимости) (табл. 2–4, рис. 1, 2).

Растения высокогорий характеризуются более широкой и толстой хвоей. Так, ширина хвои можжевельника Горного Алтая составляет 1.49 мм, Альп – 1.5 мм, хр. Машак – 1.45 мм, значимо отличаясь от параметров хвои других популяций *J. communis* var. *saxatilis*. Самая длинная и остроконечная хвоя наблюдается у можжевельника из Ногайской степи – 15.39 см (до 22 см), самая широкая – у растений из Гунибского плато – 1.84 см (до 2.3 см).

Также для них характерно наличие двух устьичных полосок, большое количество обкладочных клеток (в среднем 6–17, до 23), небольшие смоляные ходы (периметр 0.3–0.5 мм)

и самая хорошо развитая покровная ткань (гиподерма 25–30 мкм, эпидерма 9–11 мкм).

Можжевельник из Якутии и Магадана имеет наименьшие ширину (1.12 и 1.2 мм соответственно) и толщину хвои (0.33 и 0.35 мм), а также периметр (2.62 и 2.76 мм) и площадь среза хвои (0.25 и 0.28 мм²). Растения из Полярного Урала имеют самую короткую хвою (6.04 см). В целом северные и дальневосточные растения *J. communis* var. *saxatilis* имеют тонкую короткую тупую и узкую хвою с одной узкой устьичной полоской, но хорошо развитыми смоляными ходами (периметр 0.6–0.8 мм), обкладочных клеток нет или одна. Достоверные отличия у растений данной вариации наблюдаются с вариацией *J. communis* var. *oblonga*, а по таким признакам, как длина хвои, длина кончика хвои и размеры смоляного канала, и с *J. communis* L. var. *communis*.

Периметр и площадь среза хвоинки и проводящего пучка также оказались больше у высокогорных популяций. Число обкладочных клеток – 2–3. Хорошо развита покровная ткань, особенно эпидерма (10–12 мкм), что позволяет лучше регулировать водный баланс в суровых горных условиях произрастания.

Таблица 3. Средние значения ($\bar{X}_{cp} \pm m_x$) ряда анатомических признаков хвои можжевельника обыкновенного

Пункт сбора	Площадь, мм ²		Число обкладочных клеток, шт.	Толщина гиподермы, мкм
	среза	смоляного хода		
Аляска	0.38 ± 0.02	0.023 ± 0.002	1.60 ± 0.17	21.00 ± 0.51
Камчатка	0.40 ± 0.01	0.043 ± 0.003	1.10 ± 0.23	17.45 ± 0.6
Сихотэ-Алинь	0.32 ± 0.02	0.025 ± 0.003	0.90 ± 0.2	20.63 ± 0.45
с. Лазо	0.34 ± 0.01	0.026 ± 0.002	0.90 ± 0.16	19.49 ± 0.49
Магадан	0.28 ± 0.01	0.029 ± 0.003	0.87 ± 0.13	17.90 ± 0.58
с. Оймякон	0.37 ± 0.02	0.049 ± 0.007	2.10 ± 0.4	19.20 ± 0.73
Колыма	0.36 ± 0.01	0.041 ± 0.002	1.79 ± 0.14	19.10 ± 0.33
Якутия	0.25 ± 0.01	0.022 ± 0.002	1.37 ± 0.16	18.90 ± 0.66
г. Туруханск	0.35 ± 0.01	0.023 ± 0.003	3.25 ± 0.32	16.80 ± 0.58
хр. Машак	0.38 ± 0.01	0.032 ± 0.004	1.20 ± 0.2	19.70 ± 0.86
Полярный Урал	0.34 ± 0.01	0.020 ± 0.002	1.77 ± 0.2	15.96 ± 0.21
Ергаки	0.35 ± 0.01	0.031 ± 0.003	2.69 ± 0.17	21.06 ± 0.24
г. Северобайкальск	0.33 ± 0.01	0.020 ± 0.001	2.55 ± 0.37	20.17 ± 0.43
Тянь-Шань	0.38 ± 0.02	0.020 ± 0.004	2.50 ± 0.4	19.40 ± 0.74
с. Чаган-Узун	0.46 ± 0.02	0.042 ± 0.004	3.25 ± 0.26	20.61 ± 0.44
Альпы	0.46 ± 0.02	0.016 ± 0.002	2.98 ± 0.43	22.17 ± 0.51
г. Томск	0.30 ± 0.01	0.015 ± 0.0009	2.65 ± 0.38	16.94 ± 1.09
Подмосковье	0.31 ± 0.02	0.010 ± 0.0009	1.85 ± 0.35	21.60 ± 1.02
Эстония	0.28 ± 0.01	0.008 ± 0.0009	2.76 ± 0.31	17.9 ± 0.94
г. Нальчик	0.56 ± 0.02	0.021 ± 0.002	15.00 ± 0.9	30.70 ± 1.38
Гуниб	0.75 ± 0.03	0.015 ± 0.001	17.76 ± 1.34	30.10 ± 1.68
Талги	0.57 ± 0.03	0.014 ± 0.001	13.80 ± 1.17	30.13 ± 0.75
Ногайская степь	0.54 ± 0.02	0.007 ± 0.0008	6.98 ± 0.6	25.63 ± 1.4
г. Сочи	0.56 ± 0.02	0.02 ± 0.002	7.45 ± 0.69	2.76 ± 0.79
с. Архыз	0.52 ± 0.02	0.02 ± 0.004	5.19 ± 0.53	26.66 ± 0.83

Таблица 4. Коэффициенты Стьюдента при сравнении средних значений толщины гиподерм ($P = 99 \%, t_{st} = 2.75$)

Вариация	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	J9	J10	J11	J12	J13	J14	J15	J16	J17	J18	J19	J20	J21	J22	J23	J24	J25
J1	0	4.51	0.54	2.14	4.01	2.02	3.13	2.52	5.44	1.30	9.14	0.11	1.24	1.80	0.58	1.62	3.37	0.53	2.90	6.59	5.18	10.07	3.11	6.35	5.81
J2	4.51	0	4.24	2.63	0.54	1.85	2.41	1.63	0.78	2.15	2.34	5.59	3.68	2.06	4.25	5.99	0.41	3.51	0.40	8.81	7.09	13.20	5.37	9.69	8.99
J3	0.54	4.24	0	1.71	3.72	1.67	2.74	2.17	5.22	0.96	9.40	0.84	0.74	1.43	0.03	2.26	3.13	0.87	2.62	6.94	5.44	10.86	3.40	7.01	6.39
J4	2.14	2.63	1.71	0	2.09	0.33	0.66	0.72	3.54	0.21	6.62	2.88	1.04	0.10	1.70	3.79	2.13	1.86	1.50	7.65	6.06	11.88	4.14	8.11	7.44
J5	4.01	0.54	3.72	2.09	0	1.39	1.80	1.14	1.34	1.74	3.15	5.03	3.14	1.61	3.72	5.53	0.78	3.15	0.00	8.55	6.86	12.90	5.10	9.34	8.65
J6	2.02	1.85	1.67	0.33	1.39	0	0.12	0.30	2.57	0.44	4.27	2.42	1.14	0.19	1.65	3.34	0.78	1.91	1.09	7.37	5.95	10.44	4.07	7.22	6.75
J7	3.13	2.41	2.74	0.66	1.80	0.12	0	0.27	3.45	0.65	8.03	4.80	1.97	0.37	2.75	5.05	1.90	2.33	1.20	8.18	6.42	13.46	4.54	9.35	8.46
J8	2.52	1.63	2.17	0.72	1.14	0.30	0.27	0	2.39	0.18	5.69	1.65	0.34	0.51	0.90	2.72	2.32	1.40	1.74	7.06	5.65	10.24	3.70	6.87	6.37
J9	5.44	0.78	5.22	3.54	1.34	2.57	3.45	2.39	0	2.80	1.36	6.79	4.67	2.79	5.23	6.95	0.11	4.09	1.00	9.29	7.48	14.06	5.83	10.51	9.74
J10	1.30	2.15	0.96	0.21	1.74	0.44	0.65	0.74	2.80	0	4.22	1.52	0.49	0.27	0.94	2.47	1.99	1.42	1.41	6.76	5.51	9.14	3.61	6.19	5.82
J11	9.14	2.34	9.40	6.62	3.15	4.27	8.03	4.24	1.36	4.22	0	15.9	8.80	4.53	9.54	11.2	0.88	5.42	2.01	10.5	8.35	18.19	6.83	13.87	12.50
J12	0.11	5.59	0.84	2.88	5.03	2.42	4.80	3.08	6.79	1.52	15.99	0	1.81	2.16	0.90	1.97	3.69	0.52	3.26	6.88	5.33	11.52	3.22	7.24	6.48
J13	1.24	3.68	0.74	1.04	3.14	1.14	1.97	1.61	4.67	0.49	8.80	1.81	0	0.91	0.72	3.00	2.76	1.29	2.20	7.28	5.73	11.52	3.73	7.62	6.94
J14	1.78	2.05	1.42	0.10	1.60	0.19	0.37	0.50	2.77	0.26	4.47	2.13	0.90	0	1.41	3.08	1.87	1.75	1.25	7.22	5.83	10.18	3.93	6.99	6.94
J15	0.58	4.25	0.03	1.70	3.72	1.65	2.75	2.16	5.23	0.94	9.54	0.90	0.72	1.42	0	2.32	3.12	0.89	2.61	6.97	5.46	10.95	3.42	7.07	6.44
J16	1.62	5.99	2.26	3.79	5.53	3.34	5.05	3.92	6.95	2.47	11.26	1.97	3.00	3.11	2.32	0	4.35	0.50	3.99	5.80	4.52	8.78	2.32	5.06	4.61
J17	3.37	0.41	3.13	2.13	0.78	1.72	1.90	1.54	0.11	1.99	0.88	3.69	2.76	1.88	3.12	4.35	0	3.12	0.67	7.82	6.57	9.97	4.90	7.42	7.09
J18	0.53	3.51	0.87	1.86	3.15	1.91	2.33	2.22	4.09	1.42	5.42	0.52	1.29	1.75	0.89	0.50	3.12	0	2.67	5.30	4.32	6.74	2.33	4.08	3.85
J19	2.90	0.40	2.62	1.50	0.00	1.09	1.20	0.87	1.00	1.41	2.01	3.26	2.20	1.26	2.61	3.99	0.67	0.00	0	7.67	6.34	10.17	4.58	7.37	6.99
J20	6.59	8.81	6.94	7.65	8.55	7.37	8.18	7.71	9.29	6.76	10.56	6.88	7.28	7.24	6.97	5.80	7.82	5.30	7.67	0	0.28	0.36	2.58	2.51	2.51
J21	5.18	7.09	5.44	6.06	6.86	5.95	6.42	6.21	7.48	5.51	8.35	5.33	5.73	5.84	5.46	4.52	6.57	4.32	6.34	0.28	0	0.02	2.04	1.82	1.84
J22	10.0	13.2	10.8	11.8	12.9	10.4	13.4	11.2	14.0	9.14	18.19	11.5	11.5	10.2	10.9	8.78	9.97	6.74	10.1	0.36	0.02	0	2.83	3.18	3.10
J23	3.11	5.37	3.40	4.14	5.10	4.07	4.54	4.35	5.83	3.61	6.83	3.22	3.73	3.95	3.42	2.32	4.90	2.33	4.58	2.58	2.04	2.83	0	0.71	0.63
J24	6.13	9.38	6.74	7.82	9.04	7.03	8.95	7.64	10.1	6.05	13.21	6.90	7.33	6.84	6.80	4.88	7.29	4.00	7.22	2.48	1.80	3.09	0.70	0	0.09
J25	5.81	8.99	6.39	7.44	8.65	6.75	8.46	7.32	9.74	5.82	12.50	6.48	6.94	6.57	6.44	4.61	7.09	3.85	6.99	2.51	1.84	3.10	0.63	0.09	0

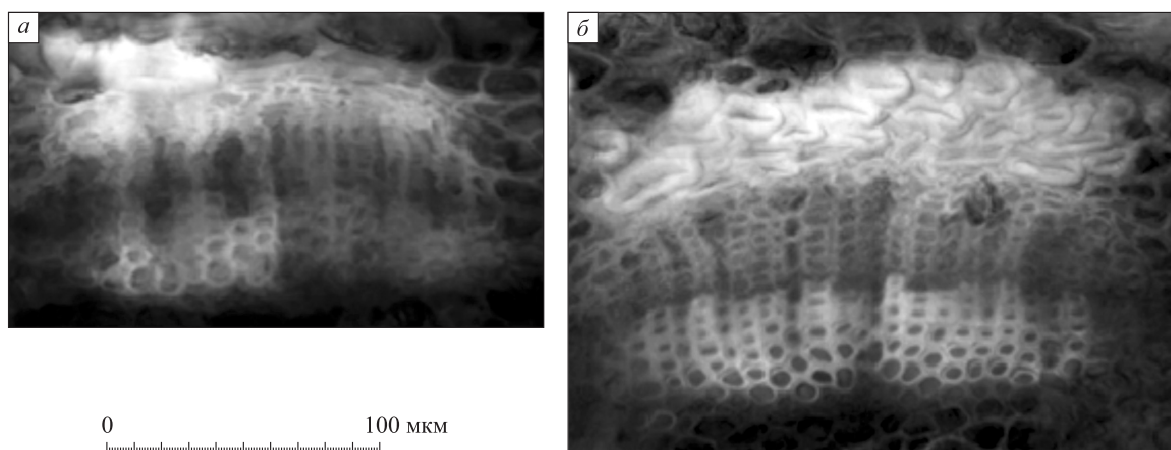


Рис. 1. Проводящий пучок можжевельника вариации *J. communis* var. *saxatilis* (а) и *J. communis* var. *oblonga* (б) (деление шкалы – 1 мкм).

Популяция из Аляски *J. communis* var. *depressa* по своим параметрам близка к дальневосточным представителям *J. communis* var. *saxatilis*, достоверно отличаясь только по высоте хвои и толщине гиподермы.

Можжевельник *J. communis* L. var. *communis* характеризуется длинной остроконечной хвоей (12–14 мм), самыми мелкими смоляными ходами (периметр 0.32–0.38 мм), значимо отличаясь по данным признакам от растений *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *depressa*.

При изучении особенностей строения листа у различных представителей хвойных, исследователями было замечено, что по изменению соотношения между проводящей тканью и тканями листа можно судить о состоянии растения в разных условиях произрастания и выяснить особенности экологической принадлежности растения (Нестерович и др., 1986).

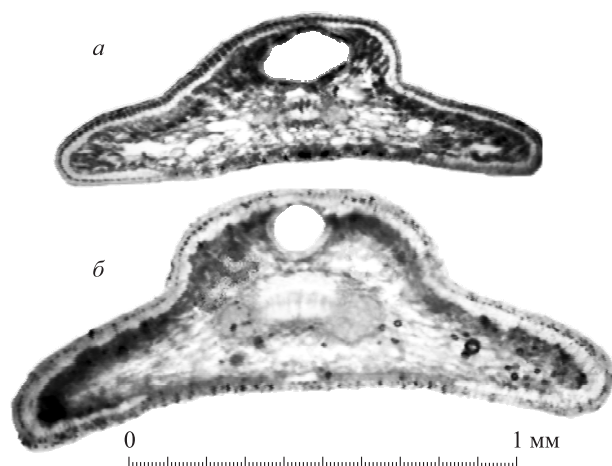


Рис. 2. Поперечный срез хвои можжевельника вариации *J. communis* var. *saxatilis* (а) и *J. communis* var. *oblonga* (б) (деление шкалы 0.01 мм).

Установлено, что более засухоустойчивым видам присущи более высокие значения соотношения между площадями проводящего цилиндра и поперечного сечения хвои (коэффициент засухоустойчивости). По шкале, разработанной для сосновых, виды, которые имеют отношение этих параметров до 0.07 являются гигромезофитами, с 0.08 до 0.2 – мезофитами, с 0.2 до 0.27 – ксеромезофитами, с 0.28 до 0.32 – ксерофитами.

По литературным данным известно, что *J. communis* var. *saxatilis* относится к группе мезопсихрофитов (Коропачинский, 1983), *J. communis* L. var. *communis* – к мезоксерофитам (Коропачинский, 1983), *J. communis* var. *oblonga* – к ксерофитам (Садыкова, 2010).

По данным наших исследований, большая часть можжевельника *J. communis* var. *saxatilis* имеет коэффициент засухоустойчивости меньше 2 (рис. 3). *J. communis* var. *oblonga* – больше 2.1, а *J. communis* L. var. *communis* – около 2.

Можжевельник северных и высокогорных популяций вариации *J. communis* var. *saxatilis* произрастает в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых почв. Поэтому растения данных мест произрастания относят к мезопсихрофитам, предпочитающими расти на хорошо дренируемых и переувлажненных холодными водами почвах, в условиях высокогорья и тундры, где, с одной стороны, наблюдается избыток воды в среде обитания, с другой – ее недоступность в связи с низкими температурами воздуха и почвы.

Популяции можжевельника, имеющие коэффициент засухоустойчивости больше 2, произрастают в зоне островного распространения вечной мерзлоты (*J. communis* var. *saxatilis*)

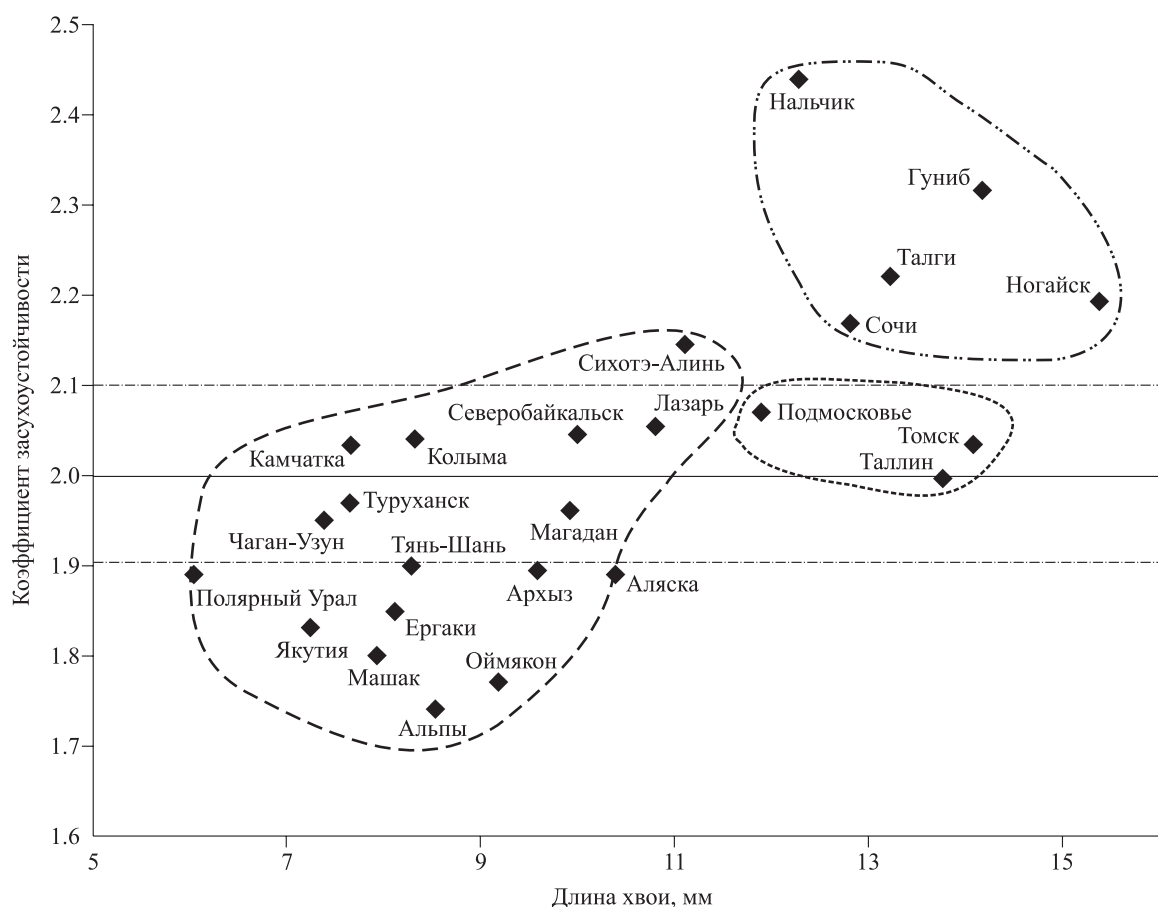


Рис. 3. Распределение популяций можжевельника обыкновенного относительно длины хвои и коэффициента засухоустойчивости.

или в безмерзлотных областях (*J. communis* var. *oblonga*, *J. communis* L. var. *communis*). Можжевельник *J. communis* var. *oblonga* произрастает на открытых степных участках, в горах, на каменистых склонах. Популяции *J. communis* L. var. *communis* чаще встречаются в подлеске. Сочетание мезоморфных и ксероморфных признаков повышает экологическую пластичность можжевельника и способствует широкому распространению вида.

Опираясь на литературные данные и проведенные исследования, мы можем выделить для можжевельника обыкновенного три экологические группы по отношению к влаге: мезопсихрофиты с коэффициентом засухоустойчивости от 1.7 до 1.9 (северные и высокогорные популяции *J. communis* var. *saxatilis*, *J. communis* var. *depressa*); мезоксерофиты с коэффициентом засухоустойчивости 1.91–2.1 (*J. communis* L. var. *communis* и часть популяций *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающих в зоне островного распространения вечной мерзлоты); ксерофиты с коэффициентом засухоустойчивости 2.11–2.5 (*J. communis* var. *oblonga*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение хвои можжевельников показало ряд приспособлений, позволяющих им расти даже в условиях физиологической сухости: вечная мерзлота, болота, высокогорья.

Можжевельник *J. communis* var. *saxatilis*, как правило, относится к группе мезопсихрофитов с соотношением площади проводящего пучка к площади среза хвои меньше 2. Отличается короткой узкой тупой хвоей, с одной устьичной полоской, но хорошо развитыми смоляными ходами. Жизненная форма – стелющиеся кустарники.

Растения *J. communis* var. *depressa* значительно не отличаются от вариации *J. communis* var. *saxatilis* по большинству изученных признаков и также принадлежат к группе мезопсихрофитов, по-видимому, являясь географической формой последнего.

Можжевельник *J. communis* L. var. *communis*, как правило, произрастает в подлеске, на болотистых почвах и обладает длинной узкой острой хвоей, с 1–2 устьичными полосками, небольшим

смоляным ходом, проводящим пучком и коэффициентом засухоустойчивости немного больше 2. Это колоновидные кустарники или стелющиеся деревья. Вариацию *J. communis* L. var. *communis* можно отнести к группе мезоксерофитов.

J. communis var. *oblonga*, произрастающий на открытых степных участках, имеет самую длинную широкую остроконечную хвою с 2 устьичными полосками, крупными проводящими пучками и небольшими смоляными ходами, большим числом обкладочных клеток (6–17) и хорошо развитой покровной тканью. По жизненной форме – невысокое стелющееся деревце или кустарник. Данная вариация имеет самую ксероморфную структуру хвои и может быть отнесена к экологической группе ксерофитов.

Популяции можжевельника выбирают разные стратегии для переживания недостатка влаги. У мезопсихрофитов наблюдается уменьшение длины и толщины хвои, увеличение размеров смоляного канала. У ксерофитов увеличивается число обкладочных клеток, размеры проводящего пучка, толщина хвои и покровной ткани, смоляные ходы уменьшаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / ред. П. С. Чиков. М.: ГУГиК, 1976. 340 с.
- Войтюк Ю. А., Кучеренко С. Н., Ивченко И. С. К изучению распространения и некоторых эколого-ценотических особенностей *Juniperus communis* L. на южной границе ареала (в пределах Украины) // Проблемы общей и молекулярной биологии: Сб. науч. тр. Киев, 1985. С. 60–64.
- Герлинг Н. В. Структура хвои видов р. *Juniperus* в условиях интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 80-летию со дня рожд. академика Л. Н. Андреева. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 111–116.
- Джанаева В. М. Определитель семейства можжевельных. Фрунзе: Илим, 1969. 93 с.
- Долгая З. К. Влияние климата на анатомо-морфологические особенности хвои можжевельников // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1937. Т. 66. Вып. 2. С. 249–295.
- Иванов А. Ф., Пономарева А. В., Дерюгина Т. Ф. Отношение древесных растений к влажности и кислотности почвы. Минск: Наука и техника, 1966. 232 с.
- Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118.
- Имханицкая Н. Н. Критическая заметка о кавказских видах секции *Juniperus* рода *Juniperus* L. // Новости сист. высш. раст. 1990. № 27. С. 5–16.
- Князева С. Г. Морфолого-анатомические особенности хвои можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) // Хвойные бореал. зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 92–96.
- Князева С. Г., Хантемирова Е. В. Сравнительный анализ генетической и морфолого-анатомической изменчивости можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) // Генетика. 2020. Т. 56. № 1. С. 55–66.
- Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 291 с.
- Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 383 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособ. для биол. спец. вузов – 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Мухамедишин К. Д. Арча. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 94 с.
- Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 95 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
- Садыхова Г. А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Bieb.) в Дагестане: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08; 03.02.01. Махачкала: Даг. гос. ун-т, 2010. 22 с.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П. Можжевельники обыкновенный и казацкий на Южном Урале: распространение, популяционная структура, сохранение генофонда. Уфа: Гилем; Башк. энцикл., 2016. 168 с.
- Adams R. P. Junipers of the World: The genus *Juniperus*. 4th ed. Trafford Publ., 2014. 422 p.
- Adams R. P., Pandey R. N., Leverenz J. W., Dignard N., Hoegh K., Thorfinnsson T. Pan-Arctic variation in *Juniperus communis*: historical biogeography based on DNA fingerprinting // Biochem. Syst. Ecol. 2003. V. 31. Iss. 2. P. 181–192.
- Farjon A. World checklist and bibliography of conifers. Second edition. Royal Bot. Gardens, Kew, 2001. 316 p.
- Ivanova L. A. Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. Iss. 2. P. 107–115 (Original Rus. Text © L. A. Ivanova, 2014, publ. in Ekologiya. 2014. N. 2. P. 109–118).
- Knyazeva S. G., Khantemirova E. V. Comparative analysis of genetic and morpho-anatomical variability of common juniper (*Juniperus communis* L.) // Rus. J. Gen. 2020. V. 56. Iss. 1. P. 48–58 (Original Rus. text © S. G. Knyazeva, E. V. Khantemirova, 2020, publ. in Genetika. 2020. V. 56. N. 1. P. 55–66).

MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL FEATURES OF THE NEEDLES OF INTRASPECIFIC VARIATIONS OF COMMON JUNIPER

S. G. Knyazeva

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: knyazevas@mail.ru

Comparative study was carried out by morphological, anatomical features of needles of four variations of the common juniper (*Juniperus communis* L.). The plants belong to three ecological groups in relation to moisture – mesopsychrophytes, xeromesophytes and mesoxerophytes. Juniper variations choose different strategies for experiencing a lack of moisture. Mesopsychrophytes (a drought tolerance coefficient of less than 2) include variations of *J. communis* var. *saxatilis* and *J. communis* var. *depressa* and distinguished by small, blunt and thin needles, but large resin channels, the life form is a creeping shrub. Mesoxerophytes (drought resistance coefficient greater than 2.1) include, first of all, *J. communis* var. *oblonga* plants, have long, thick, sharp needles with two stomatal stripes, a large number of lining cells, large conductive bundles, developed conductive needle tissue, but small resin passages. These are usually tall shrubs or trees. Juniper variations of *J. communis* var. *communis* can be attributed to the group of xeromesophytes and by many features it occupies an intermediate position between *J. communis* var. *saxatilis* and *J. communis* var. *oblonga*. These plants, on the one hand, represent columnar shrubs and trees and have long sharp needles, small resin passages and, on the other, there are thin needles with as a rule, one stomatal strip and a small number of lining cells.

Keywords: *Juniperus communis* L., anatomy, morphology, variability, intraspecific taxonomy.

How to cite: Knyazeva S. G. Morphological and anatomical features of the needles of intraspecific variations of common juniper // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 76–84 (in Russian with English abstract and references).

УДК 582.711.711(571.51)

НОВАЯ ФОРМА ТАВОЛГИ ИЗВИЛИСТОЙ С ЗАПАДНОГО САЯНА

А. В. Каракулов¹, Д. Н. Шауло¹, Е. А. Шикалова^{2,3}

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090

² Объединенная дирекция государственного природного биосферного
заповедника «Саяно-Шушенский»
и национального парка «Шушенский бор»
ул. Заповедная, 7, Шушенское, Красноярский край, 662710

³ Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова
проспект Ленина, 90, Абакан, Республика Хакасия, 655017

E-mail: krk@inbox.ru, dshaulo@yandex.ru, e.shikalova@vail.ru

Поступила в редакцию 01.07.2022 г.

Вопросы изучения биологического разнообразия, в том числе и на внутривидовом уровне, – одни из важнейших в биологии. Формовое разнообразие древесных растений выявлено далеко не полностью. Чаще всего новые формы выявляют по габитусу кроны, размерам и форме листовых пластинок и их опушению, размерам и окраске цветков. Значительно реже обращают внимание на окраску листьев. В процессе полевых работ в 2021 г. на Куртушибинском хребте, входящем в систему Западного Саяна, на территории охранной зоны государственного природного биосферного заповедника «Саяно-Шушенский» близ населенного пункта Базага, авторами была обнаружена небольшая популяция таволги извилистой (*Spiraea flexuosa* Fisch ex Cambess.) с яркими карминно-красными листьями. Ранее у таволги извилистой никаких форм отмечено не было. Однако для близкородственного вида *S. chamaedryfolia*, которую некоторые авторы ранее считали синонимом таволги извилистой, были описаны 3 формы: *f. crataegifolia* Zhl., *f. transiens* Zhl. и *f. stenophylla* Zhl. Они различались только формой и размерами листовых пластинок. Формы с иной окраской листьев, кроме типичной зеленой, ранее не описывались. Найденная форма, интродуцированная в дендрарий ЦСБС СО РАН, сохранила свои признаки. В соответствии с Кодексом ботанической номенклатуры, ей присвоено наименование *Spiraea flexuosa* Fisch ex Cambess. *f. atropurpurea* Karakulov et Shaulo. Краснолистая форма таволги извилистой отличается высокой декоративностью и может с успехом использоваться в озеленении населенных пунктов Сибири.

Ключевые слова: таволга извилистая, Куртушибинский хребет, Саяно-Шушенский государственный природный биосферный заповедник, Красноярский край.

DOI: 10.15372/SJFS20230210

ВВЕДЕНИЕ

В процессе полевых работ в 2021 г. на Куртушибинском хребте, входящем в систему Западного Саяна, на территории охранной зоны государственного природного биосферного заповедника «Саяно-Шушенский», близ населенного пункта Базага, нами была обнаружена небольшая популяция таволги извилистой (*Spiraea flexuosa* Fisch ex Cambess.) с яркими карминно-красными листьями.

Таволга извилистая относится к секции *Chamaedryon* Ser. рода *Spiraea* L. семейства Rosaceae Juss (Пояркова, 1939; Положий, 1988; Полякова и др., 2015; Poliakova et al., 2018). Это кустарник с прямыми или коленчато изогнутыми ветвями, достигающий высоты 1.5 м. Побеги с бледно-желтой или коричневатой-желтой корой, ребристые. Листья от продолговато-яйцевидных до продолговато-эллиптических, цельные, острые, с клиновидным или округлым основанием, почти от основания или выше середины

(на генеративных побегах) неравно-зубчатые, 1–4 (6) см длиной и 0.6–2 (2.5) см шириной, на коротких черешках, равных или немного длиннее почек. Соцветия 4–15-цветковые, щитковидные. Цветоножки голые, 8–18 мм длиной. Венчик белый, 8–10 (12) мм диаметром. Листовки опушены только в верхней части, столбики отходят от брюшного шва. Ареал – горные районы Южной Сибири, Южная Якутия, юг Дальнего Востока России и прилегающие районы Монголии, Китая и Кореи.

Следует отметить, что не все исследователи согласны с самостоятельностью вида. Так, П. Н. Крылов (1933) трактовал его как *S. chamaedryfolia* L. var. *flexuosa* Maxim., В. А. Недолужко (1995) приводил вид для флоры Дальнего Востока как *S. chamaedryfolia* L. ssp. *flexuosa* (Fisch. ex Cambess.) Nedoluzhko, а В. М. Старченко (2008) в качестве синонима *S. flexuosa* указывала *S. elegans* Pojark. Вместе с тем В. В. Шульгина (1954), А. В. Положий (1988) и И. Ю. Коропачинский (2002), признавали самостоятельность вида *S. flexuosa* Fisch. ex Cambess.

Ранее у таволги извилистой никаких форм не было отмечено, однако для *S. chamaedryfolia* были описаны 3 формы: *f. crataegifolia* Zhl. с широкояйцевидными листьями до 8 см длиной и 4.5 см шириной, *f. transiens* Zhl. с узкояйцевидными надрезанными или двоякозубчатыми листьями и *f. stenophylla* Zhl. с пурпурно-фиолетовыми молодыми побегами и ланцетовидными листьями, с легким синеватым налетом снизу (Коропачинский, 2002). Формы *S. chamaedryfolia* с иной окраской листьев, кроме типичной зеленой, ранее не описывались. Отмечались высокая полиморфность этого вида и необходимость изучения его изменчивости с целью введения в культуру многочисленных внутривидовых (прежде всего декоративных) форм (Коропачинский, 2002).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Гербарные материалы таволги извилистой с яркими, карминно-красными листьями собраны на Куртушибинском хребте, в точке с координатами 52.054453° с. ш., 92.134522° в. д. Всего, ввиду ограниченной популяции, собрано и проанализировано 7 гербарных листов. Интродукция живых экземпляров проведена на научном участке лаборатории дендрологии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск). Изучение морфологических

особенностей и фотографирование объектов проведено с использованием стереоскопического микроскопа Carl Zeiss Discovery V 12. Голотип и изотип хранятся в гербарии им. М. Г. Попова (NSK), лектотипы – в гербарии им. И. М. Красноборова (NS) и в гербарии Алтайского государственного университета (ALTU), г. Барнаул. Акронимы гербариев приведены согласно В. М. Thiers (2016) и The New York Botanical Garden Herbarium (2023). Изображение голотипа *S. flexuosa* f. *atropurpurea* получено с помощью Microtek ObjectScan 1600. Лектотипификация *S. flexuosa* проведена по правилам Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (Шэньчжэньский кодекс) (International Code..., 2018) и сверена с контрольными списками синонимов сосудистых растений мира (Hassler, 2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Spiraea flexuosa Fisch ex Cambess. f. *atropurpurea* Karakulov et Shauro forma nova.

Голотип: Россия, Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, Куртушибинский хребет, охранный зона Саяно-Шушенского государственного природного биосферного заповедника, окрестности д. Базага, правый берег Енисея, подножие скального останца. Lat: 52.054453° с. ш., Lon: 92.134522° в. д., высота – 540 м над ур. м., 14.07.2021. Coll. & Det. A. Karakulov. Barcode № «NSK 0000923» (рис. 1).

Изотип: Россия, Красноярский край, Ермаковский район, Западный Саян, Куртушибинский хребет, охранный зона Саяно-Шушенского государственного природного биосферного заповедника, окрестности д. Базага, правый берег Енисея, подножие скального останца. Lat: 52.054453° с. ш., Lon: 92.134522° в. д., высота над уровнем моря: 540 м, 14.07.2021. Coll. & Det. A. Karakulov et D. Shauro. Barcode № «NSK 0000923».

Spiraea flexuosa Fisch ex Cambess. f. *atropurpurea* Karakulov et Shauro forma nova is a shrub with straight, ribbed, yellow-brown shoots up to 1 m tall. Young shoots have a weak short pubescence. Leaves oblong-ovate to oblong-elliptic 3.5–4.5 (5) cm long and 1.5–2.5 (3) cm wide, doubly serrated, on short 3–5 mm petioles. The base of the leaf blade is wedge-shaped or rounded. The underside of the leaf has pubescence, especially developed along the veins. The upper epidermis of the leaf is intensely carmine red, the lower epidermis is olive green.



Рис. 1. Голотип *Spiraea flexuosa* Fisch ex Camberss. f. *atropurpurea* Karakulov et Shaulo.

Spiraea flexuosa Fisch ex Camberss. f. *atropurpurea* Karakulov et Shaulo forma nova – кустарник с прямыми ребристыми, желто-коричневыми побегами до 1 м высотой. Молодые побеги имеют слабое короткое опушение. Листья от продолговато-яйцевидных до продолговато-эллиптических, 3.5–4.5 (5) см длиной и 1.5–2.5 (3) см шириной, двоякозубчатые, на коротких (3–5 мм) черешках. Основание листовой пла-

стинки клиновидное или округлое. Нижняя сторона листа имеет опушение, особенно развитое вдоль жилок. Верхний эпидермис листа интенсивно карминно-красный, нижний эпидермис – оливково-зеленый (рис. 2).

Фитоценоз представлял собой кустарниковые заросли у подножия скального останца, состоящие из *S. chamaedryfolia* L., *S. sericea* Turcz., *S. flexuosa*, *Rhododendron ledebourii* Pojark., *Rosa*

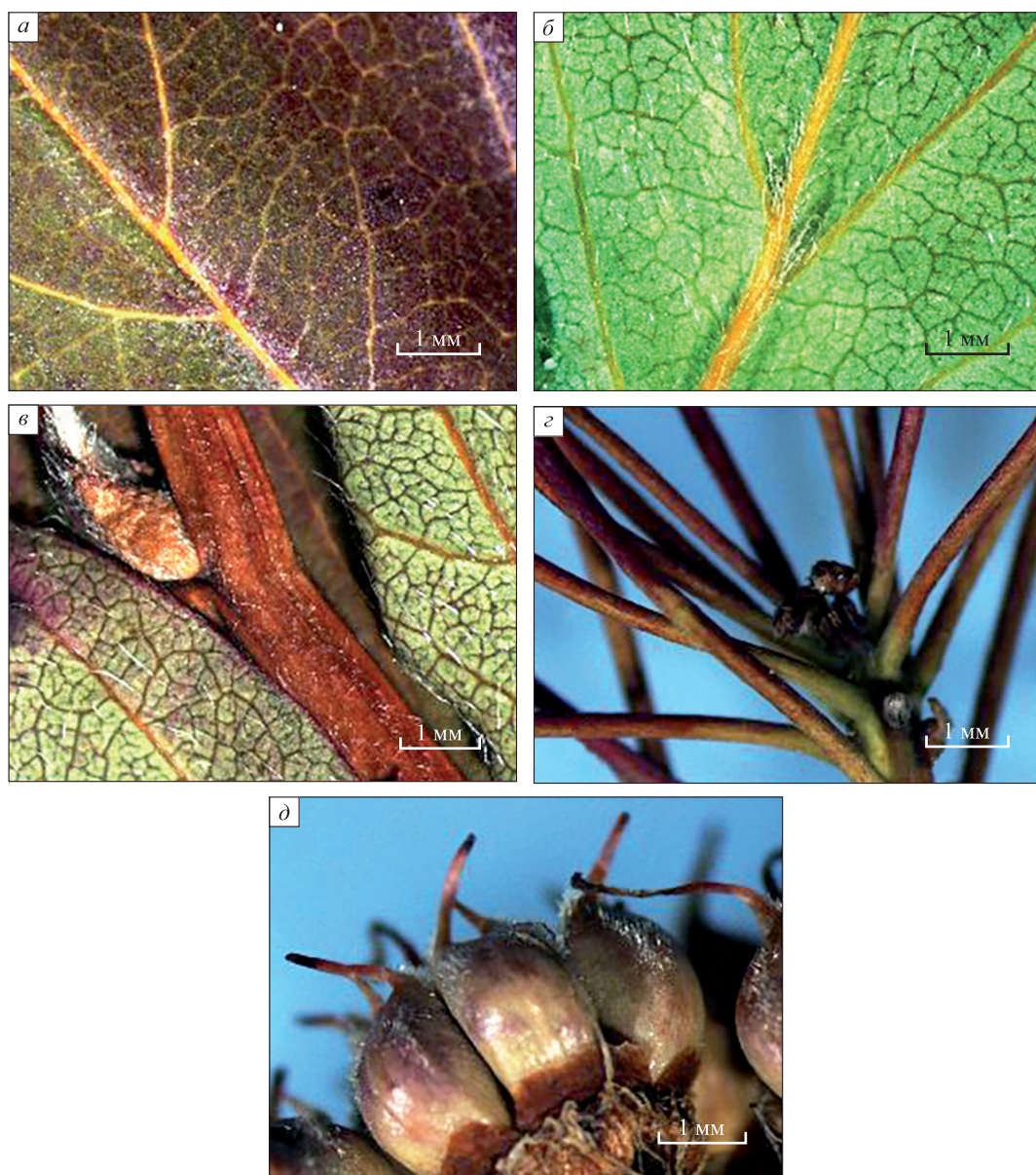


Рис. 2. Некоторые морфологические особенности *Spiraea flexuosa* Fisch ex Cambess. f. *atropurpurea* Karakulov et Shaulo.

а – верхняя сторона листовой пластинки; *б* – нижняя сторона листовой пластинки; *в* – опушение молодого побега; *г* – опушение листьев; *д* – опушение листьев.

acicularis Lindl., с участием *Veratrum nigrum* L., *Lactuca sibirica* (L.) Maxim., *Silene stylosa* Bunge. и др.

Описываемая форма отличается высокой декоративностью и может быть рекомендована для использования в озеленении, учитывая, что таволга извилистая давно введена в культуру и широко используется для одиночных посадок, создания куртин и живых изгородей.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290027-6 по проекту «Теоретические и прикладные аспек-

ты изучения генофондов природных популяций растений и сохранения растительного разнообразия вне типичной среды обитания (*ex situ*)».

При подготовке статьи использованы материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (НСК)», № УНУ 440537.

Авторы выражают глубокую благодарность руководству и сотрудникам научного отдела Саяно-Шушенского государственного природного биосферного заповедника за помощь в организации проведения полевых работ и сбора материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коропачинский И. Ю. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2002. 707 с.
- Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Т. 7. С. 1449–1830.
- Недолужко В. А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 207 с.
- Полякова Т. А., Шатохина А. В., Ширманов М. В., Бондаренко Г. Н. Оценка таксономических отношений у сибирских представителей секции *Chamaedryon* Ser. рода *Spiraea* L. (Rosaceae Juss.) на основе анализа нуклеотидного полиморфизма ITS региона // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XIV Междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. С. 353–358.
- Положий А. В. *Spiraea* // Флора Сибири / Ред. А. В. Положий, Л. И. Малышев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. Т. 8. С. 10–20.
- Пояркова А. И. *Spiraea* // Флора СССР / Ред. В. Л. Комаров. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 283–305.
- Старченко В. М. Флора Амурской области и ее охрана. М.: Наука, 2008. 228 с.
- Шульгина В. В. Деревья и кустарники СССР / Ред. С. Я. Соколов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. С. 269–332.
- Hassler M. Synonymic checklists of the vascular plants of the world (14.7, Jan. 2023) <https://www.worldplants.de>
- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code), 2018. <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>
- Poliakova T. A., Shatokhina A. V., Bondarenko G. N., Polotov D. V. Assessment of genetic diversity of some Siberian and Far Eastern species of the genus *Spiraea* (Rosaceae) by newly developed multiplex panels of nuclear SSR loci // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii (Vavilov J. Gen. Breed.). 2018. V. 22. N. 6. P. 654–659.
- The New York Botanical Garden Herbarium (NY), 2023. <https://www.gbif.org/dataset/d415c253-4d61-4459-9d25-4015b9084fb0>
- Thiers B. M. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Bot. Garden's Virtual Herbarium, 2016. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>

A NEW FORM OF *Spiraea flexuosa* FROM WESTERN SAYANA. V. Karakulov¹, D. N. Shaulo¹, E. A. Shikalova^{2,3}¹ Central Siberian Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090 Russian Federation² Joint Directorate of the Sayano-Shushenskiy State Natural Biosphere Reserve
and Shushenskiy Bor National Park
Zapovednaya str., 7, Shushenskoe, Krasnoyarsk Krai, 662710 Russian Federation³ N. F. Katanov Khakass State University
Prospekt Lenina, 90, Abakan, Republic of Khakassia, 655017 Russian Federation

E-mail: krk@inbox.ru, dshaulo@yandex.ru, e.shikalova@vail.ru

The issues of studying biological diversity, including at the intraspecific level, are among the most important in biology. The form diversity of woody plants is far from fully revealed. Most often, new forms are identified by crown habit, size and shape of leaf blades and their pubescence, size and color of flowers. Much less attention is paid to the color of the leaves. In the course of fieldwork in 2021, on the Kurtushibinsky Ridge, which is part of the Western Sayan system, in the protected zone of the Sayano-Shushensky State Natural Biosphere Reserve near the village of Bazaga, the authors found a small population of spiraea flexuous (*Spiraea flexuosa* Fisch ex Cambess.) with bright, carmine-red leaves. Previously, no forms were noted in spiraea flexuous. However, for the closely related species *S. chamaedryfolia*, which some authors previously considered a synonym for spiraea flexuous, 3 forms were described: *f. crataegifolia* Zhl., *f. transiens* Zhl. and *f. stenophylla* Zhl. They differed only in the shape and size of the leaf blades. Forms with leaves other than typical green have not been described before. The found form, being introduced into the arboretum of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, retained its characteristics. In accordance with the Code of Botanical Nomenclature, she was given the name – *Spiraea flexuosa* Fisch ex Cambess., *f. atropurpurea* Karakulov et Shaulo. The red-leaved form of spiraea flexuous is highly decorative and can be successfully used in landscaping settlements in Siberia.

Keywords: *spiraea flexuous*, Kurtushibinsky Ridge, Sayano-Shushensky State Natural Biosphere Reserve, Krasnoyarsk Krai.**How to cite:** Karakulov A. V., Shaulo D. N., Shikalova E. A. A new form of *Spiraea flexuosa* from Western Sayan // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 85–89 (in Russian with English abstract and references).

УДК 574.472 (571.51)

ВИДОВОЙ СОСТАВ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ЗОНЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ВОДОХРАНИЛИЩА НИЖНЕБОГУЧАНСКОЙ ГЭС

И. Ю. Буянов¹, М. Е. Коновалова², Д. М. Данилина², Н. А. Жиленко³, К. В. Шестак³

¹ Красноярский парк флоры и фауны «Роев ручей»
660006, Красноярск, ул. Свердловская, 293

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

³ Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева
660037, Красноярск, просп. им. газеты «Красноярский рабочий», 31

E-mail: tiger-ra@yandex.ru, markonovalova@mail.ru, dismailova@mail.ru, efanova_natalia@mail.ru, k_shestak@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2022 г.

Изучены видовой состав и биотопическая приуроченность сообществ наземных позвоночных животных на территории потенциального воздействия водохранилища планируемой Нижнебогучанской ГЭС. Исследования проводились в основных местообитаниях животных по стандартным методикам в период с 2021 по 2022 г. Установлено, что фауна позвоночных зоны затопления и потенциального влияния проектируемого водохранилища включает 250 видов, в том числе 56 видов млекопитающих, 187 видов птиц, 3 вида рептилий и 4 вида амфибий. Выделено восемь основных типов биотопов: темнохвойные, светлохвойные, смешанные и мелколиственные леса, водно-болотные комплексы, луга и скальные обнажения. Для каждого типа биотопа выполнен сравнительный анализ фаунистического богатства. Показано, что в лесных типах мест обитания наблюдается самое высокое видовое разнообразие – от 126 до 155 видов. Из них наиболее высокое фаунистическое разнообразие присуще сообществам смешанных лесов – производных насаждений, сформировавшихся после вырубок и пожаров хвойных лесов. Также в лесных биогеоценозах отмечается высокое сходство видового состава наземных позвоночных животных. По составу фауны при сравнении между собой и особенно с лесными биоценозами наиболее специфичны скальные обнажения, водно-болотные угодья и луга. Как правило, эти угодья являются критическими для выживания ряда видов, часть из которых охраняемые. Сохранение этих мест обитания при строительстве и эксплуатации водохранилища Нижнебогучанской ГЭС потребует особого внимания для поддержания естественного уровня видового разнообразия наземных позвоночных животных.

Ключевые слова: видовое разнообразие, биотоп, приуроченность мест обитания, эколого-фаунистический комплекс, Красноярский край.

DOI: 10.15372/SJFS20230211

ВВЕДЕНИЕ

Создание искусственного водохранилища существенно преобразует естественные ландшафты, воздействуя в разной степени на все компоненты биогеоценозов прилегающих территорий. Нижнебогучанская ГЭС станет пятым гидротехническим сооружением на р. Ангара. С учетом наличия других плотин Ангарского каскада воз-

действие Нижнебогучанского водохранилища на прилегающие ландшафты будет усиливаться. Однако довольно небольшая площадь затопления водохранилища позволяет рассчитывать на ограниченное изменение абиотических факторов на прилегающей территории и быструю адаптацию к ним наземной флоры и фауны. Для разработки стратегии устойчивого природопользования и комплексного мониторинга дина-

мики наземных экосистем в зоне влияния водохранилища необходимо учитывать значимость многообразных биогеоценозов для сохранения естественного уровня биоразнообразия прилегающих к водохранилищу ландшафтов. Особое значение для мониторинговых исследований имеет разработка ландшафтно-типологической основы изучения динамики численности и пространственного распределения зоокомплексов как одного из наиболее мобильных компонентов биогеоценозов. Анализ видового разнообразия сообществ позвоночных животных отдельных ключевых участков и их биотопической приуроченности позволяет использовать объективные критерии оценки природоохранной значимости различных природно-территориальных комплексов.

Цель работы – оценка видового разнообразия эколого-фаунистических комплексов позвоночных животных на территории потенциального воздействия водохранилища Нижнебогучанской ГЭС.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рассматриваемая территория относится к бассейну р. Ангара, подзоне южно-таежной и подтаежной среднесибирской тайги (Пармузин, 1964) с резко континентальным климатом. Годовое количество осадков колеблется от 300–400 мм на понижениях и до 500–600 мм на возвышенных элементах рельефа. Среднегодовая температура воздуха -2.5°C . Период с отрицательными температурами длится 195–200 дней. Продолжительность периода с температурами выше 10°C составляет 95–105 дней. Глубина снежного покрова достигает 35–70 (до 80) см (Лиханов, 1964). Территория расположена в области Ангара-Чунского (Приангарского) низкого плато провинции траппового структурно-денудационного плато Тунгусской синеклизы страны Среднесибирского плато (Коржув, 1975).

В 2021–2022 гг. в ходе экспедиционных исследований собраны данные о видовом составе, обилии и биотопическом распределении наземных позвоночных животных во всех сезонах. Общая протяженность пеших маршрутных учетов составила более 77 км, автомобильных – около 235 км. Исследования проводились в основных местообитаниях животных в зоне потенциального влияния Нижнебогучанской ГЭС, которая составила по 10 км в каждую сторону от уреза воды р. Ангара вдоль проектируемой зоны затопления.

Зона предполагаемого затопления Нижнебогучанской ГЭС представляет собой участок р. Ангара протяженностью около 100 км от устья р. Малая Мельничная до Богучанской ГЭС.

Использовались стандартные методики зимних маршрутных учетов (Кузякин и др., 1990), фиксация представителей фауны и следов их жизнедеятельности на маршрутах в бесснежный период (Равкин, 1967), учета мелких млекопитающих на линиях ловушек Геро (Новиков, 1953) и цилиндрами (конусами) с помощью ловчих канавок (Попов, 1945; Наумов, 1951), учета птиц на пробных площадках (Наумов, 1963; Романов, Мальцев, 2005) и на маршрутах (Равкин, 1967; Равкин, Челинцев, 1990), а также стандартные методики геоботанических описаний на топоэкологических профилях (Сукачев, Зонн, 1961). В работе учтены результаты изучения фауны сопредельных территорий, выполненные другими исследователями (Владышевский, Шапарев, 1976; Орешков и др., 2003; Емельянов и др., 2019). Номенклатура видов млекопитающих приводится в соответствии со сводкой «Млекопитающие России» (Павлинов, Лисовский, 2012), птиц – по «Списку птиц Российской Федерации» (Коблик и др., 2006), сосудистых растений – по «Конспекту флоры Сибири» (2005), мохообразных – по М. С. Игнатову, О. М. Афиной (1992).

Пространственный анализ животного населения основывается на представлении изучаемой территории единым целостным ландшафтным образованием. Оно включает в себя различные типы угодий, различающиеся по составу и структуре населения наземных позвоночных. Для классификации местообитаний животных использованы подходы Д. Н. Данилова (1960), М. П. Тарасова (1975), А. С. Шишикина с соавт. (Шишикин, Владимирова, 1999; Shishikin, Oreshkov, 2002), А. С. Шишикина (2006, 2020). Исходными данными для картографирования послужили таксационные описания лесного фонда и планы лесонасаждений. Для создания общей крупномасштабной основы долговременного мониторинга животного населения было дифференцировано восемь крупных групп биотопов: темнохвойные, светлохвойные, смешанные и мелколиственные леса, водно-болотные комплексы, луга, береговые обрывы и скальные обнажения.

Места обитания темнохвойных лесов объединяют лесные насаждения с участием от 5 ед. в составе пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и

кедра (*Pinus sibirica* Du Tour.). Состав и густота подроста и подлеска сильно варьируют. В нижних ярусах темнохвойных лесов преобладают зеленые мхи (*Bryidae* Engl.), с участием хвощей (*Equisetum* L.), видов крупнотравья, таежного мелкотравья (в том числе брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черники (*Vaccinium myrtillus* L.)). Преимущественно распространены травяно-зеленомошные, хвощево-зеленомошные типы леса на выположенных водоразделах (плакорах), в долинах рек и на вогнутых слабодренированных элементах рельефа.

Места обитания широко распространенных светлохвойных лесов включают насаждения с участием от 5 ед. сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), а также лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Подрост, подлесок и нижние ярусы варьируют по составу и структуре в зависимости от условий местопрорастания насаждений. Широко распространены разнотравные, осочково-разнотравные, бруснично-разнотравные, разнотравно-зеленомошные, бруснично-зеленомошные типы леса. Для бруснично-разнотравных, бруснично-зеленомошных серий типов леса характерно наличие значительных площадей плодоносящих ягодников: брусники, черники, голубики (*Vaccinium uliginosum* L.), шикши (*Empetrum nigrum* L.) (Муратов, Петренко, 1985). Светлохвойные леса отличаются резкими изменениями кормовых условий вследствие их типологического и структурного разнообразия.

Места обитания мелколиственных лесов охватывают в основном берёзовые, реже осиновые леса осочково-разнотравные с участием вейников (*Calamagrostis obtusata* Trin., *C. langsdorffii* (Link) Trin.). Моховой покров слабо развит вследствие мощного лиственного опада. Эти леса в основном являются длительно-производными стадиями восстановления темно- и светлохвойных лесов после пожаров и вырубок. В подросте, в зависимости от условий произрастания, преобладают различные хвойные породы (Реймерс, 1972; Белов, 1983).

Места обитания смешанных лесов представляют собой коротко-восстановительную стадию хвойных лесов на вырубках и гарях. Они объединяют разновозрастные насаждения, в которых ни одна из участвующих в древостое пород не имеет абсолютного доминирования. Многообразие всех элементов леса обеспечивает широкий набор кормов. Наличие ягодников, разнообразие мышевидных грызунов, обилие лиственного подроста (в случае высокой мозаичности рас-

тительного покрова и возникновения «эффекта опушки») делает смешанные леса ценным классом угодий для животных.

Болотные угодья в условиях Приангарья приурочены к поймам рек, ключей, вогнутым элементам плакоров. Последние питают истоки рек и ручьев. Болота представляют собой, как правило, довольно некрупные по площади открытые пространства, занятые гидрофильной растительностью (осоками (*Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. diandra* Schrank, *C. rostrata* Stokes, *C. rhynchophylla* C. A. Mey.), гипновыми мхами (*Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske с участием *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs) и травяно-болотными видами. К водным местообитаниям относятся площади водной поверхности рек, ручьев, стариц и озер.

Разнообразные луговые сообщества формируются в приусловных частях пойменных террас и по мелким речным долинам. Часто встречаются пырейные луга (с доминированием *Elytrigia repens* (L.) Nevski), гигантскополевищевые (с *Agrostis gigantea* Roth), наземнейниковые (с *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), лугоовсянниковые (с *Festuca pratensis* Huds.) и другие типы.

К местообитаниям скальных обнажений отнесены скалы, каменистые россыпи, крутые обрывы с ксеромезофильными кустарниковыми сообществами (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt) и петрофитными группировками (*Carex pediformis* C. A. Mey., *Potentilla acaulis* L., *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Ephedra monosperma* C. A. Mey., *Saxifraga spinulosa* Adams. и др. виды).

Для каждого типа биотопа оценен видовой состав фауны и выполнено сравнение фаунистического богатства между ними. Установлены сходство и различие фаунистического богатства в местообитаниях с помощью коэффициента Жаккара (Семкин, 1972), изменяющегося от 0 (при полном различии сообществ) до 1 (при полном сходстве):

$$K_j = C/(A + B - C),$$

где A и B – число видов в первом и втором сообществах, соответственно; C – число общих видов для этой пары описаний.

Для визуализации сходства и различия состава сообществ разных биотопов проведен иерархический кластерный анализ видового состава эколого-фаунистических комплексов с использованием меры сходства Жаккара. По-

строена схема ординации сообществ в плоскости осей, отражающих влияние основных градиентов среды методом главных компонент. При этом сообщества располагаются в пространстве координат так, что наиболее близкие по составу оказываются ближе всего друг к другу. Затем проведена интерпретация направления действия факторов, которые служат основными осевыми векторами (Бигон и др., 1989). Все расчеты и построения произведены с помощью программы PAST 4.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фауна позвоночных зоны затопления и потенциального влияния проектируемого водохранилища Нижнебогучанской ГЭС включает 56 видов млекопитающих, 187 видов птиц, 3 вида рептилий и 4 вида амфибий. Общее видовое богатство фауны территории исследования составляет 250 видов.

Пространственное распределение зоокомплексов имеет общие закономерности для всей рассматриваемой территории (рис. 1). Наибольшее видовое богатство наблюдается в лесных биогеоценозах (167 видов с учетом общих и уникальных). При этом в смешанных лесах число видов немного больше, чем в остальных (на 15 %, чем в мелколиственных, и на 18 %, чем в хвойных). Следующими по богатству фауны являются водно-болотные комплексы (86 видов) с числом видов на 32 % меньше, чем в хвойных лесах.

Еще меньшее видовое разнообразие позвоночных животных наблюдается на лугах (56 видов), где видов на 34 % меньше, чем в водно-болотных угодьях.

Наименьшее количество видов встречается на скальных обнажениях (9 видов), где их на 94 % меньше, чем в смешанных лесах. Вместе

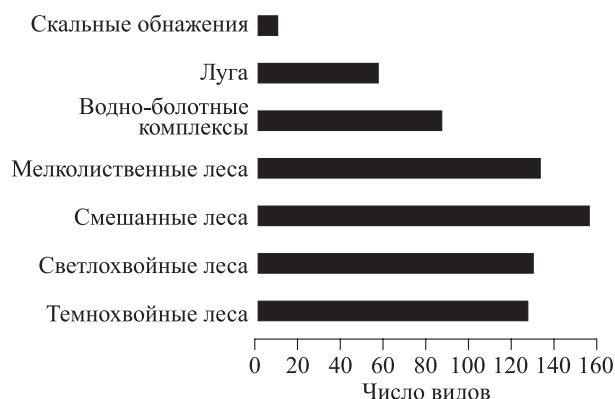


Рис. 1. Богатства фауны в различных местах обитания.

с тем для оценки значимости различных биотопов для общего видового разнообразия фауны позвоночных животных в зоне потенциального влияния проектируемого водохранилища следует учитывать гетерогенность видового богатства различных угодий (табл. 1). Оценка сходства видового богатства угодий между собой выявляет наиболее специфические, а следовательно, критические для утраты видового разнообразия сообщества (табл. 2).

Темнохвойные леса занимают около 3–4 % от площади предполагаемого воздействия Нижнебогучанского водохранилища.

В них встречаются следующие виды птиц: рябчик (*Tetrastes bonasia* Linnaeus, 1758), глухарь (*Tetrao urogallus* Linnaeus, 1758), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758), желна (*Dryocopus martius* Linnaeus, 1758), юрок (*Fringilla montifringilla* Linnaeus, 1758), клестеловик (*Loxia curvirostra* Linnaeus, 1758), щур (*Pinicola enucleator* Linnaeus, 1758), чернозобый дрозд (*Turdus atrogularis* Jarocki, 1819), певчий дрозд (*Turdus philomelos* C. L. Brehm, 1831), кукушка (*Perisoreus infaustus* Linnaeus, 1758), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* Linnaeus, 1758), ворон (*Corvus corax* Linnaeus, 1758), глухая кукушка (*Cuculus saturates* Blyth, 1843), поползень

Таблица 1. Число общих видов, обитающих одновременно в различных угодьях

Угодья	Леса				Водно-болотные комплексы	Луга	Скальные обнажения
	темно-хвойные	светло-хвойные	смешанные	мелколиственные			
Темнохвойные леса	—	114	124	103	11	14	2
Светлохвойные леса	—	—	126	113	13	21	2
Смешанные леса	—	—	—	123	15	21	2
Мелколиственные леса	—	—	—	—	10	23	1
Водно-болотные комплексы	—	—	—	—	—	21	6
Луга	—	—	—	—	—	—	8
Скальные обнажения	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 2. Сходство фаунистического богатства биотопов (коэффициент Жаккара)

Угодья	Леса				Водно-болотные комплексы	Луга	Скальные обнажения
	темно-хвойные	светло-хвойные	смешанные	мелко-лиственные			
Темнохвойные леса	—	0.809	0.947	0.678	0.045	0.058	0.008
Светлохвойные леса		—	0.797	0.661	0.048	0.080	0.007
Смешанные леса			—	0.750	0.055	0.079	0.007
Мелколиственные леса				—	0.048	0.118	0.005
Водно-болотные комплексы					—	0.174	0.044
Луга						—	0.140
Скальные обнажения							—

(*Sitta europaea* Linnaeus, 1758), большая синица (*Parus major* Linnaeus, 1758), буроголовая гаичка, или пухляк, (*P. montanus* Baldenstein, 1827), пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* Blasius, 1858), пеночка-теньковка (*Ph. collybita* Vieillot, 1817), пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* Richmond, 1907), тетеревиный (Accipiter gentilis Linnaeus, 1758), бородастая неясыть (*Strix nebulosa* Forster, 1772), соловей-свистун (*Luscinia sibilans* Swinhoe, 1863), соловей-красношейка (*L. calliope* Pallas, 1776), оливковый дрозд (*Turdus obscurus* J. F. Gmelin, 1789), корольковая пеночка (*Phylloscopus proregulus* Pallas, 1811), таежная мухоловка (*Ficedula mugimaki* Temminck, 1836), овсянка-ремез (*Ocyris rusticus* Pallas, 1776) и др. Из млекопитающих здесь наиболее характерны красно-серая полевка (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846), красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779), полевка обыкновенная (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), б. средняя (*S. caecutiens* Laxmann, 1788), белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758), бурундук азиатский (*Tamias sibiricus* Laxmann, 1769), бурый медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758), лось (*Alces alces* Linnaeus, 1758), дикий северный олень (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758), волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), соболь (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758), росомаха (*Gulo gulo* Linnaeus, 1758), кожанок северный (*Eptesicus nilssonii* Keyserling, Blasius, 1839) и др. Земноводные и рептилии представлены пятью видами: сибирский углозуб (*Salamandrella Keyserlingii* Dybowski, 1870), остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilsson, 1842), сибирская лягушка (*R. amurensis* Boulenger, 1886), обыкновенная гадюка (*Vipera berus* Linnaeus, 1758), живородящая ящерица (*Zootoca vivipara* Lichtenstein, 1823). Всего встречается 126 видов наземных позвоночных животных.

Светлохвойные леса широко распространены и занимают более 55 % изучаемой территории. В них встречаются виды птиц, общие для хвойных и смешанных лесов: рябчик, глухарь, тетерев (*Lyrurus tetrix* Linnaeus, 1758), обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* Linnaeus, 1758), зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758), лесной конек (*Anthus trivialis* Linnaeus, 1758), большая горлица (*Streptopelia orientalis* Latham, 1790), малая мухоловка (*Ficedula parva* Bechstein, 1794) и др. Население млекопитающих в целом сходно с зоокомплексами темнохвойных лесов. Дополнительно отмечается присутствие сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pallas, 1777), марала (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873), крота сибирского (*Talpa altaica* Nicolsky, 1883), ушана Огнева (*Plecotus ognevi* Kishida, 1927). Всего обнаружено 129 видов наземных позвоночных животных.

Фаунистические комплексы смешанных лесов, составляющих чуть менее 10 % анализируемой территории, характеризуются наибольшим видовым богатством (152 вида). Здесь дополнительно отмечаются следующие виды: черная ворона (*Corvus corone* Linnaeus, 1758), сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758), филин (*Bubo bubo* Linnaeus, 1758), овсянка обыкновенная (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758), дубровник (*Ocyris aureola* Pallas, 1773), черный коршун (*Milvus migrans* Boddaert, 1783), варакушка (*Luscinia svecica* Linnaeus, 1758), белобровик (*Turdus iliacus* Linnaeus, 1766), славка-завирушка (*Sylvia curruca* Linnaeus, 1758), садовая славка (*S. borin* Boddaert, 1783), певчий и пятнистый сверчки (*Locustella certhiola* Pallas, 1811, *L. lanceolata* Temminck, 1840), садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849), обыкновенный чеглок (*Falco subbuteo* Linnaeus, 1758), длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis* Pallas, 1771), серый сорокопут (*Lanius excubitor* Linnaeus, 1758), мохноногий сыч

(*Aegolius funereus* Linnaeus, 1758) и др. Из млекопитающих помимо видов двух предыдущих эколого-фаунистических комплексов встречаются колонок (*Mustela sibirica* Pallas, 1773), ласка (*M. nivalis* Linnaeus, 1766), горностай (*M. erminea* Linnaeus, 1758), американская норка (*M. vison* Shreber, 1777), ночница сибирская (*Myotis sibiricus* Kastschenko, 1905) и др.

Производные мелколиственные леса занимают около 30 % изучаемой площади предполагаемого воздействия Нижнебогучанского водохранилища. Эти места обитания имеют меньшее видовое богатство (129 видов), чем смешанные леса. В частности, в них не встречаются виды, зависящие от хвойных древесных видов: боровая дичь (рябчик, глухарь, тетерев и др.), некоторые хищные птицы (филин, мохноногий сыч, длиннохвостая неясыть и др.), кедровка, летяга (*Pteromys volans* Linnaeus, 1758) и др. Встречаются виды, не обитающие в хвойных и смешанных лесах: сибирская косуля, степной хорь (*Mustela eversmanii* Lesson, 1827), сибирский жулан (*Lanius cristatus* Linnaeus, 1758), сизый голубь (*Columba livia* Gmelin, 1789) и др.

Население птиц водно-болотных комплексов, занимающих около 1 % изучаемой территории, составляют следующие виды: лебедь-кликун (*Cygnus cygnus* Linnaeus, 1758), гуменник (*Anser fabalis* Latham, 1787), речные и нырковые утки (*Anas* Linnaeus, 1758, *Aythya*), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla* Linnaeus, 1758), скопа (*Pandion haliaetus* Linnaeus, 1758), черный аист (*Ciconia nigra* Linnaeus, 1758), красношейная поганка (*Podiceps auritus* Linnaeus, 1758), серый журавль (*Grus grus* Linnaeus, 1758), сапсан (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771), беркут (*Aquila chrysaetos* Linnaeus, 1758), чеглок (*Falco subbuteo* Linnaeus, 1758), зуек малый (*Charadrius dubius* Scopoli, 1786), бекас (*Gallinago gallinago* Linnaeus, 1758), перевозчик (*Actitis hypoleucos* Linnaeus, 1758), сизая чайка (*Larus canus* Linnaeus, 1758), трясогузка маскированная (*Motacilla personata* Gould, 1861), большой баклан (*Phalacrocorax carbo* Linnaeus, 1758) и др. Из млекопитающих характерны ондатра (*Ondatra zibethica* Linnaeus, 1766), водяная полевка (*Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758), американская норка (*Neogale vison* Schreber, 1777), ночница восточная (*Myotis petax* Hollister, 1912). Встречаются все зарегистрированные виды земноводных. Всего обитает 85 видов наземных позвоночных животных.

В луговых сообществах (0.2 % анализируемой площади) обитают следующие виды птиц:

полевой жаворонок (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758), перепел (*Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758), коростель (*Crex crex* Linnaeus, 1758), полевой лунь (*Circus cyaneus* Linnaeus, 1766), сибирский жулан, черноголовый чекан (*Saxicola torquata* Linnaeus, 1766) и др. Из млекопитающих здесь обитают сибирский крот, барсук (*Melesmeles* Linnaeus, 1758), сибирская косуля. Всего встречаются 56 видов наземных позвоночных животных.

Биотопы скальных обнажений (0.1 % анализируемой площади) подходят для гнездования хищных птиц, отстоя кабарги (*Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758) и марала. Всего на скальных обнажениях отмечено 9 видов наземных позвоночных животных.

Как и следовало ожидать, наибольшее сходство видового состава позвоночных животных наблюдается в лесных биоценозах, особенно в фауне хвойных и смешанных лесов (коэффициент Жаккара от 0.79 до 0.95). Чуть больше отличается состав фауны мелколиственных лесов (от 0.66 до 0.75). Максимальное различие видового состава позвоночных животных обнаружено на скальных обнажениях (от 0.005 до 0.14), водно-болотных угодьях (от 0.03 до 0.04) и лугах (от 0.06 до 0.18) как между собой, так и в сравнении с лесными биоценозами (рис. 2).

Сходство и различия эколого-фаунистических комплексов наземных позвоночных животных по характеру их связи с экологическими факторами наглядно представлено на ординационной схеме (рис. 3).

Направление действия основных факторов, влияющих на расположение сообществ при ординации, интерпретировано нами следующим образом. Расположение вдоль оси абсцисс характеризует изменения защитных свойств растительного покрова.



Рис. 2. Уровни сходства видового состава сообществ наземных позвоночных животных различных местообитаний в зоне потенциального воздействия Нижнебогучанской ГЭС.

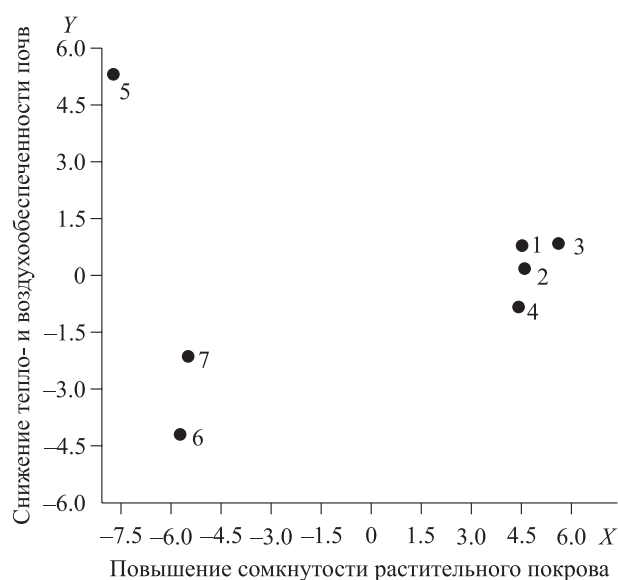


Рис. 3. Положение эколого-фаунистических комплексов наземных позвоночных животных вдоль осей полярной ординации.

Сообщества: 1 – темнохвойных лесов; 2 – светлых лесов; 3 – смешанных лесов; 4 – мелколиственных лесов; 5 – водно-болотных угодий; 6 – лугов; 7 – скальных обнажений.

Повышение высоты и сомкнутости ярусов растительности наблюдается от практически открытых пространств водно-болотных комплексов к смешанным лесам, где различия в экологических требованиях различных древесных видов позволяет формироваться сомкнутой многоярусной структуре древостоя. Расположение сообществ вдоль оси ординат свидетельствует об изменениях в составе сообществ, вызванных уменьшением прогревания и дренажа почв. На рис. 3 хорошо видно, что сообщества наземных позвоночных животных, обитающих в лесных местообитаниях с доминированием различных древесных видов, образуют тесную группу. Отдельно отстоят сообщества открытых угодий – водно-болотных комплексов, лугов и скальных обнажений, что указывает на специфику видового состава соответствующих эколого-фаунистических комплексов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований различных местообитаний на территории потенциального воздействия водохранилища вдоль русла р. Ангара выявлено, что наибольшим фаунистическим разнообразием характеризуются смешанные леса. Поскольку они формируются под воздействием пожаров и вырубок, им присуща высокая фитоценотическая мозаичность,

создающая так называемый опушечный эффект (Бакеев и др., 2003), что привлекает сюда фитофагов и зависящих от них хищников. В смешанных лесах обитает 155 видов наземных позвоночных животных. В довольно схожих со смешанными лесами по структуре производных мелколиственных лесах обитает 132 вида, а в коренных светлых и темнохвойных – 129 и 126 видов соответственно. Меньшее видовое богатство наблюдается на ограниченно встречающихся на территории водно-болотных (86 видов), луговых (56 видов) мест обитания. На крайне редких в исследованном районе скальных обнажениях встречается всего 9 видов наземных позвоночных животных.

Статистическими методами анализа выявлено сходство видового состава местообитаний в лесных сообществах. Наиболее специфическим составом фауны отличаются местообитания открытых биотопов. Так, скальные обнажения, несмотря на ограниченный видовой состав позвоночных животных, имеют важное значение для сохранения биоразнообразия фауны территории вдоль русла р. Ангара, так как обеспечивают выживаемость ряда видов, часть из которых охраняемы (например, скопа и беркут), поэтому сохранение редко встречающихся на территории водно-болотных, луговых угодий и скальных обнажений при строительстве и эксплуатации водохранилища Нижнебогучанской ГЭС потребует особого внимания.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, Правительства Красноярского края, Краевого фонда науки и акционерного общества «Корпорация развития Енисейской Сибири» в рамках научного проекта № 21-44-242901.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакеев Н. Н., Монахов Г. И., Синицын А. А. Соболь. Киров: Вятская гос. с.-х. акад., 2003. 336 с.
- Белов С. В. Лесоводство. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 352 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 278 с.
- Владышевский Д. В., Шапарев Ю. П. Закономерности изменений птичьего населения лесных биоценозов Нижнего Приангарья // Исследование экологии таежных животных. Красноярск, 1976. С. 3–33.
- Данилов Д. Н. Охотничьи угодья. Промысловая оценка и устройство угодий. М.: Изд-во Центросоюза, 1960. 284 с.
- Емельянов В. И., Савченко А. П., Савченко И. А., Тимерова В. Л., Кошкина Л. А., Чап Н. В. Современное состояние и проблемы сохранения гусей на путях миграций в бассейне Нижней Ангары (в границах Красноярско-

- го края) // Рус. орнитол. журн. 2019. Т. 28. Экспресс-вып. № 1752. С. 1488–1495.
- Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Арктоа: бриол. журн. 1992. Т. 1. С. 1–86.
- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 256 с.
- Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / Под ред. К. С. Байкова. Новосибирск: Наука, 2005. 362 с.
- Коржуев С. С. Средняя Сибирь // Равнины и горы Сибири. М.: Наука, 1975. С. 122–244.
- Кузякин В. А., Челинцев Н. Г., Ломанов И. К. Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1990. 51 с.
- Лиханов Б. Н. Природное районирование // Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. С. 327–384.
- Муратов Ю. М., Петренко В. Д. О сборе дикорастущих // Лесн. хоз-во. 1985. № 8. С. 73.
- Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов: Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. зоол. 1951. Вып. 22. С. 114–126.
- Наумов Р. Л. Опыт абсолютного учета лесных певчих птиц в гнездовой период // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 137–147.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1953. 502 с.
- Орешков Д. Н., Углова Е. С., Шишикин А. С. Сукцессионная динамика населения мелких млекопитающих в сосняках Приангарья // Лесн. таксация и лесоустройство. 2003. № 1 (32). С. 160–164.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: КМК, 2012. 604 с.
- Пармузин Ю. П. Средняя Сибирь: очерк природы. М.: Мысль, 1964. 312 с.
- Попов В. А. Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. 1945. Т. 57. Вып. 1–2. С. 26–29.
- Равкин Ю. С. К методике учетов птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66–74.
- Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М.: ВНИИприрода, 1990. 33 с.
- Реймерс Н. Ф. Экологические сукцессии и промысловые животные // Охотоведение: Сб. ст. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1972. С. 67–108.
- Романов В. В., Мальцев И. В. Методы исследований экологии наземных позвоночных животных: количественные учеты: учеб. пособ. Владимир: Владим. гос. ун-т, 2005. 79 с.
- Семкин Б. И. Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств // Информационные методы в системах управления измерения и контроля. Владивосток: Дальневост. науч. центр АН СССР, 1972. Т. 1. С. 23–26.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Тарасов М. П. Типология охотничьих угодий. Иркутск: ИрСХИ, 1975. 113 с.
- Шишикин А. С., Владимирова Г. А. Устройство комплексных лесохотничьих хозяйств. Красноярск: СибГТУ, 1999. 96 с.
- Шишикин А. С. Ландшафтно-экологическая организация местообитаний лесных охотничьих животных в Сибири: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2006. 236 с.
- Шишикин А. С. Оценка качества охотничьих угодий // Современные проблемы охотоведения: Материалы нац. конф. с междунар. участ., посвящ. 70-летию охотоведческого образования в ИрСХИ. Иркутск: Иркут. гос. агр. ун-т, 2020. С. 282–287.
- Shishikin A. S., Oreshkov D. M. Principles of structure formation of ground vertebrates habitats // Boreal forests and environment: local, regional and global scales: Abstr. XI Int. IBFRA Conf. and Workshop GOF. Krasnoyarsk, 2002. P. 79.

SPECIES COMPOSITION OF TERRESTRIAL VERTEBRATES IN THE ZONE OF POTENTIAL IMPACT OF THE NIZHNEBOGUCHANSKAYA HYDRO ELECTRIC POWER RESERVOIR

I. Yu. Buyanov¹, M. E. Konovalova², D. M. Danilina², N. A. Zhilenko³, K. V. Shestak³

¹ *Krasnoyarsk Park of Flora and Fauna «Roev Ruchey»
Sverdlovskaya str., 293, Krasnoyarsk, 660006, Russian Federation*

² *V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

³ *Reshetnev Siberian State University of Science and Technology
Prospekt imeni gazety Krasnoyarskiy Rabochiy, 31, Krasnoyarsk, 660037 Russian Federation*

E-mail: tiger-ra@yandex.ru, markonovalova@mail.ru, dismailova@mail.ru, efanova_natalia@mail.ru, k_shestak@mail.ru

The analysis of the species richness and landscape positioning of terrestrial vertebrate animal communities in the territory of the potential impact of the reservoir of the planned Nizhneboguchanskaya Hydro Electric Power station (HEP) was carried out. The studies were conducted in the main animal habitats according to standard methods, from 2021 to 2022. The vertebrate fauna in the flooding zone and the potential impact of the projected reservoir of the Nizhneboguchanskaya HEP includes 250 species, including 56 species of mammals, 187 species of birds, 3 species of reptiles and 4 species of amphibians. There are eight main types of biotopes was identified: dark coniferous, light coniferous, mixed and small-leaved forests, wetland complexes, meadows and rocky outcrops. A comparative analysis of faunal richness was performed for each biotope type. The study showed that the highest species diversity is observed in forest habitat: from 126 to 155 species. Of these, the highest faunal diversity is inherent in communities of mixed forests, which is post-fire and after cutting long-derivatives of coniferous forests. Also, in different forest biogeocenoses, there is a high similarity in the species composition of terrestrial vertebrates. The most specific fauna compositions have rocky outcrops, wetlands and meadows, when compared with each other and, especially, with forest biocenoses. As a rule, these habitats are critical for the survival of a number of species, some of which are protected. The preservation of these habitats during the construction and operation of the Nizhneboguchanskaya HEP reservoir will require special attention to maintain the natural level of species diversity of terrestrial vertebrates.

Keywords: *species diversity, biotope, positioning of habitats, ecological-faunistic complex, Krasnoyarsk Krai.*

How to cite: *Buyanov I. Yu., Konovalova M. E., Danilina D. M., Zhilenko N. A., Shestak K. V. Species composition of terrestrial vertebrates in the zone of potential impact of the Nizhneboguchanskaya Hydro Electric Power reservoir // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 90–98 (in Russian with English abstract and references).*

РЕЦЕНЗИЯ

УДК 630 (479.224)

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЙ ТРУД ПО ЛЕСОВЕДЕНИЮ И ГОРНОМУ ЛЕСОВОДСТВУ

А. А. Онучин, И. Н. Павлов, А. В. Пименов

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

E-mail: onuchin@ksc.krasn.ru, forester24@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 23.01.2023 г.

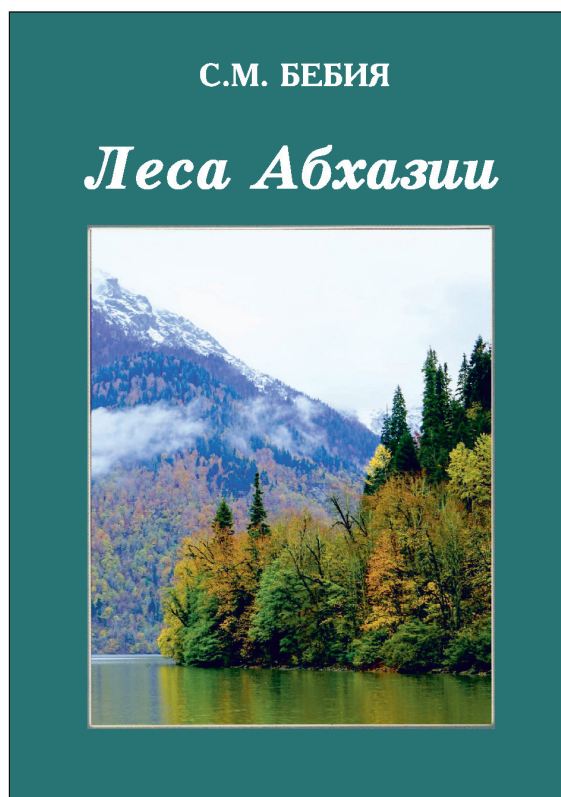
Представлен обзор книги С. М. Бебия «Леса Абхазии». Монография. Сухум: Академия, 2022. 589 с.

Ключевые слова: Бебия Сергей Михайлович, леса Абхазии, монография, обзор, рецензия.

DOI: 10.15372/SJFS202302012

В 2022 г. вышла из печати монография известного ботаника, лесоведа, доктора биологических наук, профессора, академика Академии наук Абхазии Сергея Михайловича Бебия «Леса Абхазии». В этой книге автор представил результаты своих многолетних исследований биоразнообразия, динамики и экологии лесных формаций Абхазии. Фундаментальный характер поставленных задач и сделанных заключений позволяет рассматривать данный труд не как крупную региональную сводку, а как фундаментальное обобщение по генезису горных лесов Евразии в целом. Очевидно, что монография С. М. Бебия может рассматриваться в качестве достойного этапа в развитии исторического подхода к изучению лесного покрова, заложенного всемирно известными лесоведами Г. Ф. Морозовым, В. Н. Сукачевым, Б. П. Колесниковым, и ставит автора настоящей книги в один ряд с этими выдающимися учеными.

Содержательную основу монографии определяют результаты 40-летних исследований С. М. Бебия, проводившихся им не только в лесах Абхазии – базовом секторе Колхидского биоэкологического рефугиума, но и в других уникальных районах Евразии. Наличие столь богатого личного опыта проведения масштабных экспедиционных исследований позволило



автору сделать принципиально важные заключения по биоразнообразию и динамике лесов, во многом превышающие региональный уровень значимости и потенциальной экстраполяции.

В разделах «Об авторе и книге» и «Предисловие» ректор Абхазского государственного университета, доктор физико-математических наук, профессор, академик АНА, АМАН, РАЕН Алеко Алексеевич Гварамия и директор Никитского ботанического сада (НБС-ННЦ РАН) Юрий Владимирович Плугатарь в яркой форме отразили этапы творческого пути Сергея Михайловича Бебия и содержательную уникальность настоящей монографии, позволяющие читателю в полной мере оценить масштаб личности ее автора и значимость его нового труда.

Непосредственно авторская структура книги включает в себя Введение, 12 тематических разделов, Заключение, Список литературы, включающий 290 источников, и Приложение.

Во Введении автор в историческом контексте региональных флористических и геоботанических исследований обосновывает уникальность лесов Абхазии, характеризует методические аспекты собственных многолетних работ в девственных лесных экосистемах и на базе интродукционных объектов. Особое внимание С. М. Бебия уделяет благодарностям своим коллегам из ведущих профильных организаций целого ряда стран, оказавшим научное, технологическое и финансовое содействие при работе над книгой.

В разделе «Общая характеристика и особенности распространения лесов Абхазии» рассматриваются высотно-поясные особенности структуры лесов Абхазии, приводятся материалы последнего лесоустройства 1981 г. Характеризуются актуальные направления природоохранной и лесохозяйственной деятельности, нацеленные на решение фитосанитарных, лесоэксплуатационных, рекреационных и иных антропогенно-иницированных факторов риска, определяющих современную эколого-биологическую проблематику региона и соответствующую канву последующих разделов монографии. В качестве одного из основных негативных факторов С. М. Бебия выделяет неконтролируемые рубки, сопровождающиеся всевозможными нарушениями фитосанитарных норм, приводящими к распространению вредителей и болезней и, как следствие, к деградации девственных буковых, каштановых, самшитовых лесов. Особое внимание уделяется проблемам сохранения популяций сосны пицундской (*Pinus pityusa* Stev.) и сосны Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch ex Koch), а также субальпийских лесов.

«Смешанные субтропические леса» – первый из тематических лесоводственно-дендро-

логических разделов, посвященный характеристике низинных и предгорных субтропических лесов Абхазии, для которых в целом характерны многопородность (до 50 видов древесных растений), полидоминантность, насыщенность реликтами и вечнозелеными подлесочными породами, наличие межъярусной и эпифитной растительности. В качестве примера рассматриваются низинные болотные леса, или ольшаники Колхидской низменности, защищающие субтропические районы Абхазии от восточных и юго-восточных суховея. Констатируются наличие высокого уровня нарушенности данной категории лесов и тенденция их замещения под субтропические культуры: бамбуки (*Bambusa* Schreb.), лавр благородный (*Laurus nobilis* L.), чай (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze), маслину (*Olea* L.), тунг (*Aleurites* J. R. Forst. & G. Forst.), цитрысовые (*Citrinae* Engl.), фейхоа (*Acca sellowiana* (O. Berg) Burret), эвкалипты (*Eucalyptus* L'Hér.) и др. Акцентируется внимание на необходимости проведения на бросовых землях, возникших после сведения субтропических лесов, работ по облесению ценными быстрорастущими лесными, лесоплодовыми древесными породами.

Раздел «Самшитовые леса» отражает одно из наиболее катастрофических биоэкологических событий в современной Абхазии, связанное с распространением с 2012 г. инвазионного вредителя – самшитовой огневки (*Cydalima perspectalis* (Walker)), практически полностью уничтожившей во всем регионе леса из самшита колхидского (*Buxus colchica* Pojark.). Уцелели лишь несколько ценопопуляций в долинах горных рек – бесценные рефугиумы, потенциальные ядра регенерации вида по окончании инвазии. С. М. Бебия, не скрывая своего личного отношения к этому действительно трагическому событию, ярко характеризует исторические аспекты деградации самшитовых лесов вследствие неконтролируемых рубок и иных форм антропогенного воздействия, подробно останавливается на былом типологическом и фитоценотическом разнообразии самшитников, а также на внутривидовой поливариантности самшита колхидского. Несмотря на чрезвычайно сложную ситуацию, автор обоснованно надеется на возможности в долгосрочной перспективе восстановить самшитовые леса Абхазии, используя химические и биологические методы борьбы с вредителем на немногих уцелевших участках, формируя за счет них семенной фонд длительного хранения – залог сохранения самшита колхидского как вида.

В разделе «Ольховые леса» обсуждаются типологическое разнообразие и продукционно-технологические аспекты использования лесов, сформированных ольхой бородатой (*Alnus barbata* С. А. Мей.), до настоящего времени недооцененной в хозяйственном отношении древесной породы. Данный вид ольхи перспективен для плантационного выращивания, проведения рекультивационных мероприятий и зеленого строительства на переувлажненных территориях, малопригодных для других, более ценных, древесных растений. Обсуждаются также результаты экспериментальных исследований на Абхазской научно-исследовательской лесной опытной станции (АБНИЛОС) в г. Очамчире по выявлению перспективных для плантационного выращивания в переувлажненных экотопах, занимаемых ольховыми лесами, интродуцированных в Абхазию быстрорастущих древесных пород из различных районов мира: дуба болотного (*Quercus palustris* Münchh.), ликвидамбара смолоносного (*Liquidambar styraciflua* L.), платана восточного (*Platanus orientalis* L.), эвкалипта прутовидного (*Eucalyptus viminalis* Labill.) и целого ряда других высокопродуктивных видов.

В разделе «Грабовые леса» рассмотрены особенности лесов, сформированных грабом кавказским (*Carpinus caucasica* Grossh.), которые занимают в Абхазии 3.8 % от общей лесной площади. Наряду с типологическими аспектами обсуждаются важные экологические функции и продукционно-технологическая значимость грабовых лесов. В частности, описывается традиционный для Абхазии метод заготовки дров – «вершинное хозяйство», предполагающий периодическое, через 10–15 лет, кронирование деревьев на высоте 3–4 м, обеспечивающее сохранение лесной среды и устойчивое воспроизводство граба кавказского в условиях интенсивного природопользования.

Раздел «Дубовые леса» посвящен типологическому разнообразию и лесохозяйственному значению лесов, сформированных 4 видами рода дуб (*Quercus* L.), встречающихся в Абхазии: иберийского (*Q. iberica* Steven), Гартвиса (*Q. hartwissiana* Stev.), имеретинского (*Q. imeretina*), понтийского (*Q. pontica*). Информационное ядро раздела представлено в табличной форме с типологической классификацией дубовых лесов Абхазии, отражающей условия места произрастания, особенности почвенного покрова и подлеска. Автор акцентирует внимание на исключительно важных защитных и оздоровительных функциях дубовых лесов,

необходимости сохранения и восстановления дубрав.

В разделе «Каштановые леса» представлены материалы по биоэкологическим особенностям каштана посевного (*Castanea sativa* Mill.), специфике распространения вида на территории Абхазии. Наряду с типологическими характеристиками каштановых лесов, большое внимание уделяется лесохозяйственным вопросам: рубки, болезни, вредители, мероприятия по содействию естественному возобновлению, ресурсный потенциал каштановых лесов.

«Буковые леса» – один из наиболее крупных разделов, посвященный биоэкологическим и лесоводственным вопросам изучения насаждений, сформированных буком восточным (*Fagus orientalis* Lipsky) – главной лесобразующей породой Абхазии, на долю которой приходится 56.1 % от общей лесной площади республики. В 10 подразделах представлены материалы по всем наиболее значимым природоохранным и ресурсным аспектам истории формирования, нынешнего состояния и перспектив развития буковых лесов. В табличной форме характеризуются флористический состав буковых лесов, динамика естественного возобновления вида по группам типов леса, типологическая классификация буковых лесов. Значительное внимание уделено плодоношению и естественному возобновлению вида в условиях антропогенного воздействия, рациональному использованию ресурсной базы и сохранению буковых лесов Абхазии.

В разделе «Сосновые леса» анализируются состояние и перспективы развития на территории Абхазии аборигенных насаждений сосны пицундской и Коха. Автор исходит из безусловной необходимости сохранения коренных типов сосновых лесов – уникальных реликтов плейстоценового периода, занимающих в республике ограниченные площади (2150 га) на песчаных дюнах и каменистых склонах южной экспозиции. На основании литературных данных и результатов собственных фитоценологических исследований на пробных площадях различной типологической приуроченности автор характеризует основные закономерности формирования и динамики сосновых лесов Абхазии, формулирует рекомендации по их сохранению в условиях усиливающейся рекреационной нагрузки, ухудшающейся фитосанитарной обстановки и грядущих изменений климата.

Раздел «Пихтовые леса» – наиболее крупный в монографии не только по объему, но и

по спектру рассматриваемых вопросов. Столь пристальное внимание автора к насаждениям, сформированным пихтой Нордманна (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach), обусловлено не только занимаемой ими площадью (320 тыс. га на Западном Кавказе и 74 тыс. га в Абхазии), но и выполняемыми первостепенными почвозащитными, водоохранными, климаторегулирующими функциями. Пихтовые леса являются сосредоточением уникального генофонда растений, редких природных комплексов – ценнейшего интродукционного источника биологического разнообразия. Представленные в разделе сведения, очевидно, имеют методическую ценность: предложены новая шкала лесоводственной классификации подроста, шкала оценки естественного возобновления, новый метод классификации деревьев в разновозрастном лесу и биогеоценотический подход в охране видового и ценотического разнообразия лесов. В таблицах представлены флористический состав и типологическая классификация пихтовых лесов. Большое внимание уделено морфологии и биологии, особенностям семеношения и естественного возобновления пихты в различных типах леса, закономерностям строения и возрастной структуры пихтовых лесов.

В разделе «Субальпийские леса» характеризуются три группы формаций, распространенных в Абхазии на высотах от 1800 до 2200 м над ур. м.: редколесье, криволесье и кустарниковые стланики, которые образуют три сменяющие друг друга вертикальные полосы. Отмечаются важная роль субальпийских лесов в сложении горных фитоценозов, сосредоточение в них большого числа редких, реликтовых и эндемичных элементов высокогорной флоры Кавказа: березы Литвинова (*Betula litwinowii* Doluch.), лещины колхидской (*Corylus colchica* Albov), рябины колхидской (*Sorbus colchica* Zinserl.) и др. Акцентируется внимание на негативных последствиях для хрупкой экосистемы субальпийских лесов от выпаса скота и неконтролируемой рекреации, целесообразности принятия мер по организации в Абхазии экологически обоснованного активного и курортно-бальнеологического высокогорного туризма.

«Научные основы организации и ведения хозяйства в лесах Абхазии» – раздел, фокусирующий внимание читателя на состоянии, проблемах и перспективах лесного хозяйства в Абхазии, способах повышения продуктивности лесов и приоритетных направлениях их рационального использования и охраны. Обсуждают-

ся актуальные аспекты перехода от экстенсивной к интенсивной модели лесного хозяйства, предусматривающей внедрение инновационных технологий лесовыращивания и многоцелевого использования лесосырьевых ресурсов при жестком регламентировании рубок главного пользования. Значительная часть раздела посвящена региональной специфике заготовки дикорастущих плодов, ягод, грибов, лекарственных и технических растений, лесному пчеловодству и охотничьему хозяйству. Автором последовательно аргументируется тезис о том, что именно рекреационное лесопользование в системе лесного хозяйства региона может принести значительно большие доходы, чем рубки главного пользования, сохраняя при этом уникальные лесные экосистемы Абхазии. Центральное место в разделе занимает блок «Лесная интродукция и повышение продуктивности лесов», в котором представлены результаты проводившихся на Абхазской научно-исследовательской лесной опытной станции (АБНИЛОС) с 1961 г. экспериментальных исследований в лесных культурах более 300 видов иноземных древесных пород. Подробно изложены уникальные данные по лесоводственным и биоэкологическим свойствам и особенностям выращивания 27 наиболее перспективных лесобразующих древесных пород, в том числе кедра гималайского (*Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don), кипарисов вечнозеленого (*Cupressus sempervirens* L.) и лузитанского (*C. lusitanica* Mill.), кипарисовика Лоусона (*Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl.), метасеквойи бороздчатошишечной (*Metasequoia glyptostroboides* H. N. Hu et Cheng). В заключительной части раздела приводится разработанное автором дендрологическое (лесокультурное) районирование территории Абхазии, являющееся, бесспорно, фундаментальной основой для долгосрочного планирования размещения лесных культур и зеленого строительства.

В разделе «Охрана природы и заповедное дело» отражены исторические аспекты и современная проблематика охраны природы в Абхазии. Автор приводит интересные сведения по трепетному отношению абхазского народа к деревьям и уникальным заповедным рощам на уровне святого почитания и религиозного преклонения. Формулируются первоочередные мероприятия по улучшению условий окружающей среды и охраны природы, в том числе лесных ресурсов, в Абхазии. Охарактеризованы 46 редких и исчезающих видов древесных растений, разработаны практические меры по их охране.

В Заключении, подводя итоги вышеизложенного, С. М. Бебия подчеркивает, что Абхазия – это прежде всего оздоровительный регион мирового уровня, поставщик чистой питьевой и минеральной воды, убежище реликтовых, редких и исчезающих видов флоры и растительных комплексов. Приоритетным направлением использования лесов в республике следует считать сохранение и повышение природоохранных, водоохранных, защитных, курортологических, рекреационных и других полезных функций лесов. Опираясь на опыт своих более чем 40-летних исследований, С. М. Бебия формулирует первостепенные задачи лесной отрасли и науки, во многом определяющие будущее Республики Абхазия на ближайшие десятилетия.

В Приложении представлены таблицы со списками сосудистых растений, упомянутых в тексте, с их приуроченностью к лесным форма-

циям, а также список древесных растений Абхазии с указанием их русского, латинского и абхазского названий и принадлежностью к той или иной жизненной форме.

Монография хорошо оформлена и богато иллюстрирована, включает 72 рисунка, в том числе прекрасные авторские фотографии, визуализирующие природные красоты Абхазии, ее флористическое разнообразие, а также 53 таблицы, содержащие ценные биоэкологические и лесоводственные сведения – информационный первоисточник для будущих научных исследований, лесохозяйственных решений и природоохранных мероприятий.

Монография «Леса Абхазии» – исключительно ценное издание, достойный дар выдающего ботаника и лесовода Сергея Михайловича Бебия не только специалистам лесного профиля, но и всем любителям и ценителям природы.

FUNDAMENTAL WORK ON FOREST SCIENCE AND MOUNTAIN FORESTRY

A. A. Onuchin, I. N. Pavlov, A. V. Pimenov

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: onuchin@ksc.krasn.ru, forester24@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

The review is written for the book of Sergei Mikhailovich Bebiya «Forests of Abkhazia». Monograph. Sukhum: Academy, 2022. 589 p. (in Russian with English title, summary and contents).

Keywords: *Bebiya Sergei Mikhailovich, forests of Abkhazia, monograph, review.*

How to cite: *Onuchin A. A., Pavlov I. N., Pimenov A. V. Fundamental work on forest science and mountain forestry // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 99–103 (in Russian with English abstract).*

CONTENTS

RESEARCH ARTICLES

<i>A. V. Lebedev, V. V. Kuzmichev</i> Forest Survey Parameters of Pine Tree Stands According to Long-Term Observation Data	3
<i>I. N. Kutyavin, A. V. Manov, A. F. Osipov, K. S. Bobkova</i> Long-Term Dynamics of the Composition, Structure and State of Tree Stands of Northern Taiga Pine Forests in the European North-East of Russia	17
<i>E. A. Surina, N. S. Minin</i> Mixed Pine-Birch Stands with a Second Storey of Spruce, Forming under the Influence of Thinning in North Taiga Forest Region of Arkhangelsk Oblast	26
<i>A. A. Paramonov, V. A. Usoltsev, S. V. Tretyakov, S. V. Koptev, A. A. Karaban, I. V. Tsvetkov, A. V. Davydov, I. S. Tsepordey</i> Yield Table of Willow Stands' Phytomass of Arkhangelsk Oblast	33
<i>O. A. Goncharova, O. E. Zotova</i> Siberian Stone Pine in Urbanized Environment of the Arctic Zone (Apatity, Murmansk Oblast)	40
<i>A. A. Deryugin, Yu. B. Glazunov</i> The Growth and State of Spruce under the Canopy of Oxalis Birch Forests in the Southern Taiga of the European Part of Russia	47
<i>E. V. Lashina</i> Operational Features of the Far East Forests	56
<i>S. O. Medvedeva, O. E. Cherepanova</i> Taxonomic Issues of the Genus <i>Betula</i>	65
<i>S. G. Knyazeva</i> Morphological and Anatomical Features of the Needles of Intraspecific Variations of Common Juniper	76
<i>A. V. Karakulov, D. N. Shauro, E. A. Shikalova</i> A New Form of <i>Spiraea flexuosa</i> Fisch. ex Cambess. (Rosaceae Juss.) from Western Sayan	85
<i>I. Yu. Buyanov, M. E. Konovalova, D. M. Danilina, N. A. Zhilenko, K. V. Shestak</i> Species Composition of Terrestrial Vertebrates in the Zone of Potential Impact of the Nizhneboguchanskaya Hydro Electric Power Reservoir	90

REVIEW

<i>A. A. Onuchin, I. N. Pavlov, A. V. Pimenov</i> Fundamental Work on Forest Science and Mountain Forestry	99
---	----

* IN MEMORIAM

* Iosif Afanas'evich Bekh (27.10.1927–09.02.2022)

* Article is published in online edition.

СОДЕРЖАНИЕ

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

<i>А. В. Лебедев, В. В. Кузьмичев</i> Таксационные показатели сосновых древостоев по данным долговременных наблюдений	3
<i>И. Н. Кутявин, А. В. Манов, А. Ф. Осипов, К. С. Бобкова</i> Долговременная динамика состава, строения и состояния древостоев северотаежных сосняков на Европейском Северо-Востоке России	17
<i>Е. А. Сурина, Н. С. Минин</i> Формирование смешанных сосново-березовых насаждений со вторым ярусом ели под влиянием рубок ухода	26
<i>А. А. Парамонов, В. А. Усольцев, С. В. Третьяков, С. В. Коптев, А. А. Карабан, И. В. Цветков, А. В. Давыдов, И. С. Цепордей</i> Таблица хода роста по фитомассе ивняков Архангельской области	33
<i>О. А. Гончарова, О. Е. Зотова</i> Сосна кедровая сибирская в урбанизированной среде Арктической зоны	40
<i>А. А. Дерюгин, Ю. Б. Глазунов</i> Рост и состояние ели под пологом березняка кисличного в условиях южной тайги Европейской части России	47
<i>Е. В. Лашина</i> Эксплуатационные особенности лесов Дальнего Востока	56
<i>С. О. Медведева, О. Е. Черепанова</i> Таксономические вопросы рода <i>Betula</i>	65
<i>С. Г. Князева</i> Морфолого-анатомические особенности хвои вариаций можжевельника обыкновенного	76
<i>А. В. Каракулов, Д. Н. Шауло, Е. А. Шикалова</i> Новая форма таволги извилистой с Западного Саяна	85
<i>И. Ю. Буянов, М. Е. Коновалова, Д. М. Данилина, Н. А. Жиленко, К. В. Шестак</i> Видовой состав наземных позвоночных животных в зоне потенциального воздействия водохранилища Нижнебогучанской ГЭС	90

РЕЦЕНЗИЯ

<i>А. А. Онучин, И. Н. Павлов, А. В. Пименов</i> Фундаментальный труд по лесоведению и горному лесоводству	99
---	----

* ПАМЯТИ УЧЕНОГО

* Иосиф Афанасьевич Бех (27.10.1927–09.02.2022)

* Статья публикуется в сетевом издании.