

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 2025



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 2025

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), Alexander I. Belyaev (RF), Vera E. Benkova (RF), Kapitolina S. Bobkova (RF), Jiquan Chen (USA), Tumen N. Chimitdorziev (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), 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. Moskalyuk (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), 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. Usoltsev (RF), Eugene A. Vaganov (RF), Viktor I. Voronin (RF), Chuankuan Wang (China), Adam X. Wei (Canada), Yulay A. Yanbaev (RF), 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 2025 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),
А. И. Беляев (РФ), В. Е. Бенькова (РФ), К. С. Бобкова (РФ), Е. А. Ваганов (РФ), Ч. Ван (Китай), А. Х. Вен (Канада),
В. И. Воронин (РФ), С. Н. Горшкевич (РФ), И. Д. Гродницкая (РФ), А. Н. Громцев (РФ), Г. Гуггенбергер (Германия),
И. М. Данилин (*зам. главного редактора*, РФ), Ч. Доржсүрэн (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), 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), С. В. Осипов (РФ), Т. А. Никитина (*ведущий редактор*, РФ),
И. Н. Павлов (РФ), Х. Пелтола (Финляндия), А. В. Пименов (РФ), В. Пихлер (Словакия), А. С. Прокушкин (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. Шапченкова (РФ), А. З. Швиденко (РФ, Австрия), О. В. Шергина (РФ),
А. С. Шишкин (РФ), С. Д. Шлотгауэр (РФ), К. Шмulliус (Германия), Д. Г. Щепаченко (РФ, Австрия),
С. Юбанкс (США), Ю. А. Янбаев (РФ), 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», 2025
© Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), 2025



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 международные реферативные базы данных: AGRIS, CABI Forest Science Database, CrossRef, DOAJ, ROAD, Ulrichsweb: Global Serials Directory, российскую систему научного цитирования: Научную электронную библиотеку eLibrary.ru, российский индекс научного цитирования (ядро РИНЦ/RSCI), Перечень периодических научных изданий ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ. Полнотекстовые статьи размещаются на сайте журнала в сети: sibirskijlesnojzhurnal.pf, 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 27.03.2025. Выход в свет 30.04.2025. Бумага типографская. Формат 60 × 84 1/8

Усл. печ. л. 10.0. Уч.-изд. л. 9.6. Тираж 100 экз. Заказ № 82. 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>

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*181+630*232.1

МЕТОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ РЕАКЦИИ ДЕРЕВЬЕВ НА КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПО ДАННЫМ ИСПЫТАНИЙ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР

А. В. Лебедев

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

E-mail: alebedev@rgau-msha.ru

Поступила в редакцию 04.12.2024 г.

Принята к публикации 17.03.2025 г.

Происходящее в последние десятилетия потепление климата значительно воздействует на популяции деревьев, они или адаптируются к новым условиям, или гибнут. Результаты опытов по выращиванию географических культур могут стать надежной основой для изучения реакции деревьев на изменение окружающей среды. Как индивидуальные функции переноса и реакции, так и более сложные модели (обобщенная функция переноса и универсальные функции реакции и переноса) относятся к полезным инструментам для решения задач, связанных с прогнозированием реакции популяций деревьев (рост, продуктивность и выживаемость) на климатические изменения и с оценкой их адаптационного потенциала, с разработкой рекомендаций по переброске семян (включая вспомогательную миграцию) и климатически оптимального лесосеменного районирования, по сохранению и повышению ресурсного и экологического потенциала лесов будущего. Результаты исторических и современных опытов по изучению реакции географических культур на стремительно происходящее потепление климата приобретают особую научную и практическую ценность.

Ключевые слова: *расстояние переноса, функция переноса, функция реакции, генетические эффекты, фенотипическая пластичность, адаптация видов, климатически оптимизированное лесное хозяйство.*

DOI: 10.15372/SJFS20250201

ВВЕДЕНИЕ

Деревья по сравнению с другими растениями характеризуются относительно медленным ростом и длительными сроками прохождения стадий онтогенеза. Количество поступающего тепла и доступной влаги, концентрация углекислого газа в атмосфере играют решающую роль в распространении, выживаемости, интенсивности роста, сроках наступления и продолжительности фенологических явлений (Kurpisz, Pawłowski, 2022). В последние десятилетия происходит стремительное потепление климата,

оказывающее значительное воздействие на долгоживущие организмы, включая деревья, которые или адаптируются к новым условиям, или гибнут (Kijowska-Oberc et al., 2020). При этом наблюдаются смещение ареалов видов, сопровождающееся гибелью локальных популяций на южных границах (Morin, Thuiller, 2009; Chen et al., 2011), сокращение экосистемных услуг лесов (Chakraborty et al., 2024) и, согласно прогнозам (Thomas et al., 2004), в будущем проявятся более серьезные последствия. В исследовании L. Leites и M. B. Garzón (2023), охватывающем 58 экономически ценных видов деревьев из

умеренной и бореальной зон, выявлены доказательства генетической адаптации к местному климату для 79 % видов (для хвойных – 87.5 %, для широколиственных – 67 %), адаптационное запаздывание проявляется у 50 % видов. В качестве основных факторов, обуславливающих реакцию деревьев на климатические изменения, рассматриваются внутривидовая генетическая изменчивость (Violle et al., 2012; Moran et al., 2016; Des Roches et al., 2018) и фенотипическая пластичность (Mátyás, 2021; Kurjak et al., 2024). Также в некоторых исследованиях учитываются межвидовая конкуренция (Buechling et al., 2017; Ford et al., 2017; Magalhães et al., 2021) и эпигенетические механизмы адаптации (Sow et al., 2018; Kurpisz, Pawłowski, 2022).

Изучению реакции деревьев и древостоев на климатические изменения посвящены многие исследования, основанные на анализе рядов радиального прироста (Huang et al., 2013; Матвеев, 2017; Pretzsch et al., 2017; Сапанов, 2019; Alekseev, Sharma, 2020; Румянцев и др., 2022; Wang et al., 2022), на данных с постоянных пробных площадей (Pretzsch et al., 2014; Hiura et al., 2019; Сеннов, 2000; Лебедев, 2023; Lebedev, 2023) или нескольких циклов национальных инвентаризаций лесов (Hogan et al., 2024; Ryu et al., 2024). Первоначальной целью большинства опытов с географическими культурами было выявление лучших происхождений (Mátyás, 1996), но эти данные также могут быть надежной основой для изучения реакции деревьев на новые условия окружающей среды (Leites et al., 2012). В последние десятилетия в зарубежных (Mátyás, 1987, 1994, 1996; Carter, 1996; Rehfeldt et al., 1999a, b; Wang et al., 2010; Luo et al., 2024) и ряде российских (Наквасина и др., 2016, 2018) публикаций показана роль географических культур как природной модели имитации влияния изменения климатических факторов на рост, выживаемость и продуктивность деревьев. С начала 1990-х годов за рубежом большое развитие получили моделирование фенотипических признаков популяций от климатических факторов (мест происхождения и испытания) и использование таких моделей в практике ведения лесного хозяйства, но в России это направление представлено слабо.

Цель обзора – рассмотрение основных подходов к моделированию реакции деревьев на климатические изменения по данным испытаний географических культур и обсуждение их применения для перехода к климатически оптимизированному лесному хозяйству.

ФУНКЦИИ РЕАКЦИИ И ПЕРЕНОСА ПОПУЛЯЦИЙ

Фенотипические признаки популяций деревьев могут быть выражены в виде функции от географических (широта, долгота, высота над уровнем моря) и климатических (среднегодовая температура, годовое количество осадков, продолжительность вегетационного периода и т. д.) переменных. Самые ранние исследования в этом направлении были сосредоточены на выборе оптимальных диапазонов условий окружающей среды, в которых могут выращиваться наиболее значимые виды деревьев (Mangold, Libby, 1978; Roberds, Namkoong, 1989; Raymond, Lindgren, 1990). С начала 1990-х годов кроме традиционного отбора перспективных климатипов в опытах с географическими культурами стали активно изучаться корреляционные связи между количественными показателями популяций и климатическими факторами (Mátyás, 1994; Carter, 1996; Rehfeldt et al., 1999b).

Среди многообразия фенотипических признаков популяций деревьев к наиболее распространенному, изучаемому в большинстве исследований, относится высота как наиболее простой и информативный показатель (Rehfeldt et al., 1999b; Yang et al., 2015; Liziniewicz et al., 2023; Mátyás et al., 2023). Для более комплексного понимания влияния генетической структуры популяций и экологических факторов немаловажное значение имеют диаметр дерева (Krajmerova et al., 2009; Kerr et al., 2015; Horváth, Mátyás, 2016), сохранность и выживаемость (Chakraborty et al., 2019b; Pedlar et al., 2021a, b), запас древесины (Wang et al., 2006; O'Neill et al., 2008), сроки наступления и продолжительность фенологических явлений (Chaine et al., 2000; Petkova et al., 2017; Skulason et al., 2018; Zeng, Wolkovich, 2024), химический состав растительных компонентов (Tarakanov et al., 2011), устойчивость к патогенам, вредителям и болезням (Кузьмина, Кузьмин, 2007; Petkova et al., 2014), качество семян (Кузнецова, 2009) и др. В зависимости от цели ведения лесного хозяйства наборы анализируемых фенотипических признаков могут различаться. Например, при выращивании лесов для заготовки древесины наибольшую важность будут иметь запас и объемообразующие показатели, механические свойства древесины и ее качество, а для целей депонирования углерода – долговечность и биомасса.

Функции, которые описывают фенотипическую реакцию разных популяций на одном экспериментальном участке, называются *индивидуальными уравнениями (функциями) переноса (individual transfer function)*, а множества фенотипов одной и той же популяции (или генотипа) в разных условиях – *индивидуальными уравнениями (функциями) реакции (individual response function)*. В первом случае решающую роль в изменчивости фенотипов играют генетические факторы, а во втором – условия окружающей среды (Roupon et al., 2021; Mátyás et al., 2023).

Генетическая изменчивость популяций на экспериментальном участке может быть связана с расстоянием переноса. Для удобства сопоставления данных с разных участков С. Mátyás (1987) предложил рассчитывать *экологическую дистанцию (ecological distance, ecodistance)* – показатель изменения параметров окружающей среды, выраженный как разность экологических характеристик между местом происхождения и проведения эксперимента (Mátyás, Yeatman, 1992). Нулевое значение экологическая дистанция принимает для популяций местного происхождения, отрицательные – для перенесенных на север и положительные – для перенесенных на юг. Позднее G. E. Rehfeldt и соавт. (1999a, 2002) предложили аналогичный показатель – *климатическую дистанцию (climate distance)* переноса. Экологическая и климатическая дистанции часто называются *расстоянием переноса (transfer distance)*, выражаемым как разность климатических переменных места проведения эксперимента и происхождения популяции (Petkova, 2018; George et al., 2020; Looney et al., 2024):

$$\Delta X = X_s - X_p, \quad (1)$$

где ΔX – расстояние переноса, X_s – климатическая переменная места проведения эксперимента, X_p – климатическая переменная места происхождения климатипа.

Расстояние переноса, рассчитанное по формуле (1), для местных популяций близко к нулю. Отрицательные значения принимает в случае переброски семян из более теплых/влажных условий в более прохладные/сухие, а положительные – из более прохладных/сухих в более теплые/влажные (Pedlar et al., 2021b).

Для более полного охвата многомерного климатического пространства используется расстояние Евклида, рассчитываемое для стандартизированных (приведенных к одному масштабу)

переменных (O'Neill et al., 2017; Capblancq et al., 2023; Richardson et al., 2024):

$$\Delta X = \sqrt{\Delta X_1^2 + \Delta X_2^2 + \dots + \Delta X_n^2}, \quad (2)$$

где ΔX – расстояние переноса, ΔX_n – линейное расстояние переноса для стандартизированной n -й климатической переменной.

Значения климатических переменных могут быть получены из глобальных наборов данных, например CHELSA (Karger et al., 2017, 2020) или WorldClim (Fick, Hijmans, 2017). Климатическое пространство характеризуется множеством переменных, поэтому для функций нормы реакции и переноса обычно отбираются наиболее сильно коррелирующие с изучаемым фенотипическим признаком или наиболее важные с биологической точки зрения. Клиальные эффекты достаточно хорошо объясняются изменчивостью температуры, а в некоторых случаях фенотипические признаки популяций имеют сильную корреляцию с количеством осадков (Aitken et al., 2008). Наиболее распространенные климатические переменные – это среднегодовая температура воздуха и годовое количество осадков, которые обеспечивают хорошие статистические оценки моделей (Park, Rodgers, 2023). В ряде работ (Rehfeldt et al. 1999a, b; St Clair et al., 2005) показано, что градиентам влажности, особенно летних осадков, соответствуют слабые или умеренные клиальные эффекты. В публикации Т. Wang и соавт. (2006) отмечается, что индексы засушливости климата – более важный фактор по сравнению с осадками. По мнению С. Körner (2021), среднегодовая температура имеет низкое биологическое значение, а экстремальные погодные явления определяют способность популяций к адаптации и выживанию, поэтому большее внимание следует уделять климатическим переменным, которые имеют явные воздействия на процессы роста деревьев, например суммам накопленных температур, срокам первых и последних заморозков, индексам летних засух, испарению влаги и дефициту влажности, продолжительности вегетационного периода (Park, Rodgers, 2023).

Метод главных компонент (PCA) находит широкое применение для упрощения наборов данных коррелированных климатических переменных путем сокращения их количества (Rehfeldt, 1991; Mátyás, 1994; Beaulieu et al., 2004; Ukrainetz et al., 2011; Montwe et al., 2018; Torres-Sánchez et al., 2023). При одновременном многомерном анализе многочисленных феноти-

пических признаков и климатических переменных обычно выявляется, что первая главная компонента (PC1) для фенотипических признаков сильнее всего коррелирует с температурными переменными (зимние или летние температуры), а вторая (PC2) – с переменными влажности (St Clair et al., 2005; Wang et al., 2006; Aitken et al., 2008; Bower, Aitken, 2008). Таким образом, на дифференциации популяций больше сказывается потепление, чем изменение количества поступающей влаги.

Математические модели для функций реакции и переноса должны соответствовать гладким кривым, достигающим максимума в оптимальном для популяций климате, что соответствует фундаментальным законам экологии: закону оптимума, закону минимума Либиха, закону толерантности Шелфорда. При удалении в сторону неблагоприятных условий кривая должна асимптотически приближаться к нулю (Leites, Garzón, 2023). К основным видам моделей относятся линейная и квадратическая (Mátyás, Yeatman, 1992; Carter, 1996; Ujvári-Jármay et al., 2016; Pedlar, McKenney, 2017; Zeltiņš et al., 2019; Nakvasina, Prozherina, 2021; Lu et al., 2024), а также нелинейные: Гаусса (Kapeller et al., 2012; O'Neill et al., 2014, 2017), Вейбулла (Rehfeldt et al., 2008; O'Neill, Nigh, 2011), Коши (O'Neill et al., 2008; Thomson, Parker, 2008; Thomson et al., 2009; Di Fabio et al., 2024) и др. Некоторые математические модели функций реакции и переноса представлены в таблице.

Линейные и квадратические модели – одни из самых часто применяемых. Они используются в случае относительно небольших расстояний

переноса или при наличии ограниченного количества испытанных популяций (Zeltiņš et al., 2019). Их достоинство – это простота вычислений. Линейная модель является упрощением симметричных колоколообразных кривых и описывает фенотипический ответ популяций в небольшом климатическом диапазоне, при этом оптимальные условия могут находиться за его пределами (Foff et al., 2014; Mátyás et al., 2023).

К преимуществу нелинейных моделей (Гаусса, Коши, Вейбулла) относятся биологически интерпретируемые параметры. Например, для функций Гаусса и Коши параметры b_0 и c_0 соответствуют максимальной производительности популяций, b_1 и c_1 – оптимальным условиям среды, соответствующим максимальной производительности, b_2 и c_2 – размаху изменчивости условий среды (Raymond, Lindgren, 1990; Lindgren, Ying, 2000; Seebacher, Grigaltchik, 2014). В качестве недостатка нелинейных моделей L. P. Leites и соавт. (2012) указывают, что отсутствие наблюдений на экстремальных расстояниях переноса может мешать приближаться значениям признака к нулю, что требует наличия данных большого количества испытаний популяций. Также они вычислительно сложны, особенно в случае смешанных эффектов. В исследовании G. A. O'Neill и соавт. (2008) проанализированы 25 моделей индивидуальных функций переноса (включая функцию Вейбулла и гамма-функцию), позволяющих аппроксимировать асимметричные кривые. Из-за незначительного улучшения соответствия фактическим данным и сложности вычислений авторы отдали предпочтение более простым моделям.

Некоторые математические модели функций реакции и переноса

Модель	Функция	
	реакции	переноса
Линейная	$Y = a_0 + a_1 X + e$	$Y = a_0 + a_1 \Delta X + e$
Квадратическая	$Y = a_0 + a_1 X + a_2 X^2 + e$	$Y = a_0 + a_1 \Delta X + a_2 \Delta X^2 + e$
Гаусса	$Y = b_0 \exp\left(-\frac{(X - b_1)^2}{2b_2^2}\right) + e$	$Y = b_0 \exp\left(-\frac{(\Delta X - b_1)^2}{2b_2^2}\right) + e$
Коши	$Y = \frac{c_0}{1 + \left(\frac{X - c_1}{c_2}\right)^2} + e$	$Y = \frac{c_0}{1 + \left(\frac{\Delta X - c_1}{c_2}\right)^2} + e$

Примечание. Y – фенотипический признак популяции; X – климатическая переменная; ΔX – климатическая дистанция переноса; $a_0 - a_2$, $b_0 - b_2$, $c_0 - c_2$ – эмпирические коэффициенты; e – регрессионные остатки.

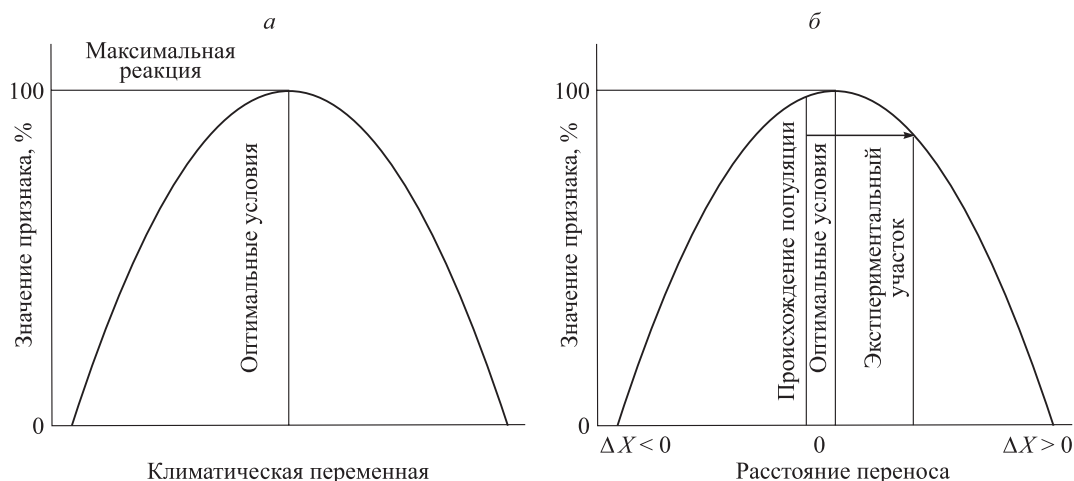


Рис. 1. Схематическое изображение квадратических функций: нормы реакции (а) и переноса (б) (по Kapeller et al., 2013).

В модели реакции и переноса может быть включено несколько климатических переменных. Это позволяет получать множественные уравнения, которые объясняют большую долю изменчивости признака популяций по сравнению с простыми однофакторными моделями (Andalo et al., 2005; Beaulieu, Rainville, 2005; Wang et al., 2006; Chmura, Modrzyński, 2023). В индивидуальные функции переноса в качестве независимой переменной могут также включаться климатические переменные мест происхождения популяций, а не расстояния переноса (Wang et al., 2006). В таком виде уравнение описывает в том числе генетическую изменчивость популяций по климатическим переменным на каждом отдельно взятом участке. Использование исходных климатических характеристик вместо расстояния переноса позволяет лучше выявлять дифференциацию популяций.

К наиболее изученным и часто применяемым относятся квадратические модели нормы реакции и переноса (рис. 1).

В модели нормы реакции исследуемый генотип под воздействием факторов окружающей среды формирует определенный фенотип. Она позволяет определить условия, в которых фенотипический признак достигает максимального значения, называемые климатическим оптимумом. Модель переноса позволяет выявить климатический диапазон, в котором деревья проявляют лучшую адаптацию. Обычно предполагается, что популяции лучше адаптированы к местным условиям, поэтому демонстрируют максимальные значения признака на небольших расстояниях переноса. При переносе на большие расстояния адаптационный потенциал сни-

жается и популяции демонстрируют снижение значений исследуемого признака (Kapeller et al., 2013). Рассмотренные функции нормы реакции и переноса – полезные инструменты для изучения влияния изменений климатических факторов на производительность популяций деревьев, но они применимы только для отдельных генотипов либо отдельных экспериментальных участков. Для прогнозирования влияния климата и генетических особенностей на фенотипические признаки в пределах ареала вида или его части необходимо использовать более сложные модели, к которым относятся обобщенные функции переноса.

ОБОБЩЕННАЯ ФУНКЦИЯ ПЕРЕНОСА

Данные с разных участков (или из разных экспериментов) могут объединяться в *обобщенную функцию переноса (general transfer function)*, исходя из предположения, что формы кривых и положение их вершин не имеют существенных различий в зависимости от экологических условий (Carter, 1996; Rehfeldt et al., 1999b; Andalo et al., 2005), т. е. нет генетической изменчивости в адаптации и фенотипической пластичности. Основное требование для таких функций переноса – наличие широкого диапазона климатических расстояний, позволяющего выявить снижение фенотипического признака на больших дистанциях (Leites, Garzón, 2023). Для сопоставления разных экспериментальных участков по производительности популяций зависимая переменная может включаться в модель в относительных единицах (O'Neill, Nigh, 2011; O'Neill et al., 2017; Sáenz-Romero et al., 2019;

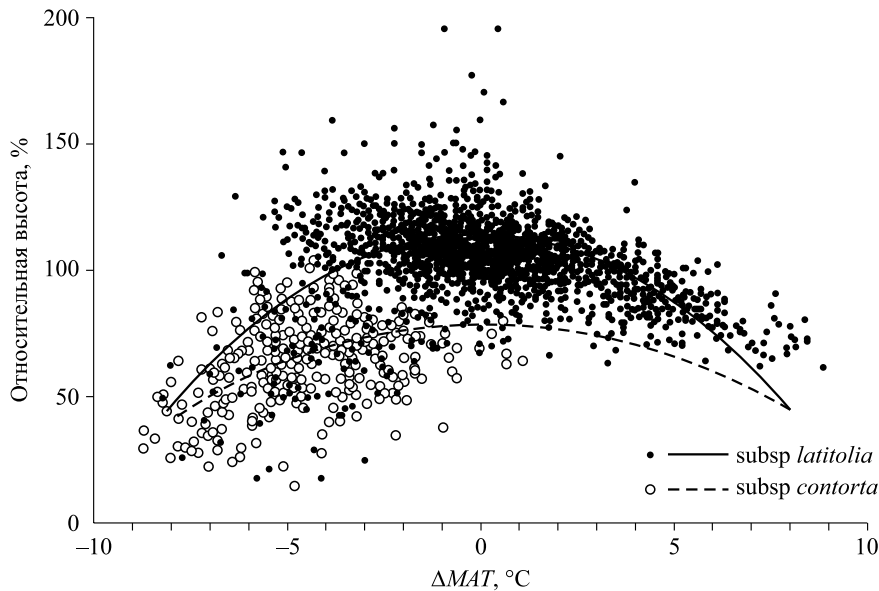


Рис. 2. Обобщенные функции переноса для двух подвидов сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon subsp. *latifolia* и subsp. *contorta*) в Британской Колумбии, Канада (Rehfeldt et al., 1999b).

ΔMAT – расстояние переноса, рассчитанное для среднегодовой температуры воздуха.

Pedlar et al., 2021a, b), что позволяет сивелировать различия в возрасте, потенциале роста, почвенных условиях (рис. 2).

Первые исследования по анализу данных испытаний географических культур для выявления реакции популяций на изменения климата (Carter, 1996; Mátyás, 1994; Persson, Beuker, 1997; Rehfeldt et al., 1999b) выполнялись с использованием обобщенных функций.

В работе S. N. Aitken и соавт. (2008) выделены пять факторов, которые могут влиять на надежность общих функций переноса: 1) формы отдельных кривых и положение их вершин могут отличаться в зависимости от экологических условий, что не учитывается в общей функции переноса; 2) влияние фиксированного климатического расстояния переноса на генетическую изменчивость среди популяций различается в зависимости от реализованной экологической ниши вида; 3) обобщенная функция переноса не отображает фенотипическую пластичность отдельной популяции или генотипов в диапазоне условий среды; 4) кроме климата, в эволюционном процессе решающую роль играют пространственная автокорреляция, историческая миграция вида, поток генов, адаптационная задержка, межвидовая конкуренция; 5) наличие варьирования фенотипической пластичности среди популяций и видов.

Обобщенная функция переноса объединяет данные с разных экспериментальных участков,

что дает возможность прогнозировать реакцию генотипов в широком диапазоне климатических расстояний. Несмотря на отмеченные недостатки, модели такого типа находят большое применение для определения климатических диапазонов переброски семян, а в ряде случаев – для оценки влияния изменений климатических факторов на популяции. Некоторых ограничений, которые имеют обобщенные функции переноса, лишены более сложные модели – универсальные функции реакции и переноса, которые объединяют и нормы реакции популяций, и генетические эффекты.

УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ПЕРЕНОСА И РЕАКЦИИ

Универсальная функция переноса (universal transfer function, UTF) связывает фенотипические признаки с климатическими переменными происхождения и расстоянием переноса. Она объединяет нормы реакции и переноса, что позволяет прогнозировать фенотипические признаки любых популяций в разных условиях, а также рассматривать UTF в качестве модели для прогнозирования фундаментальной климатической ниши вида (Zhao, Wang, 2023). Впервые UTF разработана G. A. O'Neill и соавт. (2008) по результатам испытаний климатипов сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) или было получено уравнение прогнозирования

запаса древесины, основанное на модели Коши. В качестве климатических переменных места происхождения популяций в модель включена среднемесячная температура самого холодного месяца, а места выращивания – среднегодовая температура, среднемесячная температура самого холодного месяца и годовой индекс засухи.

С использованием базовых квадратических функций нормы реакции и переноса UTF записывается в виде (Zhao, Wang, 2023)

$$Y_{ij} = b_0 + b_1X_i + b_2X_i^2 + b_3\Delta X_i + b_4\Delta X_i^2 + b_5X_i^k\Delta X_i^k + e_{ij}, \quad (3)$$

где Y_{ij} – показатель популяции i на экспериментальном участке j ; X_i – одна или несколько климатических переменных для места происхождения популяции i ; ΔX_i – климатическое расстояние переноса популяции i ; $X_i^k\Delta X_i^k$ – взаимодействия первого и второго порядков между X_i и ΔX_i ($k = 1$ или 2); e_{ij} – остатки; $b_0 - b_5$ – эмпирические коэффициенты.

Универсальная функция реакции (universal response function, URF) объединяет влияние на фенотипы климатических факторов места выращивания и дифференциацию популяций, обусловленную локальной адаптацией к климату. Эта модель предложена T. Wang и соавт. (2010) и записывается в виде

$$Y_{ij} = b_0 + b_1X_i + b_2X_i^2 + b_3X_j + b_4X_j^2 + b_5X_i^kX_j^k + e_{ij}, \quad (4)$$

где Y_{ij} – показатель популяции i на экспериментальном участке j ; X_i – одна или несколько климатических переменных для места происхождения популяции i ; X_j – одна или несколько климатических переменных для экспериментального участка j ; $X_i^kX_j^k$ – взаимодействия первого и второго порядков между X_i и X_j ($k = 1$ или 2); e_{ij} – остатки; $b_0 - b_5$ – эмпирические коэффициенты.

Экологические и генетические климатические эффекты оцениваются путем взятия частных производных первого порядка URF отдельно по каждой переменной, характеризующей набор участков или популяций. Также кроме климатических факторов на дифференциацию популяций воздействуют пространственные генетические эффекты (например, поток генов), что может быть отражено в URF путем включения географических переменных (Wang et al., 2010).

Для ели черной (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) провинции Онтарио в исследовании J. Yang и соавт. (2015), по данным

долгосрочного эксперимента Лесной службы Канады (испытаны 202 популяции на 34 участках), были получены URF для высоты в 33 года: 1) полная модель, включающая среднегодовую температуру воздуха и годовое количество осадков мест происхождения и выращивания, а также взаимодействия этих факторов; 2) модель с учетом среднегодовой температуры и взаимодействия переменных для мест происхождения и выращивания; 3) модель с учетом среднегодовой температуры без взаимодействия переменных. В последнем случае (самая простая модель) URF приняла следующий вид:

$$H = 7.140 + 0.605 MAT_s + 0.123 MAT_p - 0.067 MAT_s^2 - 0.015 MAT_p^2, \quad (5)$$

где H – высота в 33 года, м; MAT_s – среднегодовая температура экспериментального участка, °C; MAT_p – среднегодовая температура места происхождения популяции, °C.

Криволинейная поверхность, построенная по уравнению 5, достигая своего максимума, соответствует наиболее оптимальным условиям для выращивания культур ели черной (рис. 3, а). Климатический оптимум находится в диапазоне 3.5–5.5 °C, что требует для повышения продуктивности древостоев перемещать северные популяции в южном направлении, а южные – в северном. Среднегодовая температура воздуха экспериментального участка (окружающая среда) оказывает большее влияние на высоту культур, чем климат места происхождения популяций (генотип), о чем свидетельствуют полученные значения этого показателя в диапазоне рассматриваемых переменных. Взятие частных производных от URF позволяет количественно оценить вклад влияния окружающей среды (6) и генотипа (7) на изменение высот:

$$f'(MAT_s) = 0.605 - 0.134 MAT_s, \quad (6)$$

$$f'(MAT_p) = 0.123 - 0.030 MAT_p, \quad (7)$$

где $f'(MAT_s)$ – изменение высоты при увеличении среднегодовой температуры воздуха экспериментального участка на 1 °C, м/°C; $f'(MAT_p)$ – изменение высоты при увеличении среднегодовой температуры воздуха места происхождения популяции на 1 °C, м/°C; MAT_s – среднегодовая температура экспериментального участка, °C; MAT_p – среднегодовая температура места происхождения популяции, °C (рис. 3, б).

К преимуществам URF относится то, что 1) прогнозирует адаптационную реакцию любых популяций в разных условиях, 2) позволяет

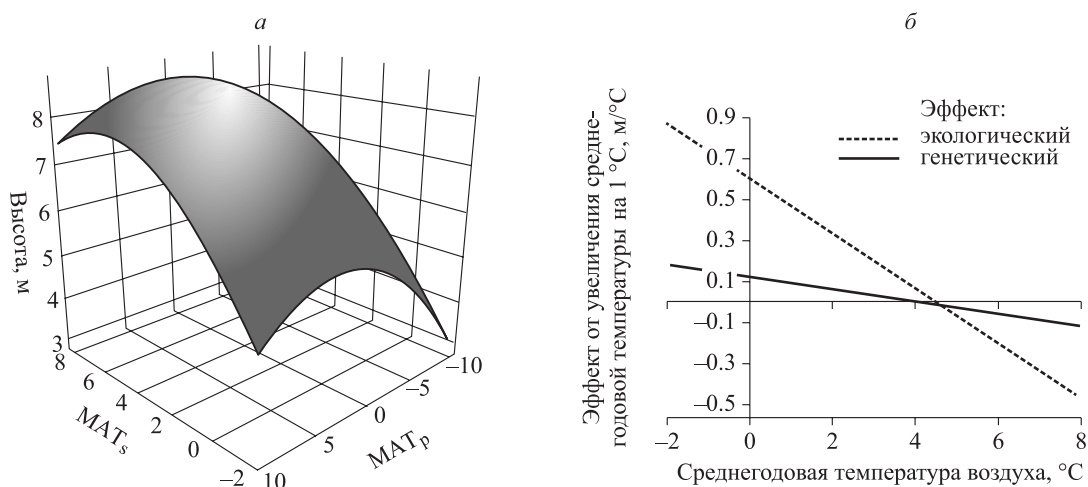


Рис. 3. Универсальная функция реакции для высоты 33-летних культур ели черной в Онтарио, Канада (а) и изменение высоты при увеличении среднегодовой температуры воздуха на 1 °C мест происхождения и выращивания (б).

MAT_s – среднегодовая температура экспериментального участка, °C; MAT_p – среднегодовая температура места происхождения популяции, °C.

использовать выборки меньшего объема без снижения точности прогнозов, 3) упрощает сравнение экологических и генетических эффектов климатических переменных на производительность популяций (Wang et al., 2010). Пошаговый отбор факторов в множественной регрессии дает возможность использовать URF для выявления наиболее значимых климатических переменных, объясняющих фенотипическую изменчивость (Lu et al., 2014). URF показала эффективность для прогнозирования фундаментальной климатической ниши видов (Chakraborty et al., 2015, 2019a), а также для оценки эффективности вспомогательной миграции древесных видов на уровне популяций (Aitken, Whitlock, 2013; DeMarche et al., 2019).

В моделях UTF и URF климатические условия места выращивания считаются отражением кратковременного воздействия экологического и генетического взаимодействия на фенотип, в то время как климат места происхождения – это отражение долгосрочного генетического воздействия естественного отбора на фенотип (Leites et al., 2012). В случае моделей фиксированных эффектов основное различие между UTF и URF заключается в использовании непосредственно климатических переменных участка выращивания или расстояния переноса. Исследования Y. Zhao и T. Wang (2023) показали, что обе модели имеют одинаковую обобщающую способность. При этом URF – более предпочтительна, так как климатические эффекты могут быть напрямую визуализированы, а расстояние переноса

са не может быть интерпретировано как влияние конкретных условий окружающей среды на популяцию. Несмотря на то, что UTF и URF относятся к современным и широко применяемым инструментам для оценки влияния изменения климата на продуктивность лесов, эффективности вспомогательной миграции, они имеют некоторые недостатки. Ограничениями этих моделей, по мнению D. Luo et al. (2024), считаются предположение, что реакция популяций на климатические условия не меняется с возрастом и использование данных для сравнительно молодых популяций, что не позволяет прогнозировать долговременную динамику популяций до возраста спелости, обусловленную изменениями климата. Кроме того, к недостаткам URF стоит отнести симметричную поверхность отклика, что в ряде случаев не соответствует фактическим данным.

Некоторые ограничения UTF и URF могут быть устранены. Если данные испытаний географических культур отличаются по возрасту, то проводится корректировка фенотипических признаков. Для этого применяют модели динамики древостоев, инвариантные относительно базового возраста (Lu et al., 2014, 2016; Yang et al., 2015; Berlin et al., 2016). Также UTF и URF могут быть расширены путем включения переменной возраста популяций на момент проведения измерений (Hallingbäck et al., 2021; Liziniewicz et al., 2023). Повысить обобщающую способность этих моделей можно путем включения показателей, характеризующих поч-

венные и топографические условия. Например, для географических культур сосны в Средней Сибири показано, что на суглинках и песчаных почвах популяции имеют различные показатели продуктивности и сохранности (Кузьмин, Кузьмина, 2023; Kuzmin, Kuzmina, 2023). Однако сведения о почвенных условиях происхождений и мест испытания культур часто отсутствуют (особенно для исторических экспериментов).

D. Luo и соавт. (2024) предложили новый способ прогнозирования динамики древостоев с учетом накопительного эффекта климатических изменений, происходящих в местах роста отдельных популяций. Подход основан на интеграции URF в модели роста и производительности, инвариантные относительно базового возраста ($G \& Y$), по методике G. A. O'Neill и G. Nigh (2011), G. Nigh (2014). На первом этапе для отдельно взятой популяции оцениваются начальные значения верхней высоты с применением URF:

$$HT_{ji} = \exp(a_1x_j + a_2x_i + a_3x_j^2 + a_4x_i^2 + a_5x_jx_i) + \varepsilon_{ji}, \quad (8)$$

где HT_{ji} – верхняя высота для популяции j на тестовом участке, м; x_j – климатическая переменная для условий происхождения популяции j (средняя за 1961–1990 гг.); x_i – климатическая переменная для участка t (средняя за промежуток от года посадки до года проведения измерения); a_1 – a_5 – эмпирические коэффициенты.

На следующем этапе значения полученных из URF верхних высот древостоя подставляются в уравнение (9) для вычисления соответствующих классов бонитета на весь период прогнозирования роста:

$$HT_i = \frac{SI \left(1 + \exp \left(b_1 + b_2 \sqrt{\ln(1 + 50^2)} + b_3 (\ln(SI))^2 + b_4 \sqrt{50} \right) \right)}{\left(1 + \exp \left(b_1 + b_2 \sqrt{\ln(1 + age^2)} + b_3 (\ln(SI))^2 + b_4 \sqrt{50} \right) \right)}, \quad (9)$$

где HT_i – верхняя высота при заданном возрасте age_i , м; SI – верхняя высота в базовом возрасте 50 лет при отсутствии климатических изменений, м; age – общий возраст, лет; b_1 – b_4 – эмпирические коэффициенты, не имеющие биологической интерпретации.

Полученный набор SI используется для генерации множества нечувствительных к климатическим изменениям кривых роста верхней высоты (их количество соответствует возрасту окончания прогноза), для которых далее вы-

числяются индивидуальные годовые приросты. Итоговая климатически чувствительная кривая роста строится путем последовательного суммирования отдельных приростов с верхней высотой для возраста $i - 1$ лет (при $i > 1$).

Универсальная функция реакции относится к современным методам обобщения данных испытаний географических культур, позволяя количественно оценивать вклад генетических и экологических эффектов в изменчивость фенотипических признаков, выявлять фундаментальную климатическую нишу видов, прогнозировать реакцию популяций на климатические изменения и разрабатывать рекомендации по вспомогательной миграции видов. Принимая во внимание ограничения метода, необходимы дальнейшие исследования, направленные на разработку моделей, позволяющих прогнозировать несимметричные поверхности отклика, а также учитывать возрастную изменчивость индивидуальных функций норм реакции и переноса.

ОПТИМАЛЬНЫЕ И КРИТИЧЕСКИЕ РАСТОЯНИЯ ПЕРЕБРОСКИ СЕМЯН

Рекомендации по переброске лесных семян во многих странах, включая Россию, основаны на использовании, главным образом, источников местного происхождения (Johnson et al., 2004; Bower et al., 2014; Санников и др., 2017; Castellanos-Acuña et al., 2018; Федорков, 2020). Это соответствует базовому принципу лесной генетики, согласно которому местные семена хорошо адаптированы к условиям окружающей среды, а также позволяют избегать внедрения в популяции неадаптированных генов (Ying, Yanchuk, 2006; Bucharova et al., 2017). В условиях быстрых климатических изменений считается, что использование местных семян при создании лесных культур не обеспечивает этого соответствия (Fremout et al., 2021; O'Neill, Gómez-Pineda, 2021; Pedlar et al., 2021a, b). Вопрос о том, какие семена лучше (местные или перенесенные), продолжает оставаться дискуссионным (Boshier et al., 2015; Mátyás et al., 2023), при этом границы зон переброски семян могут быть определены из моделей переноса, в которых потеря производительности популяций связывается с климатическим расстоянием (Ukrainetz et al., 2011).

Оптимальное расстояние переброски семян (optimal seed transfer distance) показывает условия, при которых целевой показатель

достигает максимального значения (Kapeller et al., 2013). Для простой квадратичной функции переноса (направленная вниз парабола) оно определяется путем взятия первой производной, приравнивания ее к нулю и решения уравнения относительно ΔX (Pedlar et al., 2021a, b). При вычисленной таким способом климатической дистанции функция переноса достигает своего максимума в точке

$$\Delta X_{\max} = -\frac{a_1}{2a_2}, \quad (10)$$

где $\Delta X_{\max}$ – оптимальное расстояние переброски, при котором функция переноса достигает максимума; a – эмпирические коэффициенты.

Расстояние переброски, при котором перемещаемые популяции будут превосходить по производительности местные, определяется, исходя из значения $\Delta X_{\max}$. Если $\Delta X_{\max} < 0$, то оптимальным диапазоном будет от ΔX_{opt} до $\Delta X = 0$, а при $\Delta X_{\max} > 0$ – от $\Delta X = 0$ до ΔX_{opt} . Граница оптимального диапазона ΔX_{opt} вычисляется по формуле

$$\Delta X_{\text{opt}} = -\frac{a_1}{a_2}, \quad (11)$$

где ΔX_{opt} – граница оптимального диапазона переброски; a – эмпирические коэффициенты.

Критическое (безопасное) расстояние переброски семян (critical seed transfer distance) определяется дистанцией, на которую семена могут быть перемещены до того, как будет достигнут заданный уровень снижения производительности, например 5 или 10 % относительно местного климатипа (Ukrainetz et al., 2011; O'Neill et al., 2014; Pedlar et al., 2021a, b) (рис. 4).

В случае с квадратичной функцией переноса оно может быть оценено путем решения уравнения

$$\Delta X_{\text{CSTD}} = \frac{-a_1 \pm \sqrt{a_1^2 - 4a_2a_0\beta}}{2a_2}, \quad (12)$$

где ΔX_{CSTD} – критическое расстояние переброски; a – эмпирические коэффициенты; β – уровень снижения производительности относительно местного климатипа (в долях единицы).

Оптимальные и критические расстояния переброски семян служат полезным инструментом для отбора перспективных источников происхождения как в условиях современного климата, так для обоснования наиболее адаптированных популяций к климату будущего для осуществления вспомогательной миграции. Например, с использованием этого подхода получены диапазоны переброски семян с учетом изменений климата для основных лесобразующих пород Канады (O'Neill et al., 2014; Pedlar et al., 2021a, b). Однако внедрение принципов вспомогательной миграции в системы управления лесами происходит достаточно медленно из-за неопределенностей относительно будущих масштабов и направления изменения климата (Park, Rodgers, 2023). Принимая во внимание широкий спектр факторов окружающей среды, под воздействием которых происходит генетическая дифференциация популяций, к переброске семян на большие расстояния стоит подходить с осторожностью, так как выращенные из них деревья могут уступать местным, например по качеству древесины, устойчивости к вредителям и болезням леса и др.

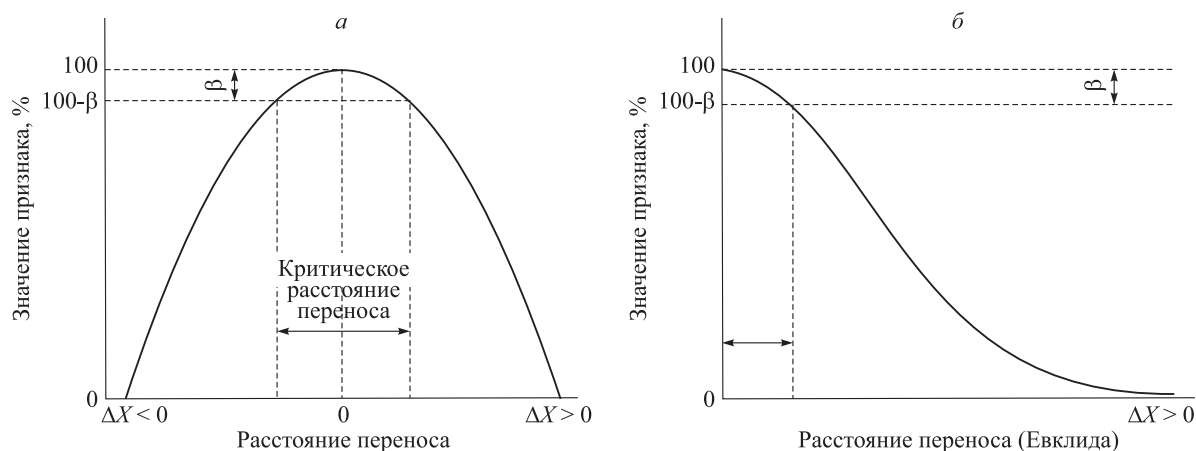


Рис. 4. Схематическое изображение определения критического расстояния переброски при максимально допустимом уровне снижения производительности β для квадратической функции переноса (а) и функции Гаусса с евклидовым расстоянием переноса (б).

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ДЛЯ КЛИМАТИЧЕСКИ ОПТИМИЗИРОВАННОГО ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

Термин «климатически оптимизированное лесное хозяйство» (Climate-Smart Forestry, CSF) впервые предложен в 2008 г. (Nitschke, Innes, 2008), а концепция, сформулированная в 2015 г. (Nabuurs et al., 2015), получила дальнейшее развитие (Jantke et al., 2016; Yousefpour et al., 2018; Bowditch et al., 2020; Cooper, MacFarlane, 2023). В настоящее время не существует общепринятого определения CSF (Bowditch et al., 2020; Cooper, MacFarlane, 2023), но во многих из них обращается внимание на сокращение выбросов парниковых газов и эффективное связывание атмосферного углерода для смягчения последствий изменения климата. В качестве основных принципов CSF выделяются (Verkerk et al., 2020): 1) увеличение запасов углерода в лесах в сочетании с предоставлением широкого спектра других экосистемных услуг, 2) повышение устойчивости лесов за счет реализации адаптивного лесопользования, 3) использование древесных ресурсов для замены невозобновляемых, насыщенных углеродом материалов.

Рассмотренные выше основные виды моделей реакции деревьев на изменение климатических условий, основанные на использовании данных испытаний географических культур, позволяют решать ряд важных задач для CSF: 1) количественно оценивать пределы адаптации местных популяций к прогнозируемым климатическим изменениям, экологический и ресурсный потенциал лесов будущего; 2) прогнозировать рост древостоев с учетом накопительного эффекта изменений климата и обосновывать наиболее подходящие к новым условиям лесохозяйственные мероприятия; 3) выявлять границы климатически оптимальных районов переброски семян (динамическое лесосеменное районирование) и разрабатывать стратегии вспомогательной миграции для сохранения и повышения продуктивности лесов будущего.

Начиная с первых опытов конца XIX – начала XX в. М. К. Турского, Н. С. Нестерова, В. Д. Огиевского и до первой четверти XXI в. в России было создано большое количество экспериментальных объектов по изучению географических культур основных хозяйственно значимых лесобразующих пород: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и е. сибирской (*P. obovata* Ledeb.), ли-

ственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и др. Но потенциал собранных данных о фенотипической изменчивости популяций остается раскрытым не в полной мере, учитывая последние достижения отечественной и зарубежной науки. Самая масштабная в нашей стране – программа 1972 г. по изучению имеющихся и созданию новых географических культур, инициатором которой был Е. П. Проказин (1972). Результаты ее реализации (Проказин, 1983; Shutyaev, Giertych, 1997, 2000; Наквасина и др., 2008; Николаева и др., 2016; Nakvasina et al., 2019; Кузьмин, Кузьмина, 2023, 2024; Kuzmin, Kuzmina, 2023), как и многих других экспериментов (Пальцев, Мерзленко, 1990; Чернотубов и др., 2005; Шутяев, 2007; Кулаков, Сиволапов, 2023), имеют высокую научную и практическую ценность в настоящее время.

На неудовлетворительное состояние современного генетико-селекционного комплекса России обращают внимание А. П. Царев и др. (2021), Ю. Н. Гагарин (2024), основные проблемы обозначены в публикации В. В. Тараканова и др. (2021). В условиях снижения площадей с действующими опытами по изучению географических культур особую ценность для исследования реакции деревьев на изменение климата приобретают исторические данные. Успешным примером агрегации экспериментальных данных служат базы данных фенотипической изменчивости деревьев и популяций из различных мест происхождения для бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) в Европе (Robson et al., 2018), сосны обыкновенной в Шотландии (Beaton et al., 2022), ели обыкновенной в Германии (Liere et al., 2024). Подобные наборы данных могут быть сформированы и для российских экспериментов. Рассмотренные в обзоре методы представляют практическое руководство к анализу как исторических, так и современных данных испытаний географических культур для разработки рекомендаций по управлению лесами в условиях возрастающих климатических рисков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный обзор показывает, что как индивидуальные функции переноса и реакции, так и более сложные модели (обобщенная функция переноса и универсальные функции реакции и переноса) полезны для решения задач, связанных с прогнозированием реакции популяций деревьев на климатические изменения (рост,

продуктивность и выживаемость) и оценкой их адаптационного потенциала, с разработкой рекомендаций по переброске семян (включая вспомогательную миграцию) и климатически оптимального лесосеменного районирования, а также по сохранению и повышению ресурсного и экологического потенциала лесов будущего. Результаты исторических и современных опытов по испытанию географических культур в условиях стремительно происходящего потепления климата приобретают особую научную и практическую ценность. Разработка надежных прогностических моделей реакции популяций лесобразующих пород на изменение условий окружающей среды возможна при наличии репрезентативных данных об их фенотипической изменчивости. Создание баз данных, длительный мониторинг за географическими культурами, их сохранение, создание новых экспериментальных объектов – это одни из ключевых моментов для успешной разработки походов по реализации принципов климатически оптимизированного лесного хозяйства.

Исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда № 23-76-01016.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гагарин Ю. Н. Проблемы государственно-правового управления в сфере лесного семеноводства // *Вопр. лесн. науки*. 2024. № 4. Статья № 154.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А. Закономерности роста климатипов сосны обыкновенной в разных почвенных условиях в географических культурах // *Сиб. экол. журн.* 2023. Т. 30. № 5. С. 692–704.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А. Доля прямоствольных деревьев у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Сибири // *Сиб. лесн. журн.* 2024. № 6. С. 17–24.
- Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р. Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к грибным патогенам в географических культурах Приангарья // *Хвойные бореал. зоны*. 2007. Т. 24. № 4–5. С. 454–460.
- Кузнецова Г. В. Изменчивость качества семян у климатипов сосны корейской в географических культурах // *Бюл. гос. Никит. бот. сада*. 2009. № 99. С. 10–13.
- Кулаков Е. Е., Сиволапов А. И. Географические культуры лиственницы в Воронежской области. Воронеж: Воронеж. гос. лесотех. ун-т им. Г. Ф. Морозова, 2023. 139 с.
- Лебедев А. В. Эмпирические модели роста и производительности древостоев по данным долговременных наблюдений в условиях антропогенных воздействий и климатических изменений: дис. ... д-ра с.-х. наук: 4.1.6. М.: Рос. гос. агр. ун-т – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2023. 425 с.
- Матвеев С. М. Климатический сигнал в радиальном приросте сосновых древостоев модальных типов леса Воронежской области // *Лесохоз. инф.* 2017. № 1. С. 99–108.
- Наквасина Е. Н., Юдина О. А., Прожерина Н. А., Камалова И. И., Минин Н. С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере. Архангельск: Сев. (Аркт.) фед. ун-т им. М. В. Ломоносова, 2008. 308 с.
- Наквасина Е. Н., Юдина О. А., Покатило А. В. Ростовая и репродуктивная реакции *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* Ledeb. при имитации потепления климата // *Вестн. Сев. (Аркт.) фед. ун-та. Сер.: Естеств. науки*. 2016. № 1. С. 89–96.
- Наквасина Е. Н., Прожерина Н. А., Чупров А. В., Беляев В. В. Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2018. № 5 (365). С. 82–93.
- Николаева М. А., Жигунов А. В., Голиков А. М. 36-летний опыт изучения географических культур сосны обыкновенной в Псковской области // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2016. № 5 (353). С. 22–33.
- Пальцев А. М., Мерзленко М. Д. Роль географических культур в лесокультурном деле. М.: Моск. лесотех. ин-т, 1990. 54 с.
- Проказин А. Е. Географические культуры сосны обыкновенной и вопросы лесосеменного районирования в центральном районе зоны смешанных лесов: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. М.: Моск. лесотех. ин-т, 1983. 367 с.
- Проказин Е. П. Изучение имеющихся и создание новых географических культур (программа и методика работ). Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. 52 с.
- Румянцев Д. Е., Сидоренков В. М., Папулов Е. С., Воробьева Н. С. Связь изменчивости радиального прироста сосны кедровой сибирской с биометрическими и климатическими показателями // *Экол. мониторинг и моделирование экосистем*. 2022. Т. 33. № 1–2. С. 20–37.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С., Афонин А. Н., Чернодубов А. И., Егоров Е. В. Генетико-климатолого-географические принципы семенного районирования сосновых лесов России // *Сиб. лесн. журн.* 2017. № 2. С. 19–30.
- Сапанов М. К. Климатогенные факторы внезапного изменения хода роста дерева // *Поволж. экол. журн.* 2019. № 2. С. 253–263.
- Сеннов С. Н. Современные тенденции роста лесов и их возможные последствия // *Изв. СПбЛТА*. 2000. № 166. С. 13–16.
- Тараканов В. В., Паленова М. М., Паркина О. В., Роговцев Р. В., Третьякова Р. А. Лесная селекция в России: достижения, проблемы, приоритеты (обзор) // *Лесохоз. инф.* 2021. № 1. С. 100–143.
- Федорков А. Л. Лесосеменное районирование сосны обыкновенной на севере Европы // *Сиб. лесн. журн.* 2020. № 2. С. 63–68.
- Царев А. П., Лаур Н. В., Царев В. А., Царева Р. П. Современное состояние лесной селекции в Российской Федерации: тренд последних десятилетий // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2021. № 6 (384). С. 38–55.
- Чернодубов А. И., Галдина Т. Е., Смогунова О. А. Географические культуры сосны обыкновенной на юге

- Русской равнины. Воронеж: Воронеж. гос. мед. ун-т им. Н. Н. Бурденко, 2005. 128 с.
- Шутяев А. М. Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья. М.: НИИ лесн. ген., 2007. 296 с.
- Aitken S. N., Yeaman S., Holliday J. A., Wang T., Curtis-McLane S. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations // *Evol. Appl.* 2008. V. 1. Iss. 1. P.95–111.
- Aitken S., Whitlock M. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2013. V. 44. P. 367–388.
- Alekseev A. S., Sharma S. K. Long-term growth trends analysis of Norway spruce stands in relation to possible climate change: case study of Leningrad region // *IVUZ. Lesn. Zhurn. (For. J.)*. 2020. N. 3 (375). P. 42–54.
- Andalo C., Beaulieu J., Bousquet J. The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Québec, Canada // *For. Ecol. Manag.* 2005. V. 205. P. 169–182.
- Beaton J., Perry A., Cottrell J., Iason G., Stockan J., Cavers S. Phenotypic trait variation in a long-term multisite common garden experiment of *Scots pine* in Scotland // *Sci. Data*. 2022. V. 9. Iss. 1. Article number 671.
- Beaulieu J., Perron M., Bousquet J. Multivariate patterns of adaptive genetic variation and seed source transfer in *Picea mariana* // *Can. J. For. Res.* 2004. V. 34. N. 3. P. 5310–545.
- Beaulieu J., Rainville A. Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution // *The For. Chron.* 2005. V. 81. Iss. 5. P. 704–709.
- Berlin M., Persson T., Jansson G., Haapanen M., Ruotsalainen S., Barring L., Andersson Gull B. Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland // *Silva Fenn.* 2016. V. 50. N. 3. Article 1562.
- Boshier D., Broadhurst L., Cornelius J., Gallo L., Koskela J., Loo J., Petrokofsky G., St Clair B. Is local best? Examining the evidence for local adaptation in trees and its scale // *Environ. Evidence*. 2015. V. 4. Article number 20.
- Bowditch E., Santopuoli G., Binder F., del Río M., La Porta N., Kluvankova T., Lesinski J., Motta R., Pach M., Panzarchi P., Pretzsch H., Temperli C., Tonon G., Smith M., Velikova V., Weatherall A., Tognetti R. What is climate-smart forestry? A definition from a multinational collaborative process focused on mountain regions of Europe // *Ecosyst. Serv.* 2020. V. 43. Article number 101113.
- Bower A. D., Aitken S. N. Ecological genetics and seed transfer guidelines in *Pinus albicaulis* (Pinaceae) // *Amer. J. Bot.* 2008. V. 95. Iss. 1. P. 66–76.
- Bower A. D., Clair J. B. S., Erickson V. Generalized provisional seed zones for native plants // *Ecol. Appl.* 2014. V. 24. Iss. 5. P. 913–919.
- Bucharova A., Durka W., Hölzel N., Kollmann J., Michalski S., Bossdorf O. Are local plants the best for ecosystem restoration? It depends on how you analyze the data // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7. Iss. 24. P. 10683–10689.
- Buechling A., Martin P. H., Canham C. D. Climate and competition effects on tree growth in Rocky Mountain forests // *J. Ecol.* 2017. V. 105. Iss. 6. P. 1636–1647.
- Capblancq T., Lachmuth S., Fitzpatrick M. C., Keller S. R. From common gardens to candidate genes: exploring local adaptation to climate in red spruce // *New Phytol.* 2023. V. 237. Iss. 5. P. 1590–1605.
- Carter K. K. Provenance tests as Indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species // *Can. J. For. Res.* 1996. V. 26. N. 6. P. 1089–1095.
- Castellanos-Acuña D., Vance-Borland K. W., St. Clair J. B., Hamann A., López-Upton J., Gómez-Pineda E., Ortega-Rodríguez J. M., Sáenz-Romero C. Climate-based seed zones for Mexico: Guiding reforestation under observed and projected climate change // *New For.* 2018. V. 49. Iss. 3. P. 297–309.
- Chakraborty D., Wang T., Andre K., Konnert M., Lexer M., Matulla C., Schueler S. Selecting populations for non-analogous climate conditions using universal response functions: The case of Douglas-fir in central Europe // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. Article number 136357.
- Chakraborty D., Schueler S., Lexer M., Wang T. Genetic trials improve the transfer of Douglas-fir distribution models across continents // *Ecography*. 2019a. V. 42. Iss. 1. P. 88–101.
- Chakraborty D., Matulla C., Andre K., Weissenbacher L., Schueler S. Survival of Douglas-fir provenances in Austria: site-specific late and early frost events are more important than provenance origin // *Ann. For. Sci.* 2019b. V. 76. Iss. 4. Article number 100.
- Chakraborty D., Ciceu A., Ballian D., Garzón M. B., Bolte A., Bozic G., Buchacher R., Čepl J., Cremer E., Ducousso A., Gaviria J., George J.P., Hardtke A., Ivankovic M., Klisz M., Kowalczyk J., Kremer A., Lstibůrek M., Longauer R., Mihai G., Nagy L., Petkova K., Popov E., Schirmer R., Skroppa T., Solvin T. M., Steffenrem A., Stejskal J., Stojnic S., Volmer K., Schueler S. Assisted tree migration can preserve the European forest carbon sink under climate change // *Nat. Clim. Change*. 2024. V. 14. Iss. 8. P. 845–852.
- Chen I.-C., Hill J. K., Ohlemüller R., Roy D. B., Thomas C. D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming // *Science*. 2011. V. 333. Iss. 6045. P. 1024–1026.
- Chmura D. J., Modrzyński J. Sensitivity of height growth response to climate change does not vary with age in common garden among Norway spruce populations from elevational gradients // *For. Ecol. Manag.* 2023. V. 542. Iss. 8. Article number 121118.
- Chuine I., Belmonte J., Mignot A. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations // *J. Ecol.* 2000. V. 88. Iss. 4. P. 561–570.
- Cooper L., McFarlane D. Climate-smart forestry: Promise and risks for forests, society, and climate // *PLOS Climate*. 2023. V. 2. Iss. 10. Article number 305.
- DeMarche M., Doak D., Morris W. Incorporating local adaptation into forecasts of species' distribution and abundance under climate change // *Glob. Change Biol.* 2019. V. 25. Iss. 3. P. 775–793.
- Des Roches S., Post D. M., Turley N. E., Bailey J. K., Hendry A. P., Kinnison M. T., Schweitzer J. A., Palkovacs E. P. The ecological importance of intraspecific variation // *Nat. Ecol. Evol.* 2018. V. 2. Iss. 1. P. 57–64.
- Di Fabio A., Buttò V., Chakraborty D., O'Neill G. A., Schueler S., Kreyling J. Climatic conditions at provenance origin influence growth stability to changes in climate in two major tree species // *Front. For. Glob. Change*. 2024. V. 7. Article number 1422165.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climat.* 2017. V. 37. Iss. 12. P. 4302–4315.

- Foff V., Weiser F., Foffova E., Gömöry D. Growth response of European larch (*Larix decidua* Mill.) populations to climatic transfer. A novel approach for controlled pollination in *Casuarina equisetifolia* // *Silv. Gen.* 2014. V. 63. Iss. 1–6. P. 67–75.
- Ford K. R., Breckheimer I. K., Franklin J. F., Freund J. A., Kroiss S. J., Larson A. J., Theobald E. J., Hille Ris Lambers J. Competition alters tree growth responses to climate at individual and stand scales // *Can. J. For. Res.* 2017. V. 47. N. 1. P. 53–62.
- Fremout T., Thomas E., Bocanegra-Gonzalez K. T., Aguirre-Morales C. A., Morillo-Paz A. T., Atkinson R., Alcazar-Cacedo C., Kettle C., Gonzalez R., Gonzalez M. A., Gutierrez J. P., Gil-Tobon C., Moscoso-Higuaita L. G., Lopez-Lavealle L. L. B., Carvalho D. de, Muys B. Dynamic seed zones to guide climate-smart seed sourcing for tropical dry forest restoration in Colombia // *For. Ecol. Manag.* 2021. V. 490. Article number 119127.
- George J. P., Theroux-Rancourt G., Rungwattana K., Schef-fknecht S., Momirovic N., Neuhauser L., Weißenbacher L., Watzinger A., Hietz P. Assessing adaptive and plastic responses in growth and functional traits in a 10-year-old common garden experiment with pedunculate oak (*Quercus robur* L.) suggests that directional selection can drive climatic adaptation // *Evol. Appl.* 2020. V. 13. Iss. 9. P. 2422–2438.
- Hallingbäck H. R., Burton V., Vizcaino-Palomar N., Trotter F., Liziniewicz M., Marchi M., Berlin M., Ray D., Benito Garzón M. Managing uncertainty in Scots pine range-wide adaptation under climate change // *Front. Ecol. Evol.* 2021. V. 9. Article number 724051.
- Hiura T., Go S., Iijima H. Long-term forest dynamics in response to climate change in northern mixed forests in Japan: A 38-year individual-based approach // *For. Ecol. Manag.* 2019. V. 449. Article number 117469.
- Hogan J. A., Domke G. M., Zhu K., Johnson D. J., Lichstein J. W. Climate change determines the sign of productivity trends in US forests // *PNAS.* 2024. V. 121. Iss. 4. Article number 2311132121.
- Horváth A., Mátyás Cs. The decline of vitality caused by increasing drought in a beech provenance trial predicted by juvenile growth // *South-East Europ. For.* 2016. Vol. 7. Iss. 1. P. 21–28.
- Huang J. G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J. C., Denneler B. Impact of future climate on radial growth of four major boreal tree species in the Eastern Canadian boreal forest // *PloS ONE.* 2013. V. 8. Iss. 2. Article number 56758.
- Jantke K., Müller J., Trapp N., Blanz B. Is climate-smart conservation feasible in Europe? Spatial relations of protected areas, soil carbon, and land values // *Environ. Sci. Policy.* 2016. V. 57. P. 40–49.
- Johnson G. R., Sorensen F. C., St Clair J. B., Cronn R. C. Pacific northwest forest tree seed zones A template for native plants? // *Nat. Plants J.* 2004. V. 5. Iss. 2. P. 131–140.
- Kapeller S., Lexer M. J., Geburek T., Schüler S. Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the eastern Alpine range: Selecting appropriate provenances for future climate // *For. Ecol. Manag.* 2012. V. 271. P. 46–57.
- Kapeller S., Schuler S., Huber G., Boi G., Wohlgemuth T., Klumpp R. Provenance trials in alpine range – review and perspectives for applications in climate change // *Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks.* InTech, 2013.
- Karger D. N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R. W., Zimmermann N. E., Linder H. P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // *Sci. Data.* 2017. V. 4. Iss. 1. Article number 170122.
- Karger D. N., Schmatz D. R., Dettling G., Zimmermann N. E. High-resolution monthly precipitation and temperature time series from 2006 to 2100 // *Sci. Data.* 2020. V. 7. Iss. 1. Article number 248.
- Kerr G., Stokes V., Peace A., Peace A., Jinks R. Effects of provenance on the survival, growth and stem form of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in Britain // *Europ. J. For. Res.* 2015. V. 134. Iss. 2. P. 349–363.
- Kijowska-Oberc J., Staszak A. M., Kamiński J., Ratajczak E. Adaptation of forest trees to rapidly changing climate // *Forests.* 2020. V. 11. Iss. 2. Article number 123. 23 p.
- Körner C. The cold range limit of trees // *Trends Ecol. Evol.* 2021. V. 36. Iss. 11. P. 979–989.
- Krajmerova D., Longauer R., Pacalaj M., Gomory D. Influence of provenance transfer on the growth and survival of *Picea abies* provenances // *Dendrobiology.* 2009. V. 61. P. 17–23.
- Kurjak D., Petrik P., Konópková A. S., Link R. M., Gömöry D., Hajek P., Liesebach M., Leuschner C., Schuldt B. Inter-provenance variability and phenotypic plasticity of wood and leaf traits related to hydraulic safety and efficiency in seven European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances differing in yield // *Ann. For. Sci.* 2024. V. 81. Iss. 1. Article number 11.
- Kurpisz B., Pawłowski T. A. Epigenetic mechanisms of tree responses to climatic changes // *Int. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. Iss. 21. Article number 13412.
- Kuzmin S. R., Kuzmina N. A. Growth regularities of Scots pine climatypes in the provenance trial under different soil conditions // *Contemp. Probl. Ecol.* 2023. V. 16. N. 5. P. 645–656 (Original Rus. Text © S. R. Kuzmin, N. A. Kuzmina, 2023, publ. in *Sib. Ecol. Zhurn.* 2023. V. 30. N. 5. P. 692–704).
- Lebedev A. V. Changes in the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an urban environment in European Russia since 1862 // *J. For. Res.* 2023. V. 34. Iss. 4. P. 1279–1287.
- Leites L. P., Robinson A. P., Rehfeldt G. E., Marshall J. D., Crookston N. L. Height-growth response to climatic changes differs among populations of Douglas-fir: a novel analysis of historic data // *Ecol. Appl.* 2012. V. 22. Iss. 1. P. 154–165.
- Leites L., Garzón M. B. Forest tree species adaptation to climate across biomes: Building on the legacy of ecological genetics to anticipate responses to climate change // *Glob. Change Biol.* 2023. V. 29. Iss. 17. P. 4711–4730.
- Liepe K. J., Rieckmann C. A., Mittelberg H. S., Liesebach M. Phenotypic variation in 1,100 provenances of *Picea abies* measured over 50 years on 33 German trial sites // *Sci. Data.* 2024. V. 11. Iss. 1. Article number 854.
- Lindgren D., Ying C. C. A model integrating seed source adaptation and seed use // *New For.* 2000. V. 20. P. 87–104.
- Liziniewicz M., Berlin M., Solvin T., Hallingbäck H. R., Haapanen M., Ruotsalainen S., Steffenrem A. Development of a universal height response model for transfer of Nor-

- way spruce (*Picea abies* L. Karst) in Fennoscandia // For. Ecol. Manag. 2023. V. 528. Article number 120628.
- Looney C. E., Stewart J. A., Wood K. E. Mixed-provenance plantings and climatic transfer-distance affect the early growth of knobcone-monterey hybrid pine, a fire-resilient alternative for reforestation // New For. 2024. V. 55. Iss. 3. P. 543–565.
- Lu P., Parker W. H., Cherry M., Colombo S., Parker W. C., Man R., Roubal N. Survival and growth patterns of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) rangewide provenances and their implications for climate change adaptation // Ecol. Evol. 2014. V. 4. Iss. 12. P. 2360–2374.
- Lu P., Parker W. C., Colombo S. J., Man R. Restructuring tree provenance test data to conform to reciprocal transplant experiments for detecting local adaptation // J. Appl. Ecol. 2016. V. 53. Iss. 4. P. 1088–1097.
- Lu P., Beaulieu J., Pedlar J., Parker W. C., McKenney D. W., Benomar L. Assessing assisted population migration (seed transfer) for eastern white pine at northern planting sites // For. Ecol. Manag. 2024. V. 572. Article number 122309.
- Luo D., O'Neill G. A., Yang Y., Galeano E., Wang T., Thomas B. R. Population-specific climate sensitive top height curves and their applications to assisted migration // Europ. J. For. Res. 2024. V. 143. Iss. 5. P. 1349–1364.
- Magalhães J. G., Amoroso M. M., Larson B. C. What evidence exists on the effects of competition on trees' responses to climate change? A systematic map protocol // Environ. Evidence. 2021. V. 10. Iss. 1. Article number 34.
- Mangold R. D., Libby W. J. A model for reforestation with optimal and suboptimal tree populations // Silv. Gen. 1978. V. 27. Iss. 2. P. 66–68.
- Mátyás C. Adaptációs folyamatok erdei fák populációiban: a tudományok doktora fokozat elnyeréséhez benyújtott disszertáció (Adaptation of forest tree populations. DSc. Thesis). Sopron-Szombathely, 1987. 193 p. (in Hungarian).
- Mátyás C. Modeling climate change effects with provenance test data // Tree Physiol. 1994. V. 14. Iss. 7–9. P. 797–804.
- Mátyás C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests // Euphytica. 1996. V. 92. Iss. 1. P. 45–54.
- Mátyás C. Adaptive pattern of phenotypic plasticity and inherent growth reveal the potential for assisted transfer in sessile oak (*Quercus petraea* L.) // For. Ecol. Manag. 2021. V. 482. Article number 118832.
- Mátyás C., Balázs P., Nagy L. Climatic stress test of Scots pine provenances in northeastern Europe reveals high phenotypic plasticity and quasi-linear response to warming // Forests. 2023. V. 14. Iss. 10. Article number 1950.
- Mátyás C., Yeatman C. W. Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations // Silv. Gen. 1992. V. 41. Iss. 6. P. 370–376.
- Montwe D., Isaac-Renton M., Hamann A., Spiecker H. Cold adaptation recorded in tree rings highlights risks associated with climate change and assisted migration // Nat. Comm. 2018. V. 9. Iss. 1. Article number 1574.
- Moran E. V., Hartig F., Bell D. M. Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses // Glob. Change Biol. 2016. V. 22. Iss. 1. P. 137–150.
- Morin X., Thuiller W. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change // Ecology. 2009. V. 90. Iss. 5. P. 1301–1313.
- Nabuurs G. J., Delacote P., Ellison D., Hanewinkel M., Lindner M., Nesbit M., Ollikainen M., Savaresi A. A new role for forests and the forest sector in the EU post-2020 climate targets // Europ. For. Inst. From Sci. to Policy. 2015. N. 2. 30 p.
- Nakvasina E. N., Demina N., Prozherina N., Demidova N. Assessment of phenotypic plasticity of spruce species *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on provenances tests in European North of Russia // Centr. Europ. For. J. 2019. V. 65. N. 2. P. 121–128.
- Nakvasina E. N., Prozherina N. A. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) reaction to climate change in the provenance tests in the north of the Russian plain // For. For. Pol. 2021. V. 63. Iss. 2. P. 138–149.
- Nigh G. Mitigating the effects of climate change on lodgepole pine site height in British Columbia, Canada, with a transfer function // Forestry. 2014. V. 87. Iss. 3. P. 377–388.
- Nitschke C. R., Innes J. L. Integrating climate change into forest management in south-Central British Columbia: an assessment of landscape vulnerability and development of a climate-smart framework // For. Ecol. Manag. 2008. V. 256. Iss. 3. P. 313–327.
- O'Neill G. A., Hamann A., Wang T. Accounting for population variation improves estimates of the impact of climate change on species' growth and distribution // J. Appl. Ecol. 2008. V. 45. Iss. 4. P. 1040–1049.
- O'Neill G. A., Nigh G. Linking population genetics and tree height growth models to predict impacts of climate change on forest production // Glob. Change Biol. 2011. V. 17. P. 3208–3217.
- O'Neill G. A., Stoehr M., Jaquish B. Quantifying safe seed transfer distance and impacts of tree breeding on adaptation // For. Ecol. Manag. 2014. V. 328. P. 122–130.
- O'Neill G., Wang T., Ukrainetz N., Charleson L., McAuley L., Yanchuk A., Zedel S. A proposed climate-based seed transfer system for British Columbia. Tech. Rep. 099. Prov. B. C., Victoria, B. C., 2017.
- O'Neill G. A., Gómez-Pineda E. Local was best: sourcing tree seed for future climates // Can. J. For. Res. 2021. V. 51. N. 10. P. 1432–1439.
- Park A., Rodgers J. L. Provenance trials in the service of forestry assisted migration: A review of North American field trials and experiments // For. Ecol. Manag. 2023. V. 537. Article number 120854.
- Pedlar J., McKenney D. Assessing the anticipated growth response of northern conifer populations to a warming climate // Sci. Rep. 2017. V. 7. Article number 43881.
- Pedlar J. H., McKenney D. W., Lu P. Critical seed transfer distances for selected tree species in eastern North America // J. Ecol. 2021a. V. 109. Iss. 6. P. 2271–2283.
- Pedlar J. H., McKenney D. W., Lu P., Thomson A. Response of northern populations of black spruce and jack pine to southward seed transfers: implications for climate change // Atmosphere. 2021b. V. 12. Iss. 10. Article number 1363.
- Persson B., Beuker E. Distinguishing between the effects of changes in temperature and light climate using provenance trials with *Pinus sylvestris* in Sweden // Can. J. For. Res. 1997. V. 27. N. 4. P. 572–579.
- Petkova K., Georgieva M., Uzunov M. Investigation of Douglas-fir provenance test in North-Western Bulgaria at the age of 24 years // J. For. Sci. 2014. V. 60. Iss. 7. P. 288–296.

- Petkova K. Growth response of Douglas-fir provenances to climate change // For. Ideas. 2018. V. 24. N. 2 (56). P. 105–120.
- Petkova K., Molle E., Huber G., Konnert M., Gaviria J. Spring and autumn phenology of Bulgarian and German provenances of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under similar climatic conditions // Silv. Gen. 2017. V. 66. Iss. 1. P. 24–32.
- Poupon V., Chakraborty D., Stejskal J., Konrad H., Schueler S., Lstibůrek M. Accelerating adaptation of forest trees to climate change using individual tree response functions // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. Article number 758221.
- Pretzsch H., Biber P., Schütze G., Rötzer T. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870 // Nat. Comm. 2014. V. 5. Article number 4967.
- Pretzsch H., Biber P., Uhl E., Dahlhausen J., Schütze G., Perkins D., Rötzer T., Caldentey J., Koike T., Con T. van, Chavanne A., Toit B. du, Foster K., Lefer B. Climate change accelerates growth of urban trees in metropolises worldwide // Sci. Rep. 2017. V. 7. Article number 15403.
- Raymond C. A., Lindgren D. Genetic flexibility: a model for determining the range of suitable environments for a seed source // Silv. Gen. 1990. V. 39. P. 112–120.
- Rehfeldt G. E. A model of genetic variation for *Pinus ponderosa* in the inland northwest (USA): applications in gene resource management // Can. J. For. Res. 1991. V. 21. N. 10. P. 1491–1500.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Barnhardt L. K. Efficacy of climate transfer functions: introduction of Eurasian populations of *Larix* into Alberta // Can. J. For. Res. 1999a. V. 29. N. 11. P. 1660–1668.
- Rehfeldt G. E., Ying C. C., Spittlehouse D. L., Hamilton D. A. Jr. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation // Ecol. Monogr. 1999b. V. 69. P. 375–407.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Parfenova E. I., Wykoff W. R., Kuzmina N. A., Milyutin L. I. Intraspecific response to climate in *Pinus sylvestris* // Glob. Change Biol. 2002. V. 8. Iss. 9. P. 912–929.
- Rehfeldt G. E., Ferguson D. E., Crookston N. L. Quantifying the abundance of co-occurring conifers along inland northwest (USA) climate gradients // Ecology. 2008. V. 89. Iss. 8. P. 2127–2139.
- Richardson B. A., Rehfeldt G. E., Sáenz-Romero C., Milano E. R. A climate analog approach to evaluate seed transfer and vegetation transitions // Front. For. Glob. Change. 2024. N. 7. Article number 1325264.
- Roberds J. H., Namkoong G. Population selection to maximize value in an environmental gradient // Theor. Appl. Gen. 1989. V. 77. Iss. 1. P. 128–134.
- Robson T., Garzón M. BeechCOSTe52 database consortium. Phenotypic trait variation measured on European genetic trials of *Fagus sylvatica* L. // Sci. Data. 2018. V. 5. Article number 180149.
- Ryu D., Park M., Park J., Moon M., Yim J., Kim H. S. Quantification of tree growth change under climate change using National Forest Inventory of Korea // For. Ecol. Manag. 2024. V. 568. Article number 122112.
- Sáenz-Romero C., Kremer A., Nagy L., Újvári-Jármay É., Ducouso A., Kóczán-Horváth A., Hansen J. K., Mátyás C. Common garden comparisons confirm inherited differences in sensitivity to climate change between forest tree species // PeerJ. 2019. V. 7. Article number 6213.
- Seebacher F., Grigaltchik V. S. Embryonic developmental temperatures modulate thermal acclimation of performance curves in tadpoles of the frog *Limnodynastes peronii* // Plos One. 2014. V. 9. Iss. 9. Article number 106492.
- Shutyaev A. M., Giertych M. Height growth variation in a comprehensive Euroasian provenance experiment of *Pinus sylvestris* // Silv. Gen. 1997. V. 46. Iss. 6. P. 332–349.
- Shutyaev A. M., Giertych M. Genetic subdivisions of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a trans-continental provenance experiment // Silv. Gen. 2000. V. 49. Iss. 3. P. 137–151.
- Skulason B., Hansen O. K., Nielsen U. B. Provenance variation in phenology and frost tolerance in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) planted in Denmark and Iceland // Forests. 2018. V. 9. Iss. 1. Article number 17.
- Sow M. D., Allona I., Ambroise C., Conde D., Fichot R., Gribkova S., Jorge V., Le-Provost G., Pâques L., Plomion C., Salse J., Sanchez-Rodriguez L., Segura V., Tost J., Mauray S. Chapter twelve – epigenetics in forest trees: State of the art and potential implications for breeding and management in a context of climate change // Adv. Bot. Res. 2018. V. 88. P. 387–453.
- St Clair J. B., Mandel N. L., Vance-Boland K. W. Genecology of Douglas-fir in western Oregon and Washington // Ann. Bot. 2005. V. 96. Iss. 7. P. 1199–1214.
- Tarakanov V. V., Chankina O. V., Kutsenogy K. P., Naumova N. B., Makarikova R. P., Milyutin L. I., Rogovtsev R. V., Efimov V. M. Influence of geographic populations on the elemental composition of pine phytomass and soil // J. Surface Investig.: X-Ray, Synchrotron and Neutron Techn. 2011. V. 5. N. 6. P. 1091–1097.
- Thomas C., Cameron A., Green R., Bakkenes M., Beaumont L. J., Collingham Y. C., Barend Erasmus B. F. N., Siqueira M. F. de, Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Jaarsveld A. S. van, Midgley G. F., Miles L., Ortega-Huerta M. A., Peterson A. T., Phillips O. L., Williams S. E. Extinction risk from climate change // Nature. 2004. V. 427. P. 145–148.
- Thomson A. M., Parker W. H. Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack Pine // Can. J. For. Res. 2008. V. 38. N. 1. P. 157–170.
- Thomson A. M., Riddell C. L., Parker W. H. Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change: 2. Black spruce // Can. J. For. Res. 2009. V. 39. N. 1. P. 143–153.
- Torres-Sánchez E., Menéndez-Gutiérrez M., Villar L., Díaz R. The effects of provenance, climate, and chemical defense on the resistance of *Pinus pinaster* Aiton to *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhrer) // Ann. For. Sci. 2023. V. 80. Article number 33. 17 p.
- Ukrainetz N. K., O'Neill G. A., Jaquish B. Comparison of fixed and focal point seed transfer systems for reforestation and assisted migration: a case study for interior spruce in British Columbia // Can. J. For. Res. 2011. V. 41. N. 7. P. 1452–1464.
- Újvári-Jármay É., Nagy L., Mátyás Cs. The IUFRO 1964/68 inventory provenance trial of Norway spruce in Nyírség, Hungary – results and conclusions of five decades. Documentary study // Acta Silv. Lign. Hung. 2016. V. 12. Spec. Ed. 178 p.
- Violle C., Enquist B. J., McGill B. J., Jiang L., Albert C. H., Hulshof C., Jung V., Messier J. The return of the variance:

- Intraspecific variability in community ecology // Trends Ecol. Evolut. 2012. V. 27. Iss. 4. P. 244–252.
- Verkerk P. J., Costanza R., Hetemäki L., Kubiszewski I., Leskinen P., Nabuurs G. J., Potočník J., Palahí M. Climate-smart forestry: the missing link // For. Policy Econ. 2020. V. 115. Article number 102164.
- Wang H., Ning Y., Liu C., Xu P., Zhang W. Different radial growth responses to climate change of three dominant conifer species in temperate forest, northeastern China // Front. For. Glob. Change. 2022. V. 4. Article number 820800.
- Wang T., Hamann A., Yanchuk A., O'Neill G. A., Aitken S. N. Use of response functions in selecting lodgepole pine populations for future climates // Glob. Change Biol. 2006. V. 12. Iss. 12. P. 2404–2416.
- Wang T., O'Neill G. A., Aitken S. N. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate // Ecol. Appl. 2010. V. 20. Iss. 1. P. 153–163.
- Yang J., Pedlar J. H., McKenney D. W., Weersink A. The development of universal response functions to facilitate climate-smart regeneration of black spruce and white pine in Ontario, Canada // For. Ecol. Manag. 2015. V. 339. P. 34–43.
- Ying C. C., Yanchuk A. D. The development of British Columbia's tree seed transfer guidelines: Purpose, concept, methodology, and implementation // For. Ecol. Manag. 2006. V. 227. Iss. 1–2. P. 1–13.
- Yousefpour R., Augustynczyk A. L. D., Reyer C. P. O., Lasch-Born P., Suckow F., Hanewinkel M. Realizing mitigation efficiency of European commercial forests by climate smart forestry // Sci. Rep. 2018. V. 8. Iss. 1. Article number 345. 11 p.
- Zeltiņš P., Katrevičs J., Gailis A., Maaten T., Desaine I., Jansons Ā. Adaptation capacity of Norway spruce provenances in Western Latvia // Forests. 2019. V. 10. Iss. 10. Article number 840. 15 p.
- Zeng Z. A., Wolkovich E. M. Weak evidence of provenance effects in spring phenology across Europe and North America // New Phytol. 2024. V. 242. Iss. 5. P. 1957–1964.
- Zhao Y., Wang T. Predicting the global fundamental climate niche of lodgepole pine for climate change adaptation // Front. For. Global Change. 2023. V. 6. Article number 1084797.

A REVIEW OF METHODS FOR MODELING TREE RESPONSE TO CLIMATE CHANGE USING PROVENANCES TRIALS DATA

A. V. Lebedev

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

E-mail: alebedev@rgau-msha.ru

Climate warming in recent decades has had a strong impact on tree populations, which will either adapt to new conditions or their mortality rate increases. The results of provenance tests can serve as a reliable basis for studying the response of trees to environmental change. Since the early 1990s, modeling of phenotypic traits of populations from climatic factors (seed origin and testing sites) and the use of such models in forestry practice have been developed in foreign countries. The objective of this review is to consider the main approaches to modeling tree responses to climate change based on provenance test data and discuss their application to climate-smart forestry. Individual transfer and reaction functions and more complex models (generalized transfer function and universal transfer and reaction functions) are useful tools for solving problems related to forecasting the response of tree populations (growth, productivity and survival) to climate change and assessing their adaptive potential, developing recommendations for seed transfer (including assisted migration) and climate-smart forest seed zoning, safin and increasing the resource and ecological potential of future forests. The results of historical and current provenance tests in conditions of rapid climate warming have special scientific and practical value. The development of reliable models for forecasting the response of forest-forming tree species populations to changing environmental conditions is possible in the presence of representative data on their phenotypic variability. This requires the formation of databases combining the results of provenance tests data.

Keywords: *transfer distance, transfer function, response function, genetic effects, phenotypic plasticity, species adaptation, climate-smart forestry.*

How to cite: *Lebedev A. V. A review of methods for modeling tree response to climate change using provenances trials data // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 3–19 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 630*52:630*174.754

СРАСТАНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ 2. ЭКОЛОГИЯ, БИОЛОГИЯ, МОДЕЛИРОВАНИЕ

В. А. Усольцев¹ *Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37*² *Уральский государственный экономический университет
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта/Народной Воли, 62/45*

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

*Поступила в редакцию 12.09.2024 г.**Принята к публикации 11.03.2025 г.*

Конкуренция деревьев за свет, влагу и элементы питания обычно рассматривается как основной фактор взаимодействия между ними, но эта идея подвергается сомнению примерами сотрудничества или кооперации посредством естественных корневых срастаний. В связи с обсуждением феномена срастания корней растений получил развитие важнейший в биологии вопрос о взаимоотношениях между отдельными видами и особями внутри вида. Корневое срастание может влиять на физиологию и экологию сросшихся деревьев, однако процессы, способствующие его образованию, вовлеченные факторы и их действие неизвестны. Остается не определенным влияние живых пней на растущее дерево. Известно, что срастание корней обеспечивает повышенную механическую устойчивость деревьев в их противостоянии ветру и сопряжено с такими факторами, как изменчивость морфологии корней, структуры и влажности почвы, а также степени взаимного перекрытия корней. Частота срастания корней увеличивается как с возрастом древостоя, так и с его густотой. Через срастания корней происходят перетоки патогенов, минеральных веществ, углеводов, гормонов, гербицидов, микроорганизмов и воды, однако названные процессы фактически не имеют количественной основы. Моделирование перетоков воды между сросшимися деревьями в мангровых лесах на количественном уровне показало, что между деревьями одинакового размера водообмен отсутствует или имеется в незначительном объеме; перемещение воды происходит от господствующего дерева к угнетенному и от дерева, растущего во влажных условиях, к дереву, растущему во влагодефицитных условиях, количество воды, получаемой деревом, по сравнению с его собственным потреблением выше, если дерево-партнер крупнее. Количественный подход к оценке биологической и экологической роли корневых срастаний закладывает основу для понимания их влияния на формирование и продуктивность древостоя.

Ключевые слова: срастание корней деревьев, биология и экология срастаний, перемещение веществ через срастания, живые пни, модели функционирования срастаний.

DOI: 10.15372/SJFS20250202

ВВЕДЕНИЕ

Конкуренция деревьев за свет, влагу и элементы питания обычно рассматривается как основной фактор взаимодействия между ними, но эта идея подвергается сомнению примерами сотрудничества или кооперации посредством естественных корневых срастаний (Виноградов-Никитин, 1924; Бескаравайный, 1955; Макаренко, 1962; Bertness, Callaway, 1994; McIntire, Fajardo, 2014). С учетом того, что конкуренция в строгом смысле этого слова может не возникать между сросшимися деревьями, высказано предположение о возможном пересмотре концепции кон-

курентных отношений в пользу кооперативных отношений, возникающих между сросшимися деревьями (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1962; Eis, 1972; Tarroux et al., 2014). При этом не ясно, означает ли внутривидовое корневое срастание потерю индивидуальности каждой особи и возникновение внутривидового взаимодействия (кооперирования) или же это паразитическое явление (Bormann, Graham, 1959, 1960).

Корневые срастания (трансплантаты) – это морфологические и физиологические соединения, образующиеся между корнями деревьев (Tarroux, Des Rochers, 2010). В связи с обсуждением феномена срастания корней растений по-

лучил развитие важнейший в биологии вопрос о взаимоотношениях между отдельными видами и особями внутри вида. Важность корневого срастания заключается в его способности влиять на физиологию и экологию сросшихся деревьев (Lev-Yadun, Sprugel, 2011). Исследования по срастанию корней позволили получить важную информацию о том, насколько широко оно распространено как у хвойных, так и у лиственных видов, но вследствие специфики подземных структур деревьев как объекта изучения исследование корневых срастаний существенно более проблематично по сравнению с оценкой их надземных характеристик (Lev-Yadun, Sprugel, 2011). В результате ученые до сих пор строят догадки о процессах, приводящих к образованию корневого срастания, вовлеченных факторах и их действии (Gaspard, DesRochers, 2020). Вопрос о том, является ли срастание корней случайным или закономерным явлением, до сих пор остается спорным (Targroux et al., 2014).

ПРЕДЫСТОРИЯ ФЕНОМЕНА СРАСТАНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

Феномен срастания (англ. *grafting*) надземных или подземных органов растений имеет древнюю историю (Pease, 1933). При этом английскому термину *grafting* соответствуют по крайней мере, три русскоязычных термина: «прививка», «сращивание» и «срастание».

Прививки как «пересадки черенков данного вида на подвой других форм или штаммов того же вида или на подвой другого вида того же рода» (Pease, 1933, с. 66) применялись с глубокой древности. Косвенные доказательства прививки были получены на основе фрагмента шумерской клинописи, датированной приблизительно 1800 г. до н. э. (Harris et al., 2002; Juniper, Maberly, 2006). Позднее о прививках растений упоминал А. S. Pease (1933), цитируя Теофраста (372–287 гг. до н. э.): «Разумно предположить, что прививка принесет более красивые плоды, особенно если культивируемый сорт привить к дикорастущему, поскольку в результате получается более богатый запас питательных веществ из-за силы поддерживающего растения» (с. 66), а также он приводил свидетельства Плиния (23–79 гг.) и Плутарха (40–120 гг.) о деревьях с привитыми на них разнообразными, в том числе плодовыми, растениями (Pease, 1933). По поводу влияния таксономической близости на успех срастания подвоя и привоя К. Mudge и соавт. (2009) писали, что межклональные/вну-

тривидовые трансплантаты почти всегда совместимы, межвидовые/внутривидовые трансплантаты обычно совместимы, внутривидовые/внутрисемейные трансплантаты редко совместимы, а межсемейные трансплантаты практически всегда не совместимы. Анализ литературы последних лет по проблеме совместимости показал перспективность тестирования с помощью биологических маркеров (Darikova et al., 2011; Loupit, Cookson, 2020). Предложенный И. А. Бондориной (2011) экспресс-метод выявления регенерационных потенциалов и совместимости прививочных компонентов отличается простотой выполнения, надежностью и позволяет проводить диагностическое тестирование на первичную совместимость между компонентами прививки, минуя длительные, технически сложные исследования. В современной лесной селекции прививки, например кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), ускоряют начало плодоношения (Титов, 2007) (рис. 1).



Рис. 1. Плодоношение привитого кедра сибирского в лесосеменной плантации. Горный Алтай.

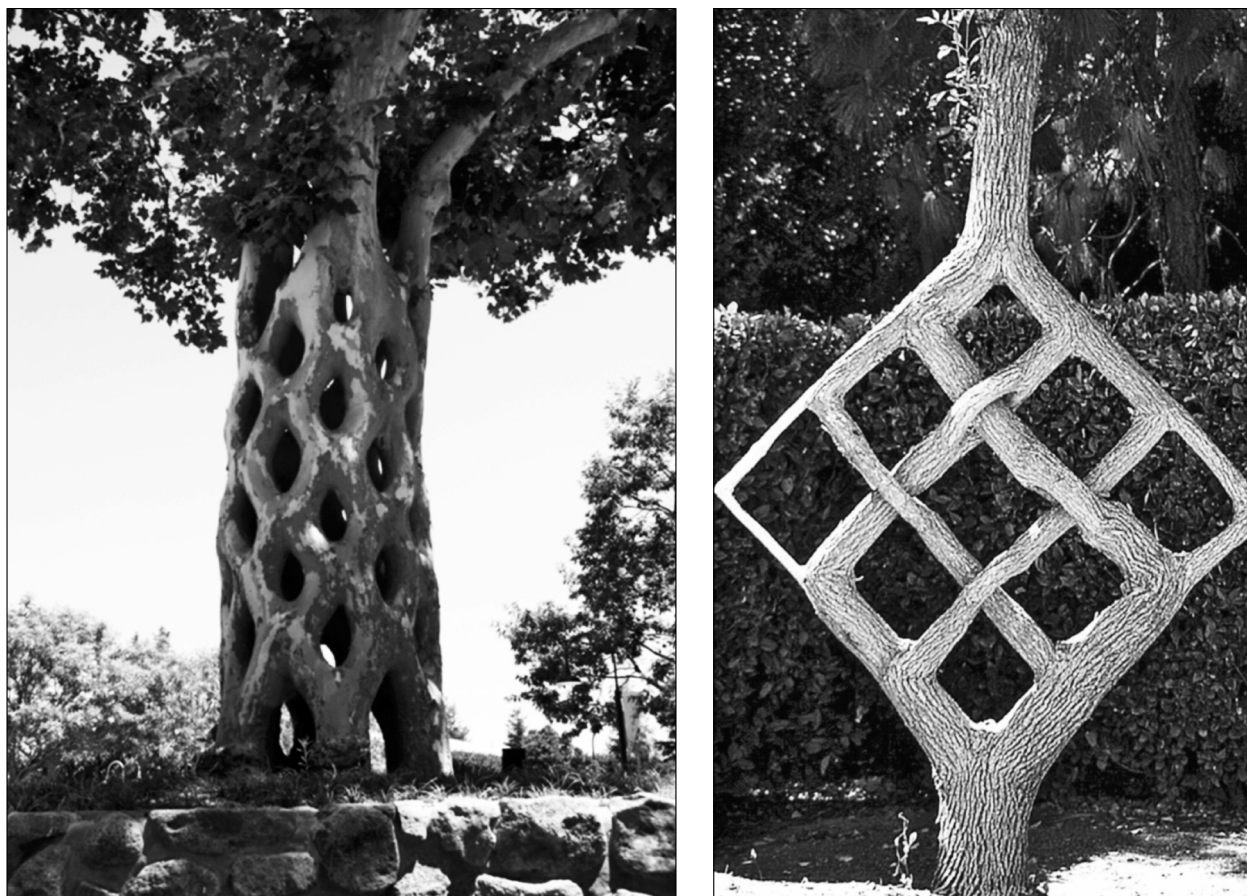


Рис. 2. Декоративные «древесные скульптуры» (Mudge et al., 2009).

Проводятся исследования по роботизации прививок (Kobayashi et al., 1999), продолжается изучение физиологических, биохимических и молекулярных основ прививок (Notaguchi et al., 2020; Rasool et al., 2020; Mauro et al., 2022; Loupit et al., 2023; Feng et al., 2024; Wang et al., 2024).

«Графтинг» как искусственное (преднамеренное) переплетение и сращивание стволов или ветвей нескольких растений имеет целью создание необычных (причудливых, декоративных) форм, так называемых «древесных скульптур» (Mudge et al., 2009) (рис. 2).

Наконец, «графтинг» – это естественное срастание надземных (Küster, 1899; La Rue, 1934; Вашкулат, 1962) или подземных (Fraser et al., 2005) частей растений в естественных условиях произрастания. В настоящем обзоре рассматриваются биологические и экологические аспекты срастания только корней деревьев (рис. 3).

Первым свидетельством срастания корней деревьев, скрытых в толще почвы, стало обнаружение в лесу «живых» пней (Pemberton, 1920; Fuller, 1921; Юновидов, 1935; Гордеев, 1953; Kobendsa, 1955; Lanner, 1961; Holmsgaard, Scharff, 1963; Liphshitz et al., 1987). В России

первое упоминание о живых пнях можно найти в статье Г. Классона «Еще несколько замечаний об образовании наплывов на пнях пихтовых и некоторых других деревьев» (Лесной журнал, 1844, цит. по: Савельева, 1969). Затем в книге «Русский лес» Ф. К. Арнольд (1898) описал явление постепенного полного «заплывания» поверхности среза живых пней лиственницы (*Larix* Mill.) в результате их остаточного роста



Рис. 3. Полное срастание корней сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) (Fraser et al., 2005).



Рис. 4. Живые пни как «биологический курьез» (Bormann, Graham, 1960; Живые пни, 2024).

в течение многих лет после спиливания дерева. Этот феномен, объяснения которому долгое время не могли найти естествоиспытатели и даже лесничие, воспринимался первоначально как «биологический курьез» (Bormann, Graham, 1960) (рис. 4).

ОПИСАНИЕ ФЕНОМЕНА, ЧАСТОТЫ И ПРИЧИН СРАСТАНИЯ КОРНЕЙ РАСТУЩИХ ДЕРЕВЬЕВ

Феномен, частота и причины срастаний корневых систем описаны исследователями как в естественных условиях, например путем водоструйного вскрытия (Калинин, 1991; Колтунова, 2013; Tarroux et al., 2014), так и когда часть деревьев удалена, а анализ проводится по числу живых пней (Pemberton, 1920; Юновидов, 1935; Гордеев, 1953; Fuller, 2021).

Обстоятельный анализ феномена срастания корневых систем деревьев на описательном уровне был дан Л. С. Савельевой (1969) за 1844–1968 гг. по русскоязычной (65 источников) и за 1933–1966 гг. – по зарубежной литературе (34 источника). Отметив, что срастанием можно считать соединение корней лишь при наличии их физиологического взаимодействия,

Л. С. Савельева (1969) сформулировала последовательность процесса срастания: 1) тесное соприкосновение двух корней вследствие возникшего давления между ними; 2) нарушение целостности покрова коры; 3) активизация камбия; 4) нарастание каллуса с краев срастания; 5) соединение наплывов каллуса; 6) образование общей проводящей ткани; 7) образование общих годовичных колец. Эта последовательность срастания позднее повторно описана другим исследователем (Eis, 1972). Л. С. Савельева (1969) пришла к выводу, что при всей ясности процесса срастания его экологическая сущность до конца не выяснена. При установленном обмене пластическими веществами через места срастания его влияние на рост сросшихся особей неизвестно, и в целом физиологические взаимоотношения между пнем и сросшимся с ним деревом не ясны. Обзор Л. С. Савельевой (1969) завершается оценкой практической значимости срастания корней: ожидать его существенного влияния на жизнедеятельность насаждения не следует, поскольку доля сросшихся корней в общей их массе невелика.

Поскольку степень влияния сросшихся корнями деревьев на продуктивность насаждения во многом определяется частотой срастаний,

исследованию названной частоты и ее причин посвящена существенная доля имеющихся публикаций. Срастание корней наблюдается примерно у 200 видов (Graham, Bormann, 1966), но фактически это может происходить гораздо чаще с учетом того, что названному явлению уделялось мало внимания из-за трудностей с изучением подземных органов деревьев (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Частота срастания корней определяется несколькими факторами. Сюда относятся густота корней, глубина укоренения, морфология, влажность и текстура почвы (Tarroux, DesRochers, 2010), генетическая близость сросшихся деревьев (Graham, Bormann, 1966; Loehle, Jones, 1990; Tarroux et al., 2014), воздействие ветра (Jelínková et al., 2009), густота древостоя и его возраст (Bormann, Graham, 1959). Формирование срастаний связано также с факторами, которые увеличивают густоту корней и, следовательно, вероятность контакта между ними (Schultz, Woods, 1967; Eis, 1972), а также с наличием неглубоких каменистых почв (Eis, 1972). В то же время, исследования хвойных видов показали, что образование корневых срастаний не зависит ни от структуры почвы (Bormann, Graham, 1959; Bormann, 1962; Eis, 1972; Stone, 1974), ни от рельефа местности (Eis, 1972).

Вероятность срастания корней и наличия деревьев со сросшимися корнями во многом зависит от частоты и силы порывов ветра. При раскачивании деревьев под действием ветра два корня, находящиеся в тесном контакте, интенсивно трутся друг о друга, происходит быстрое разрушение коры и последующее физиологическое срастание. Редкость сильных порывов ветра (достаточно сильных, чтобы разрушить кору между двумя корнями) объясняет, с одной стороны, небольшое количество сросшихся корней, а с другой – большое количество сросшихся деревьев (даже редкий, но сильный порыв ветра одновременно затрагивает большинство деревьев в насаждении) (Tarroux et al., 2014).

Наличие сросшихся деревьев также связано с их положением в древесном пологе (Bechtold, 2003). Хотя естественные срастания корней наблюдались у деревьев всех классов Крафта (Schultz, 1963; Eis, 1972; Baret, DesRochers, 2011), сросшиеся деревья, как правило, являются господствующими или согосподствующими (Schultz, 1963; Külla, Lõhmus, 1999). В Казахском мелкосопочнике преимущественное срастание корней в культурах сосны наблюдалось у де-

ревьев высших классов роста, а в естественных сосняках – примерно в одинаковых соотношениях у деревьев высших и низших классов (Макаренко, 1964). В мангровых лесах Мексики обнаружено, что сросшиеся деревья доминируют в верхнем пологе леса, и по мере усиления экологического стресса частота срастаний увеличивалась (Vovides et al., 2021). При изучении функционирования живых пней они чаще оказывались сросшимися с господствующими или согосподствующими, а не с угнетенными деревьями (Schultz, 1963). Это объяснялось тем фактом, что поддержание живого пня энергетически затратно (Tarroux et al., 2010) и, следовательно, маловероятно, что оно будет поддерживаться угнетенными деревьями.

Взаимоотношения между сросшимися деревьями гораздо более разнообразны и сложны, чем только обмен элементами питания, на чем в основном фокусировались исследователи до 1960-х годов. При рассмотрении значения срастания корней с точки зрения механической адаптации деревьев (Loehle, Jones, 1990; Basnet et al., 1993) показано, что повышенная механическая устойчивость дерева важна не только на заболоченных почвах, но и как фактор противостояния ветровалу на плакорах (Loehle, 1988; Basnet et al., 1993). Установлено, что аргументация механической адаптивности лишь частично подтверждается существующими данными, и формирование трансплантатов сопряжено с многочисленными иными факторами, такими, как уже упомянутые изменчивость морфологии корней, структуры и влажности почвы, а также степени взаимного перекрытия корней (Loehle, Jones, 1990). В частности, в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлестепи Западной Сибири перекрытие корней увеличивается с возрастом древостоя, достигая максимального 60-кратного перекрытия в возрасте около 40 лет, с последующим снижением вплоть до отсутствия перекрытия после 250 лет (Санников, Санникова, 2014).

При анализе частоты и причин корневых срастаний имеет смысл оценивать отдельно результаты, полученные путем водоструйного вскрытия корневых систем на некоторой площади насаждения (рис. 5) и подсчетом живых пней в насаждениях разного возраста и морфоструктуры

В первом случае результаты имеют объективный характер, а во втором – зависят от числа вырубленных деревьев и их размеров. Посколь-

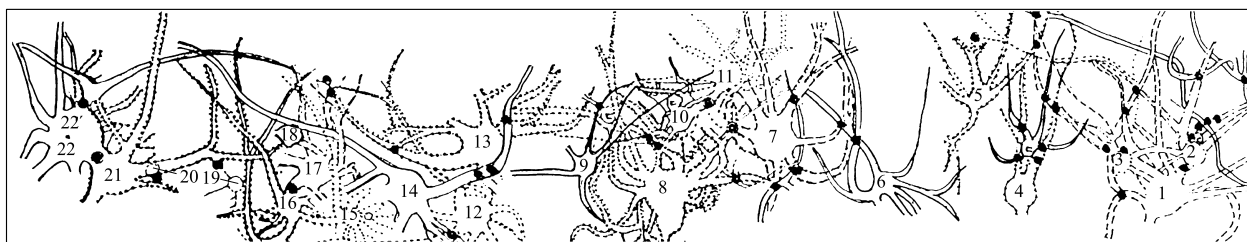


Рис. 5. Структура корневых систем 120-летних деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на дресвяной почве Казахского мелкосопочника (Колтунова, 2013).

Цифрами обозначены номера деревьев; черными кружками – места срастания корней. Корни вскрыты на глубину 60 см водоструйным методом.

ку первый вариант довольно трудоемок, результаты по нему сравнительно немногочисленны (Callaway et al., 2002), а основной объем публикаций связан с подсчетом живых пней.

Установлено, что в культурах сосны обыкновенной в возрасте 50 лет сросшиеся корни имеют 37 % деревьев (Подзоров, 1963), а в 120-летнем возрасте в сухих условиях – 95 % (Колтунова, 2013). В насаждениях сосны скрученной в возрасте от 2 до 46 лет было выполнено водоструйное вскрытие корневых систем на 40 пробных площадях, с 10 деревьями на каждой (Fraser et al., 2005). Выполнен двухфакторный анализ количества срастаний на единице площади в зависимости от густоты деревьев и среднего диаметра ствола, и установлена положительная связь с обеими независимыми переменными ($R^2 = 0.536$) (Fraser et al., 2005). Положительная связь числа срастаний с густотой была выявлена в диапазоне густот от 8 до 336 тыс./га, т. е. при густотах, при которых в еловых древостоях (Holmsgaard, Scharff, 1963) срастаний уже

не наблюдалось. Большинство срастаний у сосны скрученной сформировалось к 20-летнему возрасту корней при их диаметре около 5 см и густоте около 8500 стволов/га (Fraser et al., 2005).

Относительное число срастаний (отнесенное к числу деревьев на единице площади) увеличивалось с возрастом в диапазоне от 2 до 46 лет и снижалось с увеличением расстояния между деревьями в диапазоне от 10 до 60 см и более (рис. 6).

Необходимо отметить, что возраст деревьев и расстояние между ними тесно коррелируют, и парный анализ с каждым из факторов (Fraser et al., 2005), по сути, описывает одну и ту же общую закономерность. Для объективной оценки вклада каждого из названных двух факторов в объяснение изменчивости количества сросшихся деревьев необходим двухфакторный регрессионный анализ.

В мангровых лесах число срастаний корней увеличивалось прямо пропорционально диаметру ствола (Vovides et al., 2021). Для определе-

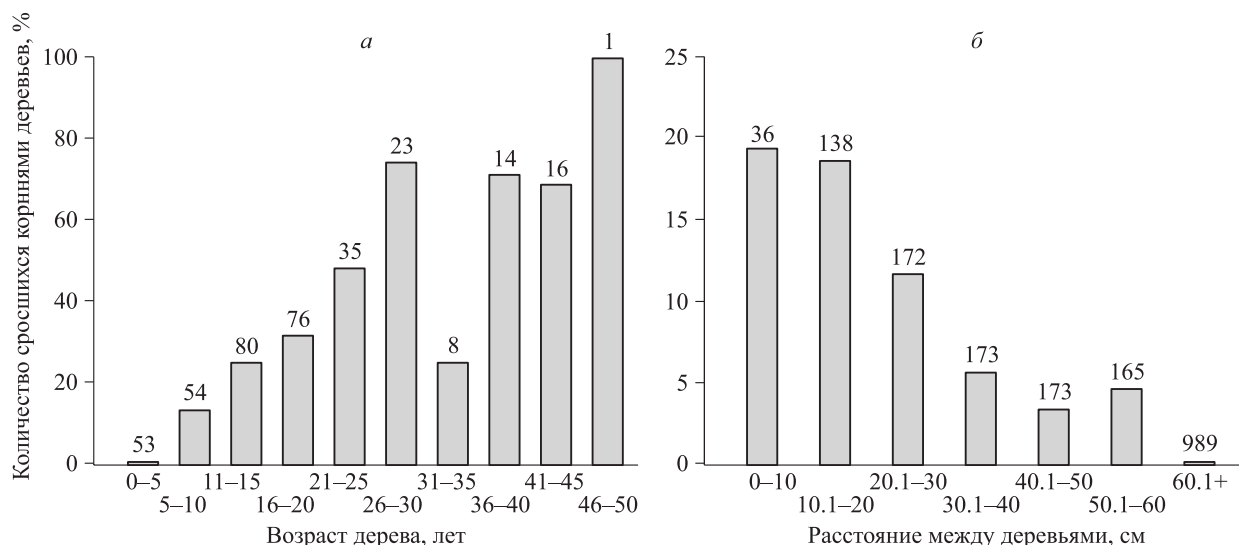


Рис. 6. Количество сросшихся корнями деревьев в насаждениях сосны скрученной в зависимости от возраста дерева (а) и от расстояния между деревьями (б) (Fraser et al., 2005). Цифры обозначают число наблюдений.

ния числа деревьев, имеющих сросшиеся корни с другими деревьями (или потенциальных живых пней), T. Satoo (1964) предложил формулу

$$q = (a \times N^2) / n \times (N - n), \quad (1)$$

где q – число деревьев, имеющих срастания корней; a – число живых пней; N – общее число деревьев и пней; n – число живых и мертвых пней.

Увеличение числа корневых срастаний с возрастом насаждения отмечено у сосны смолистой (*Pinus resinosa* Sol. ex Aiton) (Armson, Van den Driessche, 1959). Рост числа живых пней с возрастом показан в еловых древостоях Дании (Holmsgaard, Scharff, 1963) и в сосняках Северного Казахстана (Колтунова, 2013). В 88-летнем возрасте число живых пней в древостое достигает 54 % (Page, 1924; цит. по: Савельева, 1969). Увеличение числа живых пней с густотой древостоя было отмечено у сосны замечательной (*Pinus radiata* D. Don) (Pawsey, 1962; цит. по: Савельева, 1969), с. обыкновенной (Макаренко, 1964), а также у с. Эллиота (*P. elliottii* Engelm.) (Schultz, 1972), с. Банкса (*P. banksiana* Lamb.) (Tarroux, Desrochers, 2010) и у тополевых гибридов (Gaspard, DesRochers, 2020). Однако это увеличение не всегда было линейным, в частности, у ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) в возрасте от 19 до 67 лет число живых пней увеличивалось пропорционально густоте древостоя, но лишь до густоты 1,5 тыс. деревьев/га. При дальнейшем увеличении густоты их число постепенно снижалось, и при густоте от 6 до 7 тыс./га живые пни встречались лишь единично (Holmsgaard, Scharff, 1963).

При анализе частоты корневых срастаний у исследователей преобладает утверждение, что расстояние между деревьями – наиболее важный фактор, поскольку оно обеспечивает тесный контакт между корнями соседствующих деревьев (Reynolds, Bloomberg, 1982; Külla, Lõhmus, 1999; Fraser et al., 2005; Tarroux, DesRochers, 2010; Gaspard, DesRochers, 2020).

На основании собственных опытов Л. С. Савельева (1969) пришла к выводу, что у деревьев разных видов срастания корней не происходит, несмотря на их тесное соприкосновение, что свидетельствует о биологической несовместимости их тканей в естественных условиях роста (Янушко, 1958).

В отношении тополя осинообразного (*Populus tremuloides* Michx.) как клонального вида, размножающегося в основном за счет корневых отпрысков, но сохраняющего высокий уровень клонального разнообразия, была выска-

зана гипотеза о возможности его поддержания с помощью естественных корневых срастаний (Jelínková et al., 2009). При использовании молекулярных маркеров показано, что срастание корней между клонами было столь же частым, как и внутри клона. Значительная взаимосвязанность внутри клонов, а также между клонами посредством межклональных корневых срастаний может привести к образованию крупных генетически разнообразных физиологических общностей в насаждениях тополя осинообразного и существенно повлиять на интерпретацию различных экофизиологических процессов в них (Jelínková et al., 2009). Тем не менее исследования по вегетативному размножению плодовых деревьев показали, что наибольший успех прививки достигнут между клонами одного и того же вида вследствие генетической близости и что прививка между растениями разных семейств и родов была редкой (Mudge et al., 2009; Hartmann et al., 2014).

Генетическое расстояние между сросшимися и несросшимися деревьями измерялось довольно редко, поскольку это требует трудоемких и дорогостоящих раскопок, а также соответствующих молекулярных маркеров для определения генетической идентичности особей (Tarroux et al., 2014). Наблюдаемые различия в частоте срастания корней деревьев у разных видов объяснялись степенью их генетической близости. Считалось, что более близкие генетические расстояния между особями приводят к большей вероятности срастания корней (Stone, 1974; Loehle, Jones, 1990) и что срастание корней особенно часто встречается у видов с низким генетическим разнообразием (Stone, 1974), таких как сосна смолистая (Boys et al., 2005). Однако срастание корней встречается и у видов, демонстрирующих более высокий уровень генетического разнообразия. В частности, в насаждениях сосны Банкса срастание корней наблюдалось у 21–71 % деревьев (Tarroux, DesRochers, 2010).

На примере сосны Банкса поставлена задача исследовать генетическое разнообразие сросшихся и несросшихся деревьев с целью определения, существует ли связь между генетическим расстоянием и вероятностью образования естественных корневых срастаний. В бореальных лесах Канады на семи участках проведено водоструйное вскрытие корневых систем в четырех естественных насаждениях и трех участках культур. Было изучено влияние на частоту срастания корней территориальных и генетических расстояний, а также густоты древо-

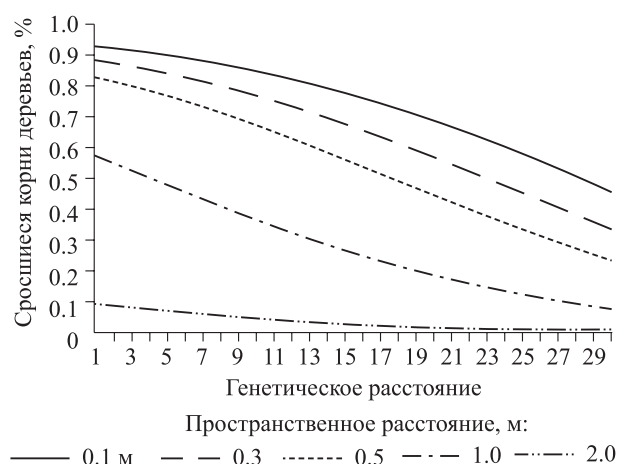


Рис. 7. Вероятность наличия сросшихся корней в зависимости от пространственных и генетических расстояний между деревьями (Tarroux et al., 2014).

стоя, типа почвы и происхождения древостоя (Tarroux et al., 2014). Генетическое расстояние было определено с использованием программы GenAlEx6 (Peakall, Smouse, 2006). В естественных древостоях частота корневых срастаний была выше, чем в культурах. Анализ показал (Tarroux et al., 2014), что наличие корневых срастаний зависит как от пространственного расстояния между деревьями, так и в меньшей степени — от генетического расстояния между ними (рис. 7).

Чтобы выяснить, образуются ли срастания корней исключительно в результате случайного контакта и имеет ли частота этой случайности видоспецифичный характер, построена «нейтральная» имитационная модель (Kummel, 2023). Сравнение предсказаний разработанной модели с опубликованными эмпирическими данными показало ее способность объяснять некоторые особенности срастаний, и предсказания этих особенностей имели видоспецифичный характер. Чтобы выяснить, при каких условиях совместное использование ресурсов посредством срастания корней может принести существенную пользу на уровне древостоя, были построены дополнительные имитационные модели и подтверждены ранее опубликованные эмпирические результаты. Показано, что частота срастаний связана с повышением выживаемости древостоев в условиях, когда доступность ресурсов изменялась во времени и пространстве. Однако срастания не оказывали положительного воздействия, когда ресурсы были равномерно или статично распределены между деревьями, но оказывали отрицательное воздействие, когда средний уровень ресурсов

был очень низким независимо от характера их изменения. По результатам моделирования был сделан вывод, что срастание корней может быть адаптивным, обеспечивая эффект усреднения ресурсов в неопределенных условиях окружающей среды (Kummel, 2023).

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОРНЕВЫХ СРАСТАНИЙ ДЕРЕВЬЕВ

До последних десятилетий было мало информации об экологическом влиянии корневых срастаний на морфоструктуру деревьев и динамику древостоев, и значение корневых срастаний для экологии лесов оставалось мало изученным (Vovides et al., 2021). До 1950 г. в основном описывали феномены корневых срастаний и почти не исследовали их роль в лесной экологии (Bormann, 1962). С 1950-х по 1990-е годы корневые срастания в основном рассматривались как случайное явление или угроза для лесных насаждений из-за их роли в качестве переносчиков патогенов (Epstein, 1978), и единственный долгосрочный положительный результат срастаний видели в повышенной механической устойчивости деревьев (Graham, Bormann, 1966; Keeley, 1988; Stokes et al., 2005).

В настоящее время общепринятое представление о том, что динамика лесов определяется только конкуренцией и выживанием наиболее приспособленных, подвергается сомнению в связи с открытием сетей микоризы и переоценкой корневых срастаний как источника положительных взаимодействий между деревьями (Fraser et al., 2006; Deslippe et al., 2016; Klein et al., 2016; Gaspard, DesRochers, 2020; Quer et al., 2020). Срастание корней определяет функционирование пней, соединенных корнями с деревьями, оставленными после прореживания (Bader, Leuzinger, 2019; Tarroux et al., 2010), способствует смягчению последствий от вспышек насекомых-вредителей (Salomón et al., 2016), обеспечивает механическую поддержку и устойчивость к ветровалу (Basnet et al., 1993). Экологический аспект корневых срастаний состоит также в ответе на вопрос, являются ли они паразитическими или симбиотическими по своей природе и соответственно оказывают ли отрицательное либо положительное воздействие на сросшиеся деревья и древостой в целом (Wimmler et al., 2022). В дискуссиях о последствиях срастания корней деревьев выявляется также неопределенность с ответом на вопрос, является ли увеличение роста кратковременным

эффектом от изменения режима конкуренции (т. е. увеличения доступности света из-за выруб-ки соседних деревьев) и увеличения подземных ресурсов (Bormann, 1966; Eis, 1972) или же это связано с эффектом, имеющим долгосрочную перспективу.

Имеются утверждения, что срастание деревьев корнями – совместная адаптивная стратегия, при которой обмен ресурсами компенсирует их дефициты во времени и пространстве и способствует снижению стресса в противостоянии деревьев нарушениям среды обитания (Bormann, 1966; Eis, 1972; Lev-Yadun, Sprugel, 2011; Tarroux, DesRochers, 2011; Vovides et al., 2021). Отношения между деревьями, сросшимися своими корнями, не всегда симметричны. С точки зрения водного, минерального и органического питания господствующие деревья мало что получают от оставшихся пней угнетенных деревьев, но угнетенные деревья имеют значительный потенциальный выигрыш, если они подключены к корневой системе господствующего дерева, даже если от него остается лишь пень (Bormann, 1966).

В имеющихся публикациях не продемонстрировано очевидного влияния живых пней на растущее дерево: если одни исследователи (Schultz, 1963; Fraser et al., 2007) не наблюдали какого-либо влияния живых пней на рост соседствующего с ним дерева, то другие (Tarroux et al., 2010) описали их негативное влияние на темпы роста деревьев, а третьи (Bormann, 1966; Dosen, Iyer, 1979) сообщили об увеличении скорости роста дерева после рубки сросшегося с ним соседа.

Наличие срастаний корней деревьев с живым пнем потенциально повышает их прирост. Удаление одного из сросшихся корнями деревьев позволяет оставшемуся использовать развитую корневую систему другой особи или, по крайней мере, ее часть, не вкладывая средств в ее создание (Lanner, 1961). Установлено, что в мангровых лесах высота деревьев с наличием срастаний больше, чем деревьев без срастаний, но только при диаметре ствола от 20 до 60 см, а у более тонких деревьев различия нет (Vovides et al., 2021). Напротив, в ельниках Дании обнаружено наличие прироста диаметра стволов, связанных с живыми пнями, меньшего на 0.06–0.35 % по отношению к деревьям, не связанным с живыми пнями, правда, статистически не значимое на 5%-м уровне (Holmsgaard, Scharff, 1963). Одновременно имел место и отток элементов питания в живой пень для формирования его прироста

(Hartig, 1844), и считалось, что этот пень «паразитирует» на корневой системе растущего дерева (Göppert, 1842; Wichmann, 1925).

На примере пихты бальзамической (*Abies balsamea* (L.) Mill.) в бореальных лесах Канады установлено, что деревья до срастания корнями имели более высокие темпы роста, чем после срастания, и, тем самым, срастание корней не улучшило рост деревьев (Quer et al., 2022). Был сделан вывод, что внутривидовая конкуренция оказала большее негативное влияние на рост сросшихся деревьев, чем на рост деревьев несросшихся, и, таким образом, сросшиеся деревья не могут считаться предпочтительными конкурентами несросшимся деревьям. В условиях высокой внутривидовой конкуренции рост более крупных сросшихся деревьев был затронут в меньшей степени, чем рост деревьев меньшего размера, что дало основание предположить, что деревья могли использовать ресурсы в своих интересах в рамках сотрудничества. Проведенное исследование показало, что сросшиеся деревья влияют на рост друг друга, и реагируют на конкуренцию за ресурсы скорее, как сообщество, а не как отдельные деревья (Quer et al., 2022).

Как отмечалось выше, сросшиеся деревья, как правило, крупнее, чем несросшиеся (Любич, 1954; Ивченко, 1961; Ярославцев, 1964; Basnet et al., 1993; Gaspard, DesRochers, 2020), включая их высоту (Basnet и др., 1993), диаметр ствола (Yli-Vakkuri, 1953) и корневую систему в целом (Gaspard, DesRochers, 2020). Однако для относительных показателей, таких как отношение высоты дерева к диаметру ствола и диаметра кроны к диаметру ствола, для сросшихся деревьев наблюдались более низкие значения, чем для несросшихся (Basnet et al., 1993; Gaspard, DesRochers, 2020). Исследование, касающееся сбежистости ствола (т. е. отношения высоты дерева к диаметру ствола) показало, что сросшиеся деревья одного и того же размерного класса более стройные. Это позволяет предположить, что благодаря общей корневой системе сросшиеся деревья повышают свою механическую устойчивость (Vovides et al., 2021). В то же время, в естественных насаждениях сосны обыкновенной не выявлено существенных различий в темпах роста сросшихся и несросшихся деревьев (Tarroux, DesRochers, 2011).

Таким образом, остается неясным, являются ли изменения размеров сросшихся деревьев и их аллометрии результатом преимуществ, получаемых от срастания, или они связаны с тем фактом, что более крупные деревья имеют более высо-

кую вероятность срастания из-за их более развитой корневой системы (Gaspard, DesRochers, 2020). Различия в аллометрии деревьев также могут быть связаны не только с фактом срастания, но с другими факторами, такими как локальные экологические условия, возраст дерева или возраст срастания. В целом влияние срастания корней на рост деревьев до конца не изучено (Wimmler et al., 2022).

В дополнение к изложенным особенностям корневых срастаний высказаны предположения по эволюции как корневых срастаний, так и живых пней, с точки зрения действия индивидуального (родственного) отбора (Lev-Yadun, Sprugel, 2011). Рассмотрена положительная роль корневых срастаний в двух ситуациях: когда корнями срослись два растущих дерева и когда погибло одно из сросшихся корнями деревьев, и образовался живой пенек.

Срастание корнями двух растущих деревьев:

1. При некотором уровне конкурентных отношений отдается предпочтение здоровому дереву, поскольку у него меньше шансов стать источником болезней.

2. Сросшиеся корнями деревья одного и того же вида часто растут группами (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1962; Макаренко, 1964; Eis, 1972; Hubbell, 1979), и наличие срастаний корней у одного и того же вида может существенно повысить потенциал репродуктивного успеха.

3. С точки зрения конкурентных отношений данный индивидуум может оказаться более предпочтительным соперником для другого индивидуума, чем заменивший его более жизнеспособный индивидуум, особенно, если этот другой индивидуум ослабевает – так называемый «феномен близкого врага» (Temeles, 1994).

4. У размножающихся вегетативно растений существует вероятность того, что соседнее растение является представителем того же гена, и, таким образом, срастание корней поддерживает тот же генотип.

5. Поскольку большинство семян рассеивается вблизи родительского дерева, существует вероятность того, что соседние деревья генетически ближе к сросшемуся корнями дереву, чем другие деревья того же вида внутри популяции, и срастание корней является в определенном смысле выражением родственного отбора (Hamilton, 1964).

6. Наличие срастания может способствовать приобретению деревом полезных грибов или микроорганизмов у сросшегося с ним соседнего дерева. Несмотря на потенциальную пользу,

риск передачи патогенных микроорганизмов через корневые срастания может препятствовать их образованию.

7. Поскольку корни вырабатывают различные токсины, защищающие древесный поллог (Erb et al., 2009), срастание корней с другими генотипами может увеличить арсенал защитных химических веществ и, следовательно, повысить устойчивость деревьев к различным патогенам (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Срастание корнями растущего дерева и живого пня:

1. Корневая система живого пня занимает территорию, прилегающую к растущему дереву, и таким образом, защищает его от конкуренции за воду, свет и элементы питания (Schenk, 2006). С эволюционной точки зрения, долгосрочное соотношение выгод и рисков от срастаний может соответствовать определенному уровню склонности к образованию корневых срастаний.

2. Наличие корневой системы у живого пня означает, что генотип продолжает жить, и у некоторых таксонов есть шанс, что при определенных обстоятельствах он сможет возобновить рост и размножение в случае, если все сросшиеся с ним деревья погибнут, например от ветровала (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

В заключение высказанной гипотезы об эволюции корневых срастаний и живых пней, основанной на предполагаемом индивидуальном отборе, автор гипотезы (Lev-Yadun, Sprugel, 2011) констатирует нынешнее отсутствие базовых данных, таких как более широкие знания о таксонах деревьев, сросшихся корнями, о частоте межвидовых естественных срастаний корней тех или иных таксонов, о возрасте и размере деревьев и сросшихся корней. Поэтому при нынешнем низком уровне знаний о биологии корневых срастаний трудно предсказать, какое понимание биологии деревьев и насаждений может возникнуть в результате изучения этой темы. Хотя исследования корневых трансплантатов являются дорогостоящими и трудоемкими, считается, что это очень распространенное и важное явление заслуживает большего внимания (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Упомянутые данные об экологической роли корневых срастаний, как правило, ограничены конкретными насаждениями, а требуются более общие знания, касающиеся условий, способствующих срастаниям. Необходимы дальнейшие исследования по определению экологической значимости корневых срастаний для отдельного дерева и древостоя.

ОСОБЕННОСТИ ТРАНСЛОКАЦИИ ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ СРАСТАНИЯ КОРНЕЙ

Срастание корней деревьев одного вида важно не только с экологической, но и с физиологической точки зрения. Корневые срастания (трансплантаты) становятся функциональными, когда срастаются камбиальная и сосудистая ткани (Graham, Bormann, 1966). Физиологические особенности срастания корней деревьев, по-видимому, различаются в двух разных ситуациях: (1) когда сросшиеся деревья продолжают совместное сотрудничество и (2) когда одно из сросшихся деревьев удалено, и имеет место сотрудничество растущего дерева с живым пнем (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Из числа рассмотренных результатов исследований, посвященных срастаниям корней (Wimmler et al., 2022), в 44 % случаев измерялась или прослеживалась транслокация веществ через корневые срастания с одного дерева на другое. При этом методики, используемые для оценки транслокаций, значительно различались. Первоначально исследования были направлены на доказательство прямого обмена веществами путем введения и отслеживания красителя или изотопов (Bormann, Graham, 1959; Schultz, 1963; Bormann, 1966). Хотя в значительной части рассмотренных исследований был косвенно подтвержден обмен веществами, основное внимание исследователей сосредотачивалось на наличии или отсутствии перемещения веществ, а количественная оценка переноса ресурсов была и остается малоизученной (Jones, Bretz, 1958; Fraser et al., 2006; Juzwik et al., 2010; Baret, DesRochers, 2011).

Предыдущие исследования показали, что через срастания корней происходят перетоки патогенов (Appel, 1994; Baric et al., 2008), минеральных веществ (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1966; Shultz, Woods, 1967), углеводов (Bormann, 1961, 1966), гормонов (Bormann, 1966), гербицидов (Bormann, Graham, 1959, 1960; Eis, 1972), микроорганизмов (Eis, 1972; Epstein, 1978) и воды (Schultz, Woods, 1967; Stone J. E., Stone E. L., 1975; Wimmler et al., 2022), что, в свою очередь, влияет на их прирост (Adonsou et al., 2016b; Tarroux, DesRochers, 2011), смягчая неблагоприятные последствия дефолиации и нашествия вредителей (Salomón et al., 2016) и увеличивая концентрацию углеводов в угнетенных деревьях (Fraser et al., 2006). Т. Satoo (1964) отмечает важную роль срастаний корней не только в биологическом аспекте с точки зрения перетока ассимилятов, элементов питания, солей и влаги, но

и в практическом плане – при отводе деревьев при рубках ухода и при отборе элитных деревьев в селекционных программах.

Корневые срастания могут служить переносчиками патогенов (Appel, 1994; Baric et al., 2008), что приводит к распространению заболеваний дуба (Blaedow, Juzwik, 2010; Juzwik et al., 2010). Установлено, что возбудитель сосудистого микоза дуба (*Ceratocystis fagacearum* (Bretz) Hunt), вызывающий его увядание, может перемещаться с больных деревьев на близлежащие здоровые деревья через естественные корневые срастания и приводить к локальному распространению патогена (Kuntz, Riker, 1950). Гриб распространяется на большие расстояния, но способ его распространения точно не установлен. Предотвращение подземного распространения гриба через корневые срастания и предотвращение его распространения с надземных частей дерева легли в основу рекомендованных мер борьбы с увяданием дуба (*Quercus* L.) (Jones, Bretz, 1958). Высокий уровень успеха (84 % обследованных очагов заболевания) был достигнут в борьбе с подземным распространением сосудистого патогена в течение 4–6 лет путем механического разрушения связей между корнями деревьев с помощью вибрационного плуга (Juzwik et al., 2010). В Пенсильвании также установлено, что через корневые срастания с больных на близлежащие здоровые деревья может перемещаться почвенный гриб *Verticillium nonalfalfae*, вызывающий увядание инвазивного айланта высочайшего (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) (O’Neal, Davis, 2015). Наиболее опасными возбудителями болезней, перемещающимися через корневые срастания деревьев, являются *Fomes pini* и *Poria weirii* у дугласии (*Pseudotsuga* Carr.), *Armillaria mellea* у ели, *Endothia gyrosa* и *Ceratocystis fagacearum* у дубов, *Ceratostomella ulmi* у вяза (*Ulmus* L.) (Крамер, Козловский, 1983).

Элементы питания неравномерно распределяются в почве вокруг корней, заставляя растения использовать различные сигнальные пути для координации адаптационных реакций на самые разнообразные виды стрессов, в том числе на ограничение питательных веществ (Torres et al., 2021). Установлено, что гормональные сигналы, в частности ауксин, играют важную роль в заживлении ранений и регенерации сосудов в зоне срастания трансплантата. Сигналы, передаваемые через срастание белками, мРНК и малыми РНК в настоящее время становятся новыми механизмами, которые регулируют соотношение питания и развития корней и кроны и могут

играть ключевую роль в физиологии корневых срастаний (Goldschmidt, 2014). В отношении фитогормонов и их влияния на рост сросшихся корнями деревьев исследования чрезвычайно редки (Bormann, 1966), и основное внимание исследователей уделяется их роли в формировании трансплантата при прививках (Melnyk, 2017; Nanda, Melnyk, 2018; Melnyk et al., 2018; Sharma, Zheng, 2019). Роль многих фитогормонов остается неизвестной или недостоверной, а имеющиеся наблюдения носят описательный характер, т. е. не имеют количественной основы. Многие из фитогормонов могут оказывать более тонкое воздействие на усиление или подавление формирования трансплантата, и их действие может стать очевидным лишь по мере его «взросления» (Nanda, Melnyk, 2018).

Проведенными исследованиями (Bormann, 1961, 1966) обнаружено перемещение углеводов через корневые срастания, и было высказано предположение, что наличие корневых срастаний может изменить конкурентные отношения между деревьями и повлиять на динамику древостоя (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1962; Eis, 1972). Количество углеводов, которые могут перемещаться через корневые срастания, было неизвестно, но показано, что в стрессовом состоянии растущие деревья в течение многих лет могут переносить достаточное количество ассимилятов для поддержания функционирования корневой системы деревьев.

Был поставлен вопрос, могут ли ассимиляты передаваться деревьям в условиях недостаточной освещенности при асимметричной конкуренции за свет (Кнох et al., 1989; Verntson, Wayne, 2000). Было высказано предположение, что передача ресурсов через корневые срастания может поддерживать рост деревьев, занимающих подчиненное положение в густых насаждениях (Fraser et al., 2006). Эта гипотеза была проверена в Канаде на примере сосны скрученной. Ранней весной было заложено 11 пробных площадей, и на каждой отобраны две пары сросшихся деревьев и 2 несросшихся дерева. Одно дерево из сросшейся пары и одно сросшееся дерево были затенены на каждом участке, в то время как остальные деревья в течение экспериментального периода не были затенены. В конце вегетационного периода оказалось, что у несросшихся затененных деревьев были значительно меньше запасы углеводов по отношению к деревьям на свету. У сросшихся затененных деревьев общая концентрация углеводов в корнях была значительно выше, чем у несросшихся. Это указывает на то, что срастание корней

частично компенсирует эффект затенения. Кроме того, срастания крупных корней передавали затененным деревьям пропорционально больше углеводов, чем срастания мелких корней. Углеводы, передаваемые через корневые срастания, дают возможность сросшимся деревьям выжить в условиях, когда несросшиеся деревья могут быть подавлены конкурентами (Fraser et al., 2006).

Корневые срастания оказываются полезными в сценариях ограниченного поступления углеводов не только при недостатке освещения, но также после вспышек энтомофитов. Поскольку уязвимость деревьев в связи с дефолиацией остается фактически необъяснимой их свойствами, было высказано предположение, что срастание корней может ослабить негативное воздействие дефолиации на рост деревьев, в частности при вспышке еловой листовертки-почковода (*Choristoneura fumiferana* Clem.). Это была гипотеза о срастании корней как механизме выживания деревьев после дефолиации названным вредителем. В условиях отсутствия информации о наличии какой-либо взаимосвязи между вспышками вредителя и корневыми срастаниями, на примере ели черной (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) было показано, что негативное влияние вспышки листовертки-почковода на рост деревьев у сросшихся деревьев было снижено по сравнению с несросшимися деревьями и что угнетенные деревья выигрывают от срастания в большей степени в результате поддержки со стороны господствующих деревьев. Перенос углеводов через корневые срастания и повышение эффективности использования ресурсов могут объяснить лучший рост сросшихся деревьев. Положительная роль срастания корней в снижении негативного влияния вспышки листовертки-почковода на рост деревьев может быть более выраженной в условиях ограниченного предложения углеводов (Salomon et al., 2016).

На основе маркировки перемещений стабильными изотопами углерода в масштабе древесного полога установлено (Klein et al., 2016), что углерод, усваиваемый 40-метровой елью, передается соседним буку (*Fagus* L.), лиственнице и сосне через перекрывающиеся корневые сферы. Сигналы о смешении изотопов указывают на то, что на межвидовой двунаправленный перенос, которому способствует общая сеть эктомикоризы, приходится 40 % мелкодисперсного углерода в корнях (переносится с дерева на дерево около 280 кг/(га · год). Таким образом, деревья могут обмениваться углеводами более

сложными способами, а не только через корневые сростания (Klein et al., 2016).

Через сросшиеся корни происходит перемещение гербицидов. В частности, в 30-летнем насаждении сосны веймутовой (*Pinus strobus* L.) вследствие перемещения сульфата аммония от обработанных этим гербицидом деревьев через сростания корней погибло 43 % деревьев, не подвергавшихся обработке. В аналогичной ситуации в насаждениях сосны смолистой в результате перемещения химикатов через корневые сростания погибло 50 % деревьев. Сделан вывод, что передвижение гербицидов через сростания корней способствует устранению нежелательных видов (Eis, 1972).

В отношении перемещения минеральных веществ (элементов питания) через сростания корней деревьев имеются лишь констатации явления (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1966; Shultz, Woods, 1967). Опубликованы данные об изменении содержания элементов питания в результате прививки лимонных деревьев (Olmos-Ruiz, Carvajal, 2022). Сорт Верна лимона (*Citrus limon* (L.) Osbeck) был привит на подвое сладкого апельсина (*Citrus sinensis* (L.) Pers.) и горького апельсина (*C. aurantium* L.). Образцы корней лимонного дерева с подвоем горького апельсина содержали большее количество железа, марганца и цинка по сравнению с образцами лимонного дерева с подвоем сладкого апельсина. По остальным элементам питания существенных различий не оказалось. Листья сорта Верна на подвое из сладкого апельсина содержали больше железа, марганца и цинка по сравнению с листьями того же сорта на подвое из горького апельсина. По остальным элементам питания существенных различий не выявлено (Olmos-Ruiz, Carvajal, 2022). Также было проведено исследование транспорта азота между привоем и подвоем при прививках различных сортов винограда (*Vitis* L.) (Rossdeutsch et al., 2021). Насколько нам известно, в отношении транспорта элементов питания между сросшимися корневыми системами деревьев исследований на количественном уровне не проводилось, по-видимому, вследствие известных трудностей при исследовании подземной сферы деревьев.

Как основной компонент растительных клеток вода выполняет несколько физических и биохимических функций; она переносит элементы питания и участвует в биохимических процессах (Schubert, 2011). Увеличение или уменьшение количества воды, перемещаемой через сростания корней, может играть решающую роль в конкуренции за ресурсы и росте

насаждений и, таким образом, должно отражать соотношение чистых затрат и выгод от сростания с точки зрения взаимодействия между деревьями. Водный статус деревьев и физиологические аспекты водного транспорта в ксилеме стволов описаны довольно детально (Лир и др., 1974; Hinckley et al., 1978; Крамер, Козловский, 1983; Kozlowski, 1987). Количественная оценка и направление перемещения воды через корневые сростания известны в меньшей степени (Schultz, Woods, 1967; Stone J. E., Stone E. L., 1975), хотя были выявлены осмотические процессы как движущие механизмы подобных перемещений (Bader, Leuzinger, 2019). В частности, у сосны смолистой при фиксированном давлении 0.15 или 0.18 бар/м², приложенном к извлеченным корневым трансплантатам различных размеров и форм, наблюдалась скорость перетока воды от 0.8 до 202 мл/ч (Stone J. E., Stone E. L., 1975). При наблюдении за направлением водообмена между деревом и живым пнем установлена обратная связь между суточным сокодвижением и водным потенциалом ствола. Ночью, когда транспирация на деревьях приближалась к нулю, сокодвижение на живом пне увеличивалось, тогда как в дневное время – снижалось. Предполагалось, что движение воды обусловлено осмотическими процессами, поскольку потоки, связанные с испарением, маловероятны. Аналогичная, но менее выраженная закономерность, наблюдалась в дни с большим количеством осадков или низким дефицитом давления водяного пара (Bader, Leuzinger, 2019). У клоновых растений направление потока происходило от дерева, достаточно обеспеченного влагой, к дереву с недостаточной влагообеспеченностью. Это позволяет предположить, что движение сока через корневые сростания контролируется транспирационной тягой в соответствии с градиентом водного потенциала (Adonsou et al., 2016a). Наблюдался переток от доминантных деревьев к угнетенным (Eis, 1972; Shepperd, 1993) и от живых пней к растущим деревьям (Bormann, 1966; Wood, 1970; Bader, Leuzinger, 2019), и не было зафиксировано никакого или хотя бы слабого перетока между деревьями одного и того же класса Крафта (Eis, 1972). В этом контексте перемещение веществ между двумя или более сросшимися деревьями представляется двунаправленным, указывая на то, что классы Крафта сросшихся деревьев, их физиологическое состояние и влажность почвы могут влиять на направление и скорость водообмена (Eis, 1972; Adonsou et al., 2016a).

Представляет интерес функционирование собственно живого пня, а не только его транс-

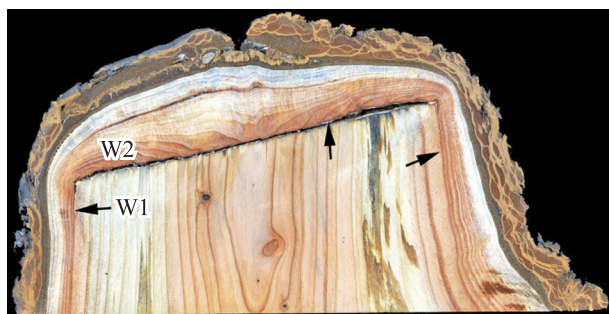


Рис. 8. Продольный разрез пня пихты дугласовой, образовавшегося за 30-летний период после спиливания дерева. Показаны годичные кольца древесины до (W1) и после (W2) спиливания; стрелками обозначена граница между древесиной, образовавшейся до и после спиливания ствола (Zajaczowska, 2014).

плантата. Согласно F. H. Bormann (1961), возраст живых пней достигает 10 лет, но есть свидетельства, что у пихты одноцветной (*Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr.) живые пни функционируют в течение 45 лет, у п. великолепной (*A. magnifica* A. Murray) – до 61 года и у дугласии (Lanner, 1961) – до 87 лет. У дугласии зарегистрирована рекордная продолжительность функционирования живых пней – около 200 лет (Newins, 1916). Продолжительность жизни живых пней предположительно зависит от наличия притока ассимилятов и других веществ от растущих деревьев (Greenidge, 1955; Eis, 1972; Desrochers, Lieffers, 2001; Fraser et al., 2006; Jelínková et al., 2009).

Функционирование живого пня представляет интерес с точки зрения морфогенеза растений, который включает в себя все процессы, участвующие в развитии организма, вплоть до завершения окончательной формы и структуры (Wardlaw, 1952; Zajaczowska, 2014). На примере пихты дугласовой (син. псевдотсуга Мензиса) (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) изучена роль позиционного контроля в индукции дифференцировки клеток и реорганизации их расположения в разрастающихся тканях живого пня (рис. 8).

Изменения в уровне ориентации и расположении клеточных структур, происходившие во время развития разрастающейся ткани, были количественно оценены с помощью цифрового анализа изображений (Rezakhaniha et al., 2012).

Показано, что зарастание пня может служить уникальной моделью для изучения клеточной реорганизации и механизмов, ответственных за изменение полярности клеток в процессе дифференциации сосудистой ткани из изначально неорганизованных паренхиматозных клеток

(Zajaczowska, 2014). В начале роста пней образующиеся паренхиматозные клетки формируют неорганизованную ткань, затем отдельные клетки паренхимы начинают выстраиваться в более упорядоченные лучеобразные структуры. Развитие процесса дифференцировки тканей связано с образованием локальных областей с трахеидами, ориентированными по кругу вокруг лучей. На наиболее продвинутой стадии развития ткани, когда трахеиды располагаются параллельно в виде продольных тяжей, степень упорядоченности клеток становится наивысшей. Предполагается, что лучеобразные структуры могут выступать в качестве организующих центров в морфогенетическом поле, ответственном за дифференцировку разросшейся ткани (Zajaczowska, 2014).

На основе изложенного анализа экологической и биологической роли срастаний корней в функционировании деревьев и древостоев приходится констатировать, что эта роль до конца не выяснена, как более полувека назад (Савельева, 1969), так и сегодня (Vovides et al., 2021).

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВОДООБМЕНА МЕЖДУ СРОСШИМИСЯ ДЕРЕВЬЯМИ В ГРАДИЕНТЕ ЭДАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Проанализировав состояние вопроса о транслокации веществ через корневые срастания, М.-С. Wimmmler с соавт. (2022) пришли к выводу, что доказательства обмена ресурсами между сросшимися деревьями на количественном уровне в основном косвенные. Они полагали, что, хотя реакция дерева-приемника на окольцовывание (Bormann, 1966) или дефолиацию (Baret, DesRochers, 2011; Salomón et al., 2016) в виде ускорения роста используется в качестве количественного показателя перемещения ресурсов от дерева к дереву, без прямых измерений количественно оценить такой обмен сложно. Более того, нестандартизированные эмпирические исследования приводили к несопоставимым, а иногда и противоречивым результатам (Wimmmler et al., 2022).

М.-С. Wimmmler и соавт. (2022) привели доводы в пользу применения процесс-ориентированных (функциональных) моделей роста деревьев, способствующих преодолению трудностей, связанных с исследованием корневых срастаний и позволяющих систематически проверять гипотезы, разработанные на основе эмпирических исследований. Кроме того, по их мнению, процесс-ориентированный подход позволяет

получить фундаментальное механистическое представление и может обеспечить прогноз потенциальной реакции деревьев на более широкий спектр изменений окружающей среды по сравнению с эмпирическими моделями (Grimm, Berger, 2016). В этой связи рассмотрена модель BETTINA (Peters et al., 2014, 2018), которая ранее применялась для количественной оценки потоков воды из корневой зоны в крону деревьев (Bathmann et al., 2020; Peters et al., 2021). Названная модель описывала рост и аллометрию деревьев в зависимости от доступности ресурсов и предполагалось, что ее использование для оценки корневых связей между деревьями может дать количественную оценку водообмена и сравнить потребление воды свободно растущими и сросшимися деревьями в различных условиях окружающей среды.

Описанные в предыдущих разделах эмпирические наблюдения выявили закономерности водообмена между сросшимися деревьями на качественном уровне, и согласно этим закономерностям водообмен обусловлен градиентами водного потенциала аналогично переносу воды внутри деревьев. Для оценки водообмена М.-С. Wimmeler и соавт. (2022) решили внедрить этот процесс в модель BETTINA и проверить лежащую в ее основе гипотезу. С этой целью были использованы данные биометрических измерений мангровых сообществ со сросшимися корнями на центральном побережье Мексиканского залива, где недостаток воды обусловлен градиентом солености. Были поставлены следующие вопросы:

- Каким количеством воды могут приблизительно обмениваться сросшиеся деревья?
- Что определяет направление и количество перетекающей воды?
- Как переток влияет на водный баланс сросшихся деревьев? (Wimmeler et al., 2022).

Выполненный анализ литературы показал, что колебания в снабжении углеводами, минералами и водой, вызванные стрессовым состоянием деревьев, могут быть компенсированы за счет подключения к здоровому дереву, не испытывающему какой-либо стресс. Проведенные исследования показали, что сросшиеся деревья меньше страдают от стрессов по сравнению с несросшимися деревьями (Fraser et al., 2006; Adonsou et al., 2016b; Salomón et al., 2016). Это позволило предположить, что сросшиеся деревья обмениваются ресурсами, компенсируя пространственно-временные различия в их доступности. Кроме того, польза, получаемая сросшимся деревом, была больше, когда соседнее

дерево было доминирующим, и, таким образом, было установлено, что преимущество срастания зависит от положения в пологе сросшихся деревьев (Baret, DesRochers, 2011). Однако лежащие в основе этих процессов механизмы остаются не до конца понятными. Более того, перемещение веществ не всегда можно было обнаружить (Jelínková et al., 2012; O'Neal, Davis, 2015), даже если трансплантат был функциональным.

Рассмотренные исследования сосредоточены главным образом на отдельных деревьях или парах сросшихся деревьев. Однако корневые трансплантаты могут соединять несколько деревьев (Bormann, Graham, 1959; Gordon, 1974; O'Neal, Davis, 2015; Vovides et al., 2021), вплоть до 11 в группе (De La Rue, 1934). Размер группы и взаимосвязь деревьев в ней могут влиять на перемещение ресурсов. Таким образом, изучение сросшихся деревьев как групп и их взаимосвязей с условиями окружающей среды позволяет по-новому взглянуть на природу срастания корней.

Согласно изложенному М.-С. Wimmeler и соавт. (2022), предприняли попытку проверить четыре модельных алгоритма, описывающие движение воды между сросшимися деревьями на основе вышеизложенных эмпирических исследований:

- между деревьями одинакового размера водообмен отсутствует или имеется в незначительном объеме (M1);
- перемещение воды происходит от господствующего дерева к угнетенному (M2);
- перемещение воды происходит от дерева, растущего во влажных условиях, к дереву, растущему во влагодефицитных условиях (M3);
- количество воды, получаемой деревом, по сравнению с его собственным потреблением (т. е. компенсирующий эффект) выше, если дерево-партнер крупнее (M4).

Поскольку водообмен между сросшимися деревьями в основном обусловлен транспирационной тягой и, следовательно, градиентом водного потенциала, предполагалось воспроизвести эти закономерности с помощью модели BETTINA, в которой поглощение и перемещение воды зависит от градиентов водного потенциала. Модель применена с использованием аллометрических параметров мангровых деревьев и степени солености поровых вод, т. е. жидкой фазы донных отложений (Розанов, Волков, 2009; Rozanov, Volkov, 2009; Казак и др., 2021; Гурова, 2023), которые влияют на разность потенциалов воды между деревьями и ее перемещения в соответствии с названными градиентами. Для аллометрических параметров были использо-

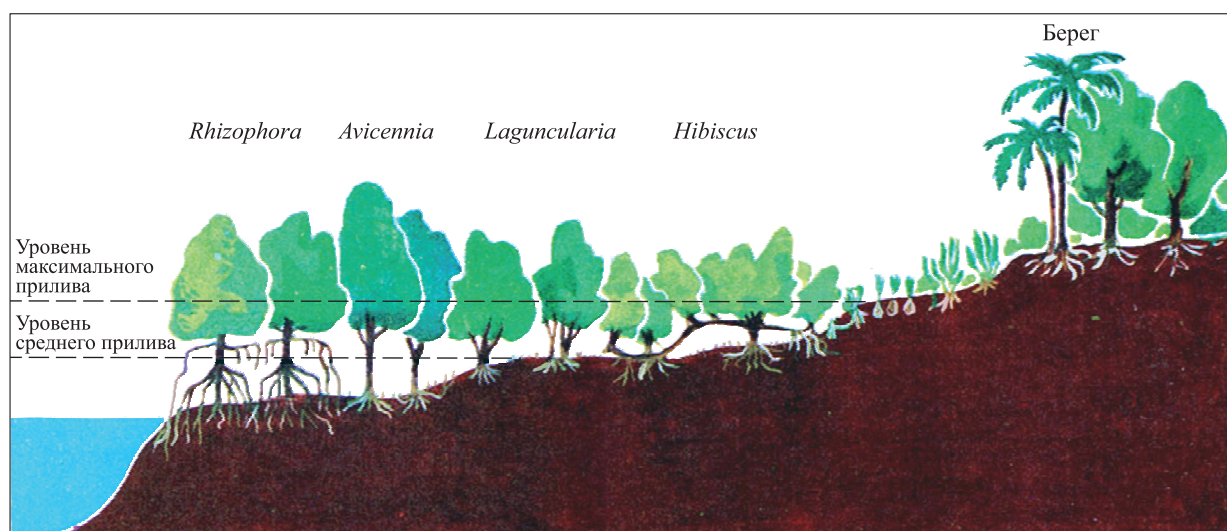


Рис. 9. Экологический профиль мангового леса и его родовой состав (Фукарек и др., 1982).

ваны биометрические данные сросшихся и несросшихся мангровых деревьев — авиценнии блестящей (*Avicennia germinans* (L.) L.), полученные с 5 постоянных пробных площадей размером 30×30 м, расположенных вокруг лагуны Ла-Манча в Мексике (Vovides et al., 2014, 2016, 2021). Этот набор данных включал в себя положение дерева (координаты x, y), диаметр ствола, высоту ствола и радиус кроны, а также наличие или отсутствие срастания, и при наличии срастания — соответствующие данные сросшегося дерева (Wimmeler et al., 2022).

Необходимо отметить уникальность мангровых лесов, кардинально отличающихся по структуре и функционированию от насаждений основной лесной зоны. Мангровый лес — это тип экосистем морских побережий экваториального и тропических поясов, заливаемых приливом, где нет четкой границы между сушей и морем (рис. 9).

Древесные виды мангровых лесов — солевые, приспособленные к жесткой среде соленых приливов. Они имеют ходульные корни, обнажающиеся при отливах (рис. 10).



Рис. 10. «Ходульный» мангровый лес (Шевелев, 2020).

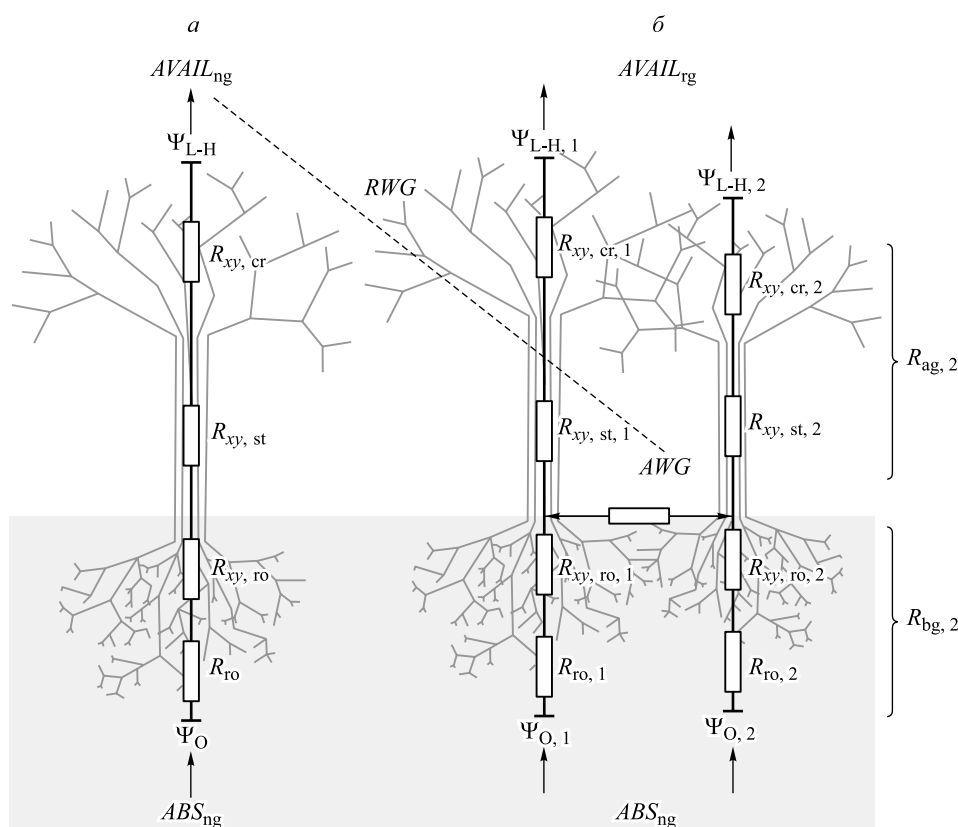


Рис. 11. Графическое представление несросшегося модельного дерева (а) и пары сросшихся модельных деревьев (б), включая сопротивление на поверхности корня (R_{ro}) и ксилемы корней, ствола и кроны ($R_{xy,ro}$, $R_{xy,st}$, $R_{xy,cr}$ соответственно), а также запас воды вокруг корневой системы (Ψ_O) и в листьях (Ψ_L).

Сопротивления сгруппированы в соответствии с областями их действия по отношению к потенциально сросшимся корням в виде сопротивления под и над срастанием (R_{bg} , R_{ag}). Стрелками показаны потоки воды, проходящие внутри деревьев и между ними. ABS – количество воды, поглощенной из почвы, $AVAIL$ – количество воды, доступное для роста и поддержания, AWG – абсолютное приращение воды, перемещаемой между сросшимися деревьями, а RWG – относительное приращение воды, т. е. доля доступной воды в AWG . Индексы указывают на статус срастания: сросшийся корень (rg) или несросшийся (ng). Для несросшихся деревьев ABS равно $AVAIL$ (Wimmler et al., 2022).

Основной принцип движения воды в модели BETTINA – разность водных потенциалов между транспирирующими устьицами и поровой водой. Ток воды вдоль градиента потенциала регулируется сопротивлением потоку в корневой системе и в ксилеме ствола дерева (рис. 11, а).

Согласно закону Дарси, резистентность (сопротивляемость) ксилемы зависит от аллометрических показателей (длина пути потока, поперечное сечение проводящих сосудов) и гидравлической проводимости, ранее рассчитанных для мангровых зарослей (Melcher et al., 2001; Hao et al., 2009). Согласно теории модели трубок (Shinozaki et al., 1964) предполагается, что гидравлическая проводимость ксилемы и поперечное сечение проводящих сосудов постоянны вдоль вертикального водного тока, и, следовательно, падение потенциала вдоль траекто-

рии водного тока является линейным (Wimmler et al., 2022).

Согласно модели, соленость поровых вод определяет доступность воды с помощью осмотического потенциала. Более высокая соленость соответствует более низкому (более отрицательному) потенциалу, что приводит к ограниченному доступу к воде (Ball, Farquhar, 1984; Munns, Tester, 2008). Базовая соленость поровой воды в данном примере была установлена равной 35 ppt и считалась средней соленостью поровой воды под соответствующим деревом (Wimmler et al., 2022).

В данном исследовании была применена расширенная версия модели BETTINA, предполагающая срастание деревьев в верхней части корневой системы, при этом перемещение воды между сросшимися деревьями обусловле-

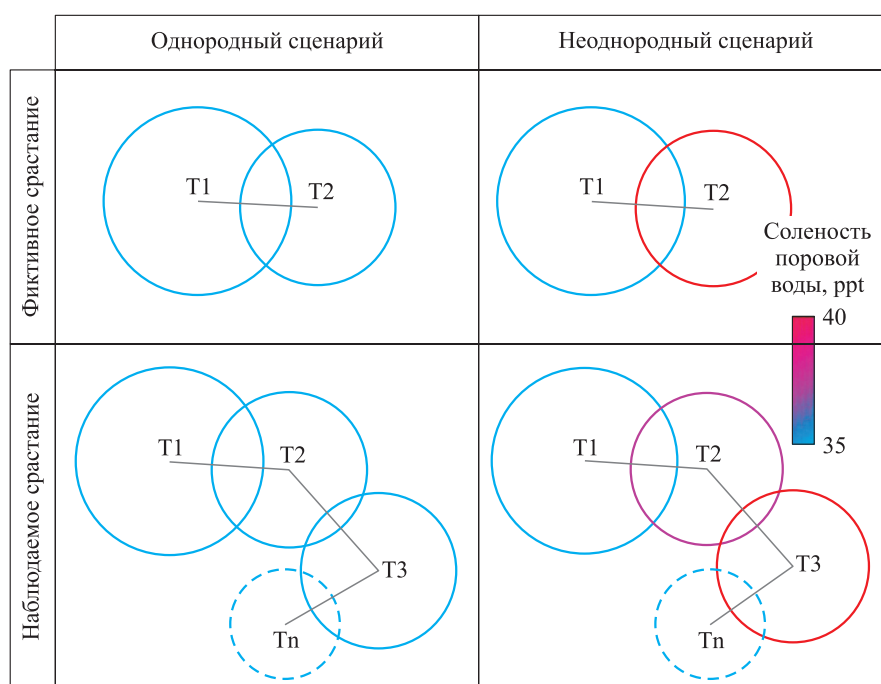


Рис. 12. Схематическое изображение форматов (строки) и сценариев (столбцы). Круги обозначают деревья, а линии – срастания деревьев. Цвета указывают на степень солености поровых вод. В однородном сценарии все деревья имеют фиксированную соленость поровой воды, равную 35 ppt, а в неоднородном она колеблется между 35 и 40 ppt (Wimmler et al., 2022).

но разницей водных потенциалов между ними (рис. 11, б).

С применением электронно-гидравлической аналогии была составлена и решена система линейных уравнений для получения значений поглощенной, доступной и обмениваемой воды.

Согласно модели, количество воды, поглощенной из почвы (ABS), равно количеству воды, доступной дереву для роста и поддержания (рис. 11, а). Для сросшихся деревьев эти значения различались, и разница между $AVAIL$ и ABS представляла собой абсолютное приращение воды (AWG). Если вода отводилась от дерева, это значение было отрицательным. При таком подходе к моделированию водный баланс дерева изменялся в зависимости от количества воды, проходящей через сросшиеся корни, и воды, поглощаемой из почвы. В зависимости от сопротивления под и над срастанием, а также от его возможных перепадов, водопоглощение сросшегося дерева отличалось от водопоглощения несросшегося дерева того же размера и архитектуры (Wimmler et al., 2022).

Группа сросшихся деревьев рассматривалась как единая общность, где сумма воды, перемещаемой между деревьями внутри группы, равна нулю, т. е. количество воды, которое получает

одно дерево, равно количеству, которое отдают его партнеры:

$$\sum_{i=1}^n AWG_i = 0. \quad (2)$$

Однако деревья, которые теряют воду, могут компенсировать ее, забирая больше воды из почвенного субстрата, в зависимости от градиента водного потенциала. При этом сумма воды, поглощенной всеми деревьями группы, равна сумме воды, доступной этим деревьям для роста и поддержания жизнедеятельности:

$$\sum_{i=1}^n AVAIL_i = \sum_{i=1}^n ABS_i, \quad (3)$$

где n – здесь и далее количество деревьев в группе (Wimmler et al., 2022).

Влияние размера дерева и солености поровых вод исследовано в двух форматах с двумя сценариями в каждом (рис. 12).

В то время как форматы определяли структуру групп сросшихся деревьев, сценарии характеризовали распределение солености поровой воды. Это дало возможность оценивать влияние размера деревьев на обмен ресурсами независимо от условий окружающей среды. В первый

формат включены фиктивные пары сросшихся деревьев T1 и T2 («фиктивное срастание»), во второй («наблюдаемое срастание») – все сросшиеся деревья, образующие группу из 2–9 особей, а также их фактические срастания и взаимные расстояния, наблюдаемые в полевых условиях. Формат «наблюдаемое срастание» отражал реальные структуры групп, и определял фактическое количество воды, которое могло быть перемещено через корневые срастания.

Распределение солёности поровой воды включало два сценария (рис. 12). В однородном сценарии все деревья имели одинаковую солёность (35 ppt), а в неоднородном она варьировала от 35 до 40 ppt. При «фиктивном срастании» солёность поровой воды устанавливалась равной 35 и 40 ppt для деревьев T1 и T2 соответственно, где дерево T2 испытывало стресс от недостатка воды. При «наблюдаемом срастании» солёность поровой воды определялась случайным образом (Wimmler et al., 2022).

Статистический анализ был проведен с использованием программы R Core Team (2020). Выходами модели (см. рис. 11) были данные о воде, доступной дереву без корневых срастаний ($AVAIL_{ng}$, без срастания) и с корневыми срастаниями ($AVAIL_{rg}$, сросшиеся), абсолютное

$$AWG = AVAIL_{rg} - ABS_{rg} \quad (4)$$

и относительное

$$RWG = \frac{AWG}{AVAIL_{ng}} \cdot 100 \quad (5)$$

приращения воды у сросшихся деревьев (отрицательные значения указывали на потерю воды), а также суммарное относительное приращение воды в группе (группа RWG) (Wimmler et al., 2022)

$$RWG_{group} = \sum_{i=1}^n RWG_i. \quad (6)$$

Значение $AVAIL_{ng}$ рассчитано для всех деревьев и служило базовой линией, позволяющей учитывать соответствующий водообмен. В случае сросшихся деревьев геометрические параметры рассматривались как логарифмически преобразованные соотношения r соответствующих параметров x :

$$r = \log_{10} \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \frac{x_i}{x_j}, \quad (7)$$

где x_i и x_j – значения параметров фокального дерева i и его смежного партнера j , а k – коли-

чество сросшихся деревьев. Отрицательное значение r указывает на более высокие геометрические параметры фокального дерева по сравнению с соседним партнером, и при положительном значении r – наоборот, а r , равное нулю, указывает на одинаковые размеры деревьев (Wimmler et al., 2022).

Результаты в формате «фиктивное срастание». У деревьев без корневых срастаний поглощение воды было несколько выше при низкой солёности (35 ppt), чем при высокой (40 ppt), соответственно 14.6 против 13.3 л/сут. При этом различия между деревьями разных размеров достигали 1.75–37.1 л/сут. В целом поглощение воды положительно коррелировало со всеми тремя размерными параметрами, т. е. с радиусом ствола, высотой дерева и радиусом кроны. Срастание корней привело к небольшому перераспределению воды при однородной солёности поровой воды. Различия в условиях солёности поровой воды у двух деревьев сместили этот поток в пользу дерева T2, более подверженного стрессу, что обусловило значение AWG дерева T2 в диапазоне между 0.12 и 1.8 л/сут (и наоборот для дерева T1).

В однородном сценарии вода перемещалась от большего дерева к меньшему, и количество обмениваемой воды увеличивалось с увеличением различий в геометрии деревьев, что подтвердило эмпирическую модель M2. Если деревья были близки по размеру, водообмен происходил или в незначительном объеме, или вообще не происходил, что подтвердило эмпирическую модель M1. В неоднородном сценарии водообмен в основном определялся различиями в солёности поровой воды, и вода, как правило, перетекала с дерева с более низкой солёностью к дереву с более высокой солёностью поровой воды, т. е. от T1 до T2, что соответствовало эмпирической модели M3. В тех случаях, когда более крупное дерево растет в более благоприятных условиях, большая разница в размерах между сросшимися деревьями способствует компенсаторному эффекту срастания корней по мере увеличения положительного RWG , что подтвердило эмпирическую модель M4 (Wimmler et al., 2022).

Результаты в формате «наблюдаемое срастание». Обеспеченность деревьев водой без корневых срастаний варьировала от 0.86 до 76.1 л/сут, при этом среднесуточное потребление было несколько ниже для деревьев с высокой солёностью субстрата (40 ppt) по сравнению с деревьями с низкой солёностью (35 ppt), соответственно 20.2 против 21.2 л. Аналогично

«фиктивному срастанию», варьирование AWG и RWG при неоднородном распределении солености было примерно вдвое выше, чем при однородном. Более того, AWG в формате «наблюдаемое срастание» было немного выше, чем в группах «фиктивного срастания» вследствие наличия более сложных комбинаций деревьев. Размер групп доходил до 9 особей, при этом в 55 % групп было 2 дерева. Как и в формате «фиктивное срастание», на AWG в основном влияло соотношение высоты деревьев, а также соленость поровой воды (Wimmler et al., 2022).

Сросшиеся деревья имели на 5.3 % (в однородном сценарии) и на 10.3 % (в неоднородном) больше доступной воды, чем несросшиеся деревья (т. е. $AVAIL_{rg} > AVAIL_{ng}$). В то же время их водопоглощение из почвенного субстрата было снижено (т. е. $ABS_{rg} < ABS_{ng}$) до 3.8 % в однородном сценарии и до 8.7 % в неоднородном. Эффект увеличения количества воды по сравнению с ее потерей был более очевиден на групповом уровне: RWG_{group} варьировал от -2.8 до 10.9 % и от -6.1 до 21.5 % и был положительным в 60.6 и 65.0 % групп соответственно в однородном и неоднородном сценариях (Wimmler et al., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процесс-ориентированное моделирование позволило протестировать потенциальные модели водообмена, выявленные на основе имеющейся эмпирической литературы, и провести первую оценку темпов водообмена и их влияния на потребление воды. Построенная модель четко воспроизвела четыре эмпирические закономерности: между деревьями одинакового размера не было водообмена, поскольку не существовало градиента водного потенциала (M1). Однако, когда сросшиеся деревья отличались по размерам, ток воды шел от большего дерева к меньшему (M2), а при тестировании в условиях неоднородных сценариев водообеспеченности он происходил от дерева с большей к дереву с меньшей водообеспеченностью (M3), что может накладываться на модель M2 (Wimmler et al., 2022).

Иными словами, если вода была ограничивающим фактором в почвенном субстрате более крупного дерева, то это дерево имело более высокий отрицательный водный потенциал, что уменьшало количество воды, поступающей к более мелкому дереву, или даже изменяло направление потока. Количество воды, получаемой деревом по сравнению с его собственным

потреблением, было тем больше, чем больше была разница в размерах с деревом-донором (M4), и эффект усиливался при неоднородной доступности воды. Подобно разнице водных потенциалов в почвенном субстрате, разница в минимальном водном потенциале листьев также влияла на водообмен: вода текла от дерева с более высоким (т. е. менее отрицательным) водным потенциалом к дереву с более низким водным потенциалом листьев, согласно описанному ранее перераспределению воды внутри отдельных растений (Burgess et al., 1998; Oliveira et al., 2014). Результаты моделирования согласуются с единственным доступным эмпирическим наблюдением (Bader, Leuzinger, 2019), где водообмен в системе «дерево – пень» был обусловлен либо транспирацией дерева, либо разницей осмотических потенциалов между корневыми системами (Wimmler et al., 2022).

Диапазон водообмена между сросшимися мангровыми деревьями, наблюдаемый при моделировании, был в пределах 0.02–4.8 л/сут, что соответствовало данным эмпирических наблюдений (Stone J. E., Stone E. L., 1975) потенциального потока через срастания корней у деревьев сосны смолистой разной высоты. Соответствия прогнозируемых общих водопоглощений деревьев эмпирическим значениям обсуждались и ранее (Peters et al., 2021). Они указывали на то, что предложенная расширенная модель обеспечивала надежную количественную оценку водообмена между сросшимися мангровыми деревьями (Wimmler et al., 2022).

Установленный водообмен через корневые срастания свидетельствовал о наличии пока еще не распознанного механизма гидравлического перераспределения между сросшимися деревьями в лесных насаждениях. В засоленных экосистемах, таких как мангровые заросли, пассивный перенос воды корневой системой из более влажных слоев почвы в более сухие, способствовал растворению соли в толще почвы (Richards, Caldwell, 1987; Nao et al., 2009) и был опосредован поглощением воды листвой (Schreel et al., 2019). Моделируемый водообмен, отнесенный к площади поперечного сечения корневого срастания, составлял до 0.36 м/сут, что находится в пределах диапазона гидравлического перераспределения между крупными соснами и их подростом, опосредованного микоризой (Warren et al., 2008).

В предложенной модели корневые срастания способствовали увеличению или уменьшению как поглощения почвенной влаги, так и количе-

ства воды, доступной для роста и поддержания жизненного состояния деревьев. Из-за изменения градиента водного потенциала в почве деревья, которые получали воду от соседних деревьев, снижали водопоглощение и в то же время имели больше доступной воды по сравнению с несросшимися деревьями. У деревьев, которые теряли воду, эффект был обратным. Обратные связи между растениями и почвой, например между поглощением воды деревьями и засолением почвы (и следовательно, доступностью воды), были признанным фактором формирования мангровых экосистем (Wimmler et al., 2021). Учитывая сложные механизмы обратной связи между растениями и почвой, приводящие к изменчивости доступной воды, как было показано ранее для мангровых лесов (Bathmann et al., 2020, 2021), увеличение забора воды на участках с более доступной водой из-за срастания корней может привести к нивелированию подобного неравенства (Wimmler et al., 2022).

Выявленные закономерности и движущие механизмы водообмена могут быть применены к наземным древесным сообществам в градиентах водного потенциала (Richards, Caldwell, 1987). Представленный пример не охватывает динамические процессы, такие, как рост деревьев, и, следовательно, не объясняет того, как срастание корней может повлиять на рост деревьев и структуру сообщества. Поэтому будущие исследования должны быть направлены на выявление динамических процессов, включая обратные связи между растениями, почвой и гидравлическим перераспределением, чтобы раскрыть роль водообмена в различных условиях роста деревьев и древостоев. Предложенная модель характеризуется неинвазивным подходом, который может помочь в разработке и интерпретации эмпирических исследований, например путем воспроизведения закономерностей в характерных групповых структурах, наблюдаемых в различных экологических условиях (Vovides et al., 2021). Более того, модель способствует пониманию влияния срастания корней на рост древостоя и может служить для проверки гипотез о его эволюционном значении, что позволяет расширить или поставить под сомнение известные концепции кооперации и конкуренции в популяциях деревьев (Wimmler et al., 2022).

В результате проведенных исследований экологии, биологии и моделирования корневых систем сделаны следующие выводы:

1. Срастание корней обеспечивает повышенную механическую устойчивость деревьев в их

противостоянии ветру и сопряжено с многочисленными иными факторами, такими как изменчивость морфологии корней, структуры и влажности почвы, а также степени взаимного перекрытия корней. Предполагается, что срастание деревьев корнями является совместной адаптивной стратегией, при которой обмен ресурсами компенсирует их дефициты во времени и пространстве и способствует снижению стресса в противостоянии деревьев нарушениям среды обитания.

2. Количество срастаний корней увеличивается как с возрастом древостоя, так и с его густотой. Преобладает вывод о связи частоты срастаний с густотой деревьев, обеспечивающей наиболее тесный контакт между их корнями. Связь частоты корневых срастаний с генетической близостью видов менее тесная, чем с густотой, а во многих случаях остается неопределенной.

3. Результаты имитационного моделирования показали, что частота срастаний связана с повышением выживаемости древостоев в условиях, когда доступность ресурсов изменялась во времени и пространстве. Однако срастания не оказывали положительного воздействия, когда ресурсы были равномерно или статично распределены между деревьями и оказывали отрицательное воздействие, когда средний уровень ресурсов был очень низким независимо от характера их изменения. Следовательно, срастание корней может быть адаптивным, обеспечивая эффект усреднения ресурсов в неопределенных условиях окружающей среды.

4. Влияние живых пней на растущее дерево остается не определенным: если одни исследователи не наблюдали его, то другие описали их негативное влияние на темпы роста деревьев, а третьи сообщали об увеличении скорости роста дерева после рубки сросшегося с ним соседа. Остается неясным, являются ли изменения размеров сросшихся деревьев результатом преимуществ, получаемых от срастания, или они связаны с тем фактом, что крупные деревья имеют более высокую вероятность срастания из-за их развитой корневой системы.

5. Через срастания корней происходят перетоки патогенов, минеральных веществ, углеводов, гормонов, гербицидов, микроорганизмов и воды. Основное внимание исследователей сосредотачивалось на наличии или отсутствии перемещения веществ, а количественная оценка переноса ресурсов была и остается малоизученной.

6. Перемещение веществ между двумя или более сросшимися деревьями может быть дву-

направленным, и классы Крафта сросшихся деревьев, их физиологическое состояние и влажность почвы могут быть факторами, влияющими на направление и скорость обмена ресурсами. Экологическая и биологическая роль срастания корней в функционировании деревьев и древостоев остается до конца не выясненной.

7. Количественный анализ перетоков воды между деревьями, сросшимися своими корнями, выполненный на основе моделирования в градиенте солености почвенного субстрата в мангровых лесах, подтвердил некоторые ранее опубликованные закономерности, имевшие описательный характер:

- между деревьями одинакового размера водообмен отсутствует или имеется в незначительном объеме;

- перемещение воды происходит от господствующего дерева к угнетенному;

- перемещение воды происходит от дерева, растущего во влажных условиях, к дереву, растущему во влагодефицитных условиях;

- количество воды, получаемой деревом, по сравнению с его собственным потреблением выше, если дерево-партнер крупнее.

8. Выводы о значении срастания корней в экологическом и биологическом аспектах как на описательном, так и на количественном уровнях получены в статичных условиях и не охватывают динамические процессы роста деревьев и древостоев. Будущие исследования должны быть направлены на выявление обратных связей между деревьями, почвой и перераспределением ресурсов с целью раскрытия роли обмена ресурсами в различных условиях роста деревьев и древостоев.

9. Количественный подход к оценке биологической и экологической роли корневых срастаний закладывает основу для понимания их влияния на формирование и продуктивность древостоя и для проверки гипотез о их эволюционном значении, что может расширить или поставить под сомнение известные концепции кооперации и конкуренции в популяциях деревьев.

Работа выполнена в рамках научных исследований Уральского государственного лесотехнического университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд Ф. К. Русский лес. СПб.: Изд. А. Ф. Маркса, 1898. Т. 2. Ч. 1. 705 с.
- Бескаравайный М. М. Срастание корней у некоторых древесных пород в Камышинском районе // Агробиология. 1955. № 3. С. 78–89.
- Бондорина И. А. Диагностика совместимости компонентов прививки // Науч. журн. КубГАУ. 2011. № 71 (07). С. 1–13.
- Вайкулат П. Н. О срастании многолетних растений // ИВУЗ. Лесн. журн. 1962. № 4. С. 16–17.
- Виноградов-Никитин П. З. Некоторые наблюдения над жизнью деревьев // Изв. Тифлис. гос. политех. ин-та. 1924. Вып. 1. С. 192–201.
- Гордеев А. В. Живые пни // Природа. 1953. № 7. С. 114–115.
- Гурова Ю. С. Особенности формирования окислительно-восстановительных условий на границе «вода – донные отложения» в прибрежных районах российского сектора Азово-Черноморского бассейна: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 1.6.17. Севастополь: Морской гидрофиз. ин-т РАН, 2023. 24 с.
- Ивченко Н. И. Взаимоотношения пород в насаждениях, созданных гнездовым посевом // Лесн. хоз-во. 1961. № 9. С. 36–41.
- Живые пни, 2024. <https://ru.pinterest.com/pin/524950900317129484/>
- Казак Е. С., Корзун А. В., Ахманов Г. Г., Бакай Е. А. Геохимия поровых вод донных отложений в северо-восточной части шельфа Баренцева моря // Вестн. Моск. ун-та. 2021. № 5. Сер. 4. Геол. С. 39–53.
- Калинин М. И. Корневедение. М.: Экология, 1991. 173 с.
- Колтунова А. И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
- Крамер П., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. И. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 424 с.
- Любич Ф. П. Взаимоотношение корневых систем особей дуба черешчатого и других древесных пород при гнездовом способе культуры // Докл. АН СССР. 1954. Т. 97. № 3. С. 535–538.
- Макаренко А. А. О срастании корневых систем в сосновых насаждениях Казахского мелкосопочника // Агробиология. 1962. № 6. С. 939–941.
- Макаренко А. А. Срастание корневых систем сосны в сухих борах Северного Казахстана // Агробиология. 1964. № 4. С. 623–624.
- Подзоров Н. В. Срастание корневых систем сосны в географических культурах В. Д. Огиевского // Лесн. хоз-во. 1963. № 10. С. 29–30.
- Розанов А. Г., Волков И. И. Донные осадки Кандалакшского залива Белого моря: марганцевый феномен // Геохимия. 2009. № 10. С. 1067–1085.
- Савельева Л. С. Срастание корневых систем древесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 72 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценозосистема // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 25–34.
- Титов Е. В. Кедр. Царь сибирской тайги. М.: Колос, 2007. 152 с.
- Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р. Растительный мир Земли: В 2-х т. М.: Мир, 1982. Т. 1. 136 с. (пер. с нем.).
- Шевелев К. Где море встречается с лесом // Как и почему? 2020. <https://kipmu.ru/gde-more-vstrechaetsya-s-lesom/>
- Юновидов А. П. Растущие сосновые пни // Лесн. хоз-во и лесозащ. 1935. № 12. С. 172.
- Янушко А. Д. Естественное срастание корневых систем и зарастание пней в рядовых культурах лиственницы //

- Сб. раб. по лесн. хоз-ву. Вып. 1. Минск: Звезда, 1958. С. 34–37.
- Ярославцев Г. Д. Срастание корней в почвозащитных насаждениях на горных склонах // Вестн. с.-х. науки. 1964. № 1. С. 99–108.
- Adonsou K. E., DesRochers A., Tremblay F., Thomas B. R., Isabel N. The clonal root system of balsam poplar in upland sites of Quebec and Alberta // Ecol. Evol. 2016a. V. 6. Iss. 19. P. 6846–6854.
- Adonsou K. E., Drobyshchev I., DesRochers A., Tremblay F. Root connections affect radial growth of balsam poplar trees // Trees. 2016b. V. 30. Iss. 5. P. 1775–1783.
- Appel D. N. Identification and control of oak wilt in Texas urban forests // J. Arb. 1994. V. 20. Iss. 5. P. 250–258.
- Armson K. A., Van den Driessche R. Natural root grafts in red pine (*Pinus resinosa* Ait.) // For. Chron. 1959. V. 35. N. 3. P. 232–241.
- Bader M. K., Leuzinger S. Hydraulic coupling of a leafless kauri tree remnant to conspecific hosts // Science. 2019. V. 19. P. 1238–1247.
- Ball M. C., Farquhar G. D. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions // Plant Physiol. 1984. V. 74. Iss. 1. P. 1–6.
- Baret M., DesRochers A. Root connections can trigger physiological responses to defoliation in nondefoliated aspen suckers // Botany. 2011. V. 89. N. 11. P. 753–761.
- Baric S., Kerschbamer C., Vigl J., Dalla Via J. Translocation of apple proliferation phytoplasma via natural root grafts – a case study // Europ. J. Plant Pathol. 2008. V. 121. Iss. 2. P. 207–211.
- Basnet K., Scatena F. N., Likens G. E., Lugo A. E. Ecological consequences of root grafting in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico // Biotropica. 1993. V. 25. N. 1. P. 28–35.
- Bathmann J., Peters R., Naumov D., Fischer T., Berger U., Walther M. The MANgrove-GroundwAtter feedback model (MANGA) – describing belowground competition based on first principles // Ecol. Model. 2020. V. 420. Article number 108973.
- Bathmann J., Peters R., Reef R., Berger U., Walther M., Lovelock C. E. Modelling mangrove forest structure and species composition over tidal inundation gradients: the feedback between plant water use and porewater salinity in an arid mangrove ecosystem // Agr. For. Meteorol. 2021. V. 308–309. Article number 108547.
- Bechtold W. A. Crown position and light exposure classification – an alternative to field-assigned crown class // North. J. Appl. For. 2003. V. 20. Iss. 4. P. 154–160.
- Berntson G. M., Wayne P. M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations // Ecology. 2000. V. 81. Iss. 4. P. 1072–1085.
- Bertness M. D., Callaway R. Positive interactions in communities // Trends Ecol. Evol. 1994. V. 9. Iss. 5. P. 191–193.
- Blaedow R. A., Juzwik J. Spatial and temporal distribution of *Ceratocystis fagacearum* in roots and root grafts of oak wilt affected red oaks // Arb. Urban For. 2010. V. 36. Iss. 1. P. 28–34.
- Bormann F. H. Intraspecific root grafting and the survival of eastern white pine stumps // For. Sci. 1961. V. 7. Iss. 3. P. 247–256.
- Bormann F. H. Root grafting and non-competitive relationships between trees // Tree growth / T. T. Kozlowski (Ed.). N. Y.: Ronald Press Co., 1962. P. 237–246.
- Bormann F. H. The structure, function, and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. // Ecol. Monogr. 1966. V. 36. N. 1. P. 1–26.
- Bormann F. H., Graham B. F. The occurrence of natural root grafting in Eastern white pine, *Pinus strobus* L., and its ecological implications // Ecology. 1959. V. 40. N. 4. P. 677–691.
- Bormann F. H., Graham B. F. Translocations of silvicides through root grafts // J. For. 1960. V. 58. N. 5. P. 402–403.
- Boys J., Cherry M., Dayanandan S. Microsatellite analysis reveals genetically distinct populations of red pine (*Pinus resinosa*, Pinaceae) // Am. J. Bot. 2005. V. 92. Iss. 5. P. 833–841.
- Burgess S. S. O., Adams M. A., Turner N. C., Ong C. K. The redistribution of soil water by tree root systems // Oecologia. 1998. V. 115. Iss. 3. P. 306–311.
- Callaway R. M., Brooker R. W., Choler P., Kikvidze Z., Lortiek C. J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F. I., Newingham B., Aschehoug E. T., Armas C., Kikodze D., Cook B. J. Positive interactions among alpine plants increase with stress // Nature. 2002. V. 417. Iss. 6891. P. 844–848.
- Darikova J. A., Savva Y. V., Vaganov E. A., Grachev A. M., Kuznetsova G. V. Grafts of woody plants and the problem of incompatibility between scion and rootstock (a review) // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2011. V. 4. Iss. 1. P. 54–63.
- De La Rue C. Root grafting in trees // Am. J. Bot. 1934. V. 21. P. 121–126.
- Deslippe J. R., Hartmann M., Grayston S. J., Simard S. W., Mohn W. W. Stable isotope probing implicates a species of *Cortinarius* in carbon transfer through ectomycorrhizal fungal mycelial networks in Arctic tundra // New Phytol. 2016. V. 210. Iss. 2. P. 383–390.
- Desrochers A., Lieffers V. J. The coarse-root system of mature *Populus tremuloides* in declining stands in Alberta, Canada // J. Veg. Sci. 2001. V. 12. Iss. 3. P. 355–360.
- Dosen R. C., Iyer J. G. Effect of grafted roots of stumps on the growth of a thinned red pine plantation // Tree Plant. Not. 1979. V. 30. P. 19–21.
- Eis S. Root grafts and their silvicultural implications // Can. J. For. Res. 1972. V. 2. N. 2. P. 111–120.
- Epstein A. H. Root graft transmission of tree pathogens // Ann. Rev. Phytopath. 1978. V. 16. P. 181–192.
- Erb M., Lenk C., Degenhardt J., Turlings T. C. J. The underestimated role of roots in defense against leaf attackers // Trends Plant. Sci. 2009. V. 14. Iss. 12. P. 653–659.
- Feng M., Augstein F., Kareem A., Melnyk C. W. Plant grafting: Molecular mechanisms and applications // Mol. Plant. 2024. V. 17. Iss. 1. P. 75–91.
- Fraser E. C., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. Age, stand density, and tree size as factors in root and basal grafting of lodgepole pine // Can. J. Bot. 2005. V. 83. N. 8. P. 983–988.
- Fraser E. C., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees // Tree Physiol. 2006. V. 26. Iss. 8. P. 1019–1023.
- Fraser E. C., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. The persistence and function of living roots on lodgepole pine snags and stumps grafted to living trees // Ann. For. Sci. 2007. V. 64. P. 31–36.

- Fuller G. D. Living stumps // Bot. Gaz. 1921. V. 71. Iss. 2. P. 160.
- Gaspard D. T., DesRochers A. Natural root grafting in hybrid poplar clones // Trees. 2020. V. 34. Iss. 4. P. 881–890.
- Goldschmidt E. E. Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications // Front. Plant Sci. 2014. V. 5. Article number 727.
- Göppert H. R. Beobachtungen über das sogenannte Ueberwallen der Tannenstöcke. Bonn: Henry & Cohen, 1842. 26 p.
- Gordon D. E. The importance of root grafting in the spread of phytophthora root rot in an immature stand of Port-Orford-cedar. MSc Thesis. Portland: Oregon St. Univ., 1974. 116 p.
- Graham B. F., Bormann F. H. Natural root grafts // Bot. Rev. 1966. V. 32. Iss. 3. P. 255–292.
- Greenidge K. N. H. Studies in the physiology of forest trees. III. The effect of drastic interruption of conducting tissues on moisture movement // Am. J. Bot. 1955. V. 42. Iss. 7. P. 582–587.
- Grimm V., Berger U. Robustness analysis: deconstructing computational models for ecological theory and applications // Ecol. Model. 2016. V. 326. P. 162–167.
- Hamilton W. D. The genetical evolution of social behavior (I, II) // J. Theor. Biol. 1964. V. 7. Iss. 1. P. 17–52.
- Hao G.-Y., Jones T. J., Luton C., Zhang Y.-J., Manzano E., Scholz F. G., Bucci S. J., Cao K.-F., Goldstein G. Hydraulic redistribution in dwarf *Rhizophora* mangrove trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange // Tree Physiol. 2009. V. 29. Iss. 5. P. 697–705.
- Harris S. A., Robinson J. P., Juniper B. E. Genetic clues to the origin of the apple // Trends Gen. 2002. V. 18. Iss. 8. P. 426–430.
- Hartig Th. Literärische Berichte (Beobachtungen über das sogenannte Überwallen des Tannenstöcke für Botaniker und Forstmänner von H. R. Göppert. Bonn: Henry und Cohen, 1842. 26 p.) // Allg. Forst. Jagt. Ztg. 1844. V. 13. P. 96–99.
- Hartmann H. T., Kester D. E., Davies F. T., Geneve R. L. Plant propagation: principles and practices. Eighth ed. Harlow: Pearson Educ. Ltd., 2014. 922 p.
- Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // For. Sci. Monogr. 1978. V. 20. P. 1–72.
- Holmsgaard E., Scharff O. Living stumps in Norway spruce stands // The Danish For. Exp. St. Rep. with summaries in English. 1963. V. 28. Iss. 2. P. 98–150 (in Danish).
- Hubbell S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest // Science. 1979. V. 203. Iss. 4387. P. 1299–1309.
- Jelínková H., Tremblay F., DesRochers A. Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in *Populus tremuloides* (Salicaceae) // Am. J. Bot. 2009. V. 96. Iss. 8. P. 1500–1505.
- Jelínková H., Tremblay F., Desrochers A. Herbivore-simulated induction of defenses in clonal networks of trembling aspen (*Populus tremuloides*) // Tree Physiol. 2012. Vol. 32. Iss. 11. P. 1348–1356.
- Jones T. W., Bretz T. W. Experimental oak wilt control in Missouri // Res. Bull. 1958. V. 657. P. 1–12 (A Rep. School For. Res. Project 52, Oak Wilt).
- Juzwik J., O'Brien J., Evenson C., Castillo P., Mahal G. Controlling spread of the oak wilt pathogen (*Ceratocystis fagaceorum*) in a Minnesota urban forest park reserve // Arb. Urban For. 2010. V. 36. Iss. 4. P. 171–178.
- Juniper B. E., Maberly J. The story of the apple. Portland, OR: Timber Press, 2006. 219 p.
- Keeley J. Population variation in root grafting and a hypothesis // Oikos. 1988. V. 52. N. 3. P. 364–366.
- Klein T., Siegwolf R. T., Kröner C. Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest // Science. 2016. V. 352. Iss. 6283. P. 342–344.
- Knox R. G., Peet R. K., Christensen N. L. Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality // Ecology. 1989. V. 70. Iss. 4. P. 1153–1167.
- Kobayashi K., Suzuki M., Sasaya S. Grafting robot // J. Robot. Mechatron. 1999. V. 11. Iss. 3. P. 213–219.
- Kobendsa R. Dalsze studia nad zarastaniem ściętych pni drzew (Further research on the cicatrizing of cut-down tree stumps) // Rocznik Dendrol. 1955. V. 10. P. 1–29 (in Polish with English summary).
- Kozłowski T. T. Soil moisture and absorption of water by tree roots // J. Arb. 1987. V. 13. Iss. 2. P. 39–46.
- Küllä T., Lohmus K. Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Plant Soil. 1999. V. 217. P. 91–100.
- Kummel M. Modeling intraspecific root grafting in trees: a theoretical perspective on predicting the frequency and effects of root grafting. Senior Thesis. Princeton Univ., 2023.
- Kuntz J. E., Riker A. J. Root grafts as a possible means for local transmission of oak wilt // Phytopath. 1950. V. 40. Iss. 1. P. 16–17.
- Kuntz J. E., Riker A. J. The use of radioactive isotopes to ascertain the role of root grafting in the translocation of water, nutrients, and disease-inducing organisms among forest trees // Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atom. Energy, Geneva, Switzerland, 1–13 Sept., 1956. Geneva, Switzerland: United Nations, 1956. P. 144–148.
- Küster E. Ueber Stammverwachsungen // Jahrb. Wiss. Bot. 1899. V. 33. P. 487–512.
- La Rue C. Root grafting in trees // Am. J. Bot. 1934. V. 21. P. 121–126.
- Lanner R. M. Living stumps in the Sierra Nevada // Ecology. 1961. V. 42. Iss. 1. P. 170–173.
- Lev-Yadun S., Sprugel D. Why should trees have natural root grafts // Tree Physiol. 2011. V. 31. Iss. 6. P. 575–578.
- Lipshchitz N., Bonne O., Mendel Z. Living stumps – circumstantial evidence for root grafting in *Pinus halepensis* and *P. brutia* plantations in Israel // Isr. J. Bot. 1987. V. 36. Iss. 1. P. 41–43.
- Loehle C. Tree life history strategies: the role of defenses // Can. J. For. Res. 1988. V. 18. N. 2. P. 209–222.
- Loehle C., Jones R. H. Adaptive significance of root grafting in trees // Funct. Ecol. 1990. V. 4. N. 2. P. 268–271.
- Loupit G., Cookson S. J. Identifying molecular markers of successful graft union formation and compatibility // Front. Plant Sci. 2020. V. 11. Article number 610352.
- Loupit G., Brocard L., Ollat N., Cookson S. J. Grafting in plants: recent discoveries and new applications // J. Exp. Bot. 2023. V. 74. Iss. 8. P. 2433–2447.
- Mauro R. P., Perez-Alfocea F., Cookson S. J., Ollat N., Vitale A. (Eds.). Physiological and molecular aspects of plant rootstock-scion interactions. Lausanne: Front. Media SA, 2022. 334 p.

- McIntire E. J. B., Fajardo A. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity // *New Phytol.* 2014. V. 201. Iss. 2. P. 403–416.
- Melcher P. J., Goldstein G., Meinzer F. C., Yount D. E., Jones T. J., Holbrook N. M., Huang C. X. Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora* mangrove: xylem pressure potential and dynamics of embolism formation // *Oecologia*. 2001. V. 126. Iss. 2. P. 182–192.
- Melnyk C. W. Plant grafting: insights into tissue regeneration // *Regeneration*. 2017. V. 4. Iss. 1. P. 3–14.
- Melnyk C. W., Gabel A., Hardcastle T. J., Robinson S., Miyashima S., Grosse I., Meyerowitz E. M. Transcriptome dynamics at *Arabidopsis* graft junctions reveal an inter tissue recognition mechanism that activates vascular regeneration // *PNAS*. 2018. V. 115. Article number 2447–2456.
- Mudge K., Janick J., Scofield S., Goldschmidt E. E. A history of grafting // *Hort. Rev.* 2009. V. 35. P. 437–493.
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. V. 59. Iss. 1. P. 651–681.
- Nanda A. K., Melnyk C. The role of plant hormones during grafting // *J. Plant Res.* 2018. V. 131. Iss. 1. P. 49–58.
- Newins H. S. The natural root grafting of conifers // *Soc. Am. For. Proc.* 1916. V. 11. P. 394–404.
- Notaguchi M., Kurotani K.-I., Sato Y., Tabata R., Kawakatsu Y., Okayasu K., Sawai Y., Okada R., Asahina M., Ichihashi Y., Shirasu K., Suzuki T., Niwa M., Higashiyama T. Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by b-1,4-glucanases // *Science*. 2020. V. 369. Iss. 6504. P. 698–702.
- Oliveira R. S., Christoffersen B. O., Barros V. F., de Teodoro G. S., Bittencourt P., Brum-Jr M. M., Viani R. A. G. Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees // *Theor. Exp. Plant Physiol.* 2014. V. 26. P. 65–82.
- Olmos-Ruiz R., Carvajal M. Nutrient passage in differentially grafted lemon trees // *Biol. Life Sci. Forum*. 2022. V. 11. Iss. 1. Article number 67.
- O'Neal E. S., Davis D. D. Intraspecific root grafts and clonal growth within *Ailanthus altissima* stands influence *Verticillium nonalfalfae* transmission // *Plant Disease*. 2015. V. 99. N. 8. P. 1070–1077.
- Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6: Genetic analysis in Excel. Population genetics software for teaching and research // *Mol. Ecol. Notes*. 2006. V. 6. Iss. 1. P. 288–295.
- Pease A. S. Notes on ancient grafting // *Trans. Proc. Am. Philol. Ass.* 1933. V. 64. P. 66–76.
- Pemberton C. C. Living stumps of trees // *Am. For.* 1920. V. 26. P. 614–616.
- Peters R., Vovides A. G., Luna S., Grüters U., Berger U. Changes in allometric relations of mangrove trees due to resource availability – a new mechanistic modelling approach // *Ecol. Model.* 2014. V. 283. P. 53–61.
- Peters R., Olagoke A., Berger U. A new mechanistic theory of self-thinning: adaptive behaviour of plants explains the shape and slope of self-thinning trajectories // *Ecol. Model.* 2018. V. 390. P. 1–9.
- Peters R., Lovelock C., López-Portillo J., Bathmann J., Wimmer M.-C., Jiang J., Walther M., Berger U. Partial canopy loss of mangrove trees: mitigating water scarcity by physical adaptation and feedback on porewater salinity // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2021. V. 248. Article number 106797.
- Quer E., Helluy M., Baldy V., Desrochers A. Does natural root grafting make trees better competitors? // *Oikos*. 2022. V. 12. Article number e09666.
- Quer E., Baldy V., Desrochers A. Ecological drivers of root grafting in balsam fir natural stands // *Forest Ecol. Manag.* 2020. V. 475. Article number 118388.
- Rasool A., Mansoor S., Bhat K. M., Hassan G. I., Baba T. R., Alyemeni M. N., Alsahli A. A., El-Serehy H. A., Paray B. A., Ahmad P. Mechanisms underlying graft union formation and rootstock – scion interaction in horticultural plants // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. Article number 590847.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Found. Stat. Comp., 2020. <https://www.r-project.org/>
- Reynolds K. M., Bloomberg W. J. Estimating probability of inter-tree root contact in second-growth Douglas-fir // *Can. J. For. Res.* 1982. V. 12. N. 3. P. 493–498.
- Rezakhaniha R., Agianniotis A., Schrauwen J. T. C., Griffa A., Sage D., Bouten C. V. C., van de Vosse F. N., Unser M., Stergiopoulos N. Experimental investigation of collagen waviness and orientation in the arterial adventitia using confocal laser scanning microscopy // *Biomech. Model. Mechanobiol.* 2012. V. 11. Iss. (3–4). P. 461–473.
- Richards J. H., Caldwell M. M. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots // *Oecologia*. 1987. V. 73. Iss. 4. P. 486–489.
- Rossddeutsch L., Schreiner R. P., Skinkis P. A., Deluc L. Nitrate uptake and transport properties of two grapevine rootstocks with varying vigor // *Front. Plant Sci.* 2021. V. 11. Article number 608813.
- Rožanov A. G., Volkov I. I. Bottom sediments of Kandalaksha Bay in the White Sea: The phenomenon of Mn // *Geochem. Int.* 2009. V. 47. N. 10. P. 1004–1020 (Original Rus. Text © A. G. Rožanov, I. I. Volkov, 2009, publ. in *Geokhimiya*. 2009. N. 10. P. 1067–1085).
- Salomón R. L., Tarroux E., DesRochers A. Natural root grafting in *Picea mariana* to cope with spruce budworm outbreaks // *Can. J. For. Res.* 2016. V. 46. N. 8. P. 1059–1066.
- Satoo T. Natural root grafting and growth of living stumps of *Chamaecyparis obtusa* // *Miscellaneous Inf., the Univ. Tokyo For.* 1964. V. 15. P. 54–60.
- Schenk H. J. Root competition: beyond resource depletion // *J. Ecol.* 2006. V. 94. Iss. 4. P. 725–739.
- Schreel J. D. M., Van de Wal B. A. E., Hervé-Fernandez P., Boeckx P., Steppe K. Hydraulic redistribution of foliar absorbed water causes turgor driven growth in mangrove seedlings // *Plant Cell Environ.* 2019. V. 42. Iss. 8. P. 2437–2447.
- Schubert S. Pflanzenernährung: Grundwissen Bachelor. Stuttgart: Eugen Ulmer KG, 2011. 224 p.
- Schultz R. P. Occurrence of stump callusing in second-growth Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). MSc Thesis. Portland: Oregon St. Univ., 1963. 93 p.
- Schultz R. P. Intraspecific root grafting in slash pine // *Bot. Gaz.* 1972. V. 133. Iss. 1. P. 26–29.
- Schultz R. P., Woods F. W. The frequency and implications of intraspecific root-grafting in loblolly pine // *For. Sci.* 1967. V. 13. Iss. 3. P. 226–239.
- Sharma A., Zheng B. Molecular responses during plant grafting and its regulation by auxins, cytokinins, and gibberellins // *Biomolecules*. 2019. V. 9. Iss. 9. Article number 397.
- Shepperd W. D. Initial growth, development, and clonal dynamics of regenerated aspen in the Rocky Mountains.

- USDA For. Serv., Rocky Mountain For. Range Exp. St.; Res. Paper RM-312, 1993. 8 p.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology // Jap. J. Ecol. 1964. V. 14. Iss. 4. P. 133–139.
- Stokes A., Salin F., Kokutse A. D., Berthier S., Jeannin H., Mochan S., Dorren L., Kokutse N., Ghani M. A., Fourcaud T. Mechanical resistance of different tree species to rock-fall in the French Alps // Plant Soil. 2005. V. 278. Iss. 1. P. 107–117.
- Stone E. L. The communal root system of red pine: growth of girdled trees // For. Sci. 1974. V. 20. Iss. 4. P. 294–305.
- Stone J. E., Stone E. L. The communal root system of red pine: water conduction through root grafts // For. Sci. 1975. V. 21. Iss. 1. P. 255–261.
- Tarroux E., DesRochers A. Frequency of root grafting in naturally and artificially regenerated stands of *Pinus banksiana*: influence of site characteristics // Can. J. For. Res. 2010. V. 40. N. 5. P. 861–871.
- Tarroux E., DesRochers A. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae) // Am. J. Bot. 2011. V. 98. Iss. 6. P. 967–974.
- Tarroux E., DesRochers A., Krause C. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) after commercial thinning // For. Ecol. Manag. 2010. V. 260. Iss. 4. P. 526–535.
- Tarroux E., DesRochers A., Tremblay F. Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: how does genetic proximity influence anastomosis occurrence? // Tree Genet. Genom. 2014. V. 10. P. 667–677.
- Temeles E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? // Anim. Behav. 1994. V. 47. Iss. 2. P. 339–350.
- Torres L. F., López de Andrade S. A., Mazzafera P. Split-root, grafting and girdling as experimental tools to study root-to shoot-to root signaling // Environ. Exp. Bot. 2021. V. 191. Article number 104631.
- Vovides A. G., Vogt J., Kollert A., Berger U., Grueters U., Peters R., Lara-Dominguez A. L., Lopez-Portillo J. Morphological plasticity in mangrove trees: salinity-related changes in the allometry of *Avicennia germinans* // Trees. 2014. V. 28. Iss. 5. P. 1413–1425.
- Vovides A. G., Marin-Castro B., Barradas G., Berger U., López-Portillo J. A simple and cost-effective method for cable root detection and extension measurement in estuary wetland forests // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2016. V. 183. Part A. P. 117–122.
- Vovides A. G., Wimmeler M.-C., Schrewe F., Balke T., Zwanzig M., Piou C., Delay E., López-Portillo J., Berger U. Cooperative root graft networks benefit mangrove trees under stress // Commun. Biol. 2021. V. 4. Article number 513.
- Wang L., Liao Y., Liu J., Zhao T., Jia L., Chen Z. Advances in understanding the graft healing mechanism: a review of factors and regulatory pathways // Hort. Res. 2024. V. 11. Iss. 8. Article number 175.
- Wardlaw C. W. Morphogenesis in plants. N. Y.: Wiley, 1952. 176 p.
- Warren J. M., Brooks J. R., Meinzer F. C., Eberhart J. L. Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway // New Phytol. 2008. V. 178. Iss. 2. P. 382–394.
- Wichmann H. E. Wurzelverwachsungen und Stocküberwallung bei Abietineen // Cbl. ges. Forstwes. 1925. V. 51. P. 250–258.
- Wimmeler M.-C., Bathmann J., Peters R., Jiang J., Walther M., Lovelock C. E., Berger U. Plant-soil feedbacks in mangrove ecosystems: establishing links between empirical and modelling studies // Trees. 2021. V. 35. Iss. 3. P. 1423–1438.
- Wimmeler M.-C., Vovides A. G., Peters R., Walther M., Nadezhdina N., Berger U. Root grafts matter for inter-tree water exchange – a quantification of water translocation between root grafted mangrove trees using field data and model-based indications // Ann. Bot. 2022. V. 130. Iss. 3. P. 317–330.
- Wood J. P. Root grafting in *Pinus radiata* D. Don. MSc thesis. Canberra: The Austral. Nat. Univ., 1970. 107 p.
- Yli-Vakkuri P. Untersuchungen über Organische Wurzelverbindungen zwischen Bäumen in Kiefernbeständen // AFF. 1953. V. 60. Iss. 3. P. 1–117.
- Zajackowska U. Overgrowth of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stumps with regenerative tissue as an example of cell ordering and tissue reorganization // Planta. 2014. V. 240. Iss. 6. P. 1203–1211.

GRAFTING OF TREE ROOT SYSTEMS

2. ECOLOGY, BIOLOGY, MODELING

V. A. Usoltsev^{1, 2}

¹ Ural State Forestry Engineering University
Sibirskiy tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation

² Ural State Economic University
8 Marta/Narodnoy Voli str., 62/45, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

The competition of trees for light, moisture and nutrients is usually considered as the main factor of interaction between trees, but this idea is questioned by examples of cooperation or cooperation through natural root grafting. In connection with the discussion of the phenomenon of plant root grafting, the most important question in biology about the relationship between individual species and individuals within a species has been developed. The importance of root grafting lies in its ability to influence the physiology and ecology of grafted trees, however, the processes contributing to the formation of root grafting, the factors involved and their effects are unknown. The question of whether the root grafting is accidental or a natural phenomenon is still controversial. The effect of live stumps on a growing tree remains uncertain. It is known that root grafting provides increased mechanical stability of trees in their resistance to wind and is associated with factors such as variability in root morphology, soil structure and moisture, as well as the degree of mutual root overlap. The frequency of root grafting increases both with the age of the stand and with its density. Pathogens, minerals, carbohydrates, hormones, herbicides, microorganisms and water flow through root grafting, but these processes actually have no quantitative basis. Modeling of water flows between grafted trees in mangrove forests at the quantitative level showed that there is no water exchange between trees of the same size or there is an insignificant amount; water movement occurs from the dominant tree to the oppressed one; water movement occurs from a tree growing in humid conditions to a tree growing in non-scarce conditions, and the amount of water received, compared to its own consumption, it is higher if the partner tree is larger. A quantitative approach to assessing the biological and ecological role of root grafting lays the foundation for understanding their impact on the formation and productivity of a stand.

Keywords: *grafting of tree roots, biology and ecology of grafting, the movement of substances through grafting, live stumps, models of the functioning of grafting.*

How to cite: Usoltsev V. A. Grafting of tree root systems. 2. Ecology, biology, modeling // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 20–46 (in Russian with English abstract and references).

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630*431

РАЙОНИРОВАНИЕ ЛЕСНОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПОДТАЕЖНО-ЛЕСОСТЕПНОГО РАЙОНА ПО СТЕПЕНИ АНТРОПОГЕННОЙ ПОЖАРНОЙ ОПАСНОСТИ

В. А. Иванов^{1,2}, Е. И. Пономарев¹, Е. О. Бакшеева², Д. В. Шебеко², Г. А. Иванова¹

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева
660037, Красноярск, проспект имени газеты «Красноярский рабочий», 31

E-mail: ivanovv53@yandex.ru, evg@ksc.krasn.ru, morozovaelenabaksheeva@mail.ru, 2288401@bk.ru,
gaivanova@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 05.02.2025 г.

Принята к публикации 11.03.2025 г.

На территории Красноярского края ежегодно регистрируются сотни лесных пожаров, основной причиной которых является хозяйственная и промышленная деятельность населения. Наибольшая антропогенная пожарная опасность наблюдается в Среднесибирском подтаежно-лесостепном районе. Для оценки антропогенной пожарной опасности лесов данного района проведены исследования, позволившие выявить причины лесных пожаров и основные районы их возникновения. Разработано районирование лесной территории Среднесибирского подтаежно-лесостепного района по степени антропогенной пожарной опасности по лесничествам, необходимое при планировании комплекса профилактических противопожарных мероприятий, способствующих снижению количества лесных пожаров.

Ключевые слова: лесные пожары, антропогенная пожарная опасность, районирование лесных территорий, лесные горючие материалы.

DOI: 10.15372/SJFS20250203

ВВЕДЕНИЕ

Ежегодно возникающие на территории Красноярского края лесные пожары наносят значительный экономический и экологический ущерб. В северных районах края лесные пожары возникают в основном от гроз, а в центральных и южных районах края – от антропогенных источников огня. В последние десятилетия также увеличилось число лесных пожаров на территории Сибири и в 2 раза возросла их площадь (Иванова и др., 2023). Это связано с изменением климата и увеличением грозоактивности, а также с интенсивным индустриальным освоением лесных территорий (Goldammer, 1982; Иванов и др., 2023а, б; Ivanov et al., 2023; Иванова и др.,

2023). Соответственно увеличилось и количество лесных пожаров по антропогенным причинам. Наибольшая антропогенная пожарная опасность наблюдается в Среднесибирском подтаежно-лесостепном районе (Иванов и др., 2023а). Из анализа статистических данных следует, что основным виновником пожаров в условиях Красноярской подтайги и лесостепи является население, его хозяйственная деятельность и жизнеобеспечение.

Ранее исследования проблемы лесных пожаров, возникших по вине человека и его деятельности, и борьбы с ними были представлены в работах Г. А. Мокеева (1958), Н. П. Курбатского (1964), А. Д. Вакурова (1975), П. Н. Львова и А. И. Орлова (1984), Н. П. Курбатского и

П. А. Цветкова (1986), Ю. А. Андреева (1999). Выявлена зависимость частоты пожаров от плотности населения (Курбатский, 1964), с уменьшением которой уменьшается и зависимость числа лесных пожаров от этого показателя (Телицын, 1981). Также установлено, что на Дальнем Востоке основной причиной пожаров является деятельность человека (в 80 % случаев) (Телицын, 1988).

Для своевременного обнаружения и эффективной борьбы с лесными пожарами необходимо районирование лесных территорий по степени пожарной опасности. При этом следует разделять как классы природной пожарной опасности, так и районирование по преобладающим источникам возникновения лесных пожаров. В пределах классификационных единиц лесопожарного районирования к определяющим факторам выделения однородных лесопожарных территорий относятся рельеф, климат, гидрографическая сеть, расчлененность лесов, их природная пожарная опасность, а также плотность населения, густота дорожной сети, источники огня (антропогенные или природные) (Курбатский, Цветков, 1986). Эти факторы следует учитывать при проведении районирования лесной территории по степени антропогенной пожарной опасности.

Для оценки антропогенной пожарной опасности лесов Среднесибирского подтаежно-лесостепного района нами ранее были проведены исследования, позволившие выявить причины лесных пожаров и основные районы их возникновения на данной территории, а также горимость лесов, пожарные максимумы и др. факторы и закономерности (Иванов и др., 2023а; Иванова и др., 2023). Полученные результаты учтены нами при районировании данного района. Разработка районирования лесной территории по степени антропогенной пожарной опасности, а также учет при этом рисков антропогенной пожароопасности, необходимы при планировании комплекса профилактических противопожарных мероприятий, которые будут способствовать снижению вероятности возникновения лесных пожаров и минимизации их последствий в регионе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Среднесибирский подтаежно-лесостепной район включает 16 лесничеств. Лесистость территории лесного района, где расположены лесничества, варьирует от 11.3 до 78.8 %. Наибо-

лее распространены светлохвойные насаждения разнотравной группы типов леса. Также представлены березняки и осинники разнотравные. При районировании Среднесибирского подтаежно-лесостепного района за наименьшую расчетную единицу была принята территория лесничества. При этом рассматривались такие показатели, как площадь лесничества, плотность населения, коэффициент природной пожарной опасности в пожароопасный период или сезон, среднее многолетнее количество лесных пожаров, возникших от антропогенных источников огня по пожароопасным периодам и за сезон, сумма дней с высокими классами пожарной опасности по условиям погоды за пожароопасный период или сезон.

В работе использованы открытые статистические данные о лесных пожарах на территории РФ с привязкой к территории района исследований за 2000–2023 гг. по данным «ИСДМ-Рослесхоз» (2024).

На основе многолетних сведений о пожарах и их причинах, зафиксированных в базе данных «ИСДМ-Рослесхоз» (2024), выполнены обобщения и системный анализ приуроченности пожаров и причин возникновения возгораний по лесничествам лесного района.

Пожарная опасность территории оценивается по лесорастительным и погодным условиям, а также по наличию источников огня. Природная пожарная опасность территории характеризуется по шкале И. С. Мелехова (1947), которая однако не дает представления о доли территории, переходящей в пожароопасное состояние при соответствующем классе пожарной опасности по условиям погоды и не может применяться в математических расчетах в связи с дискретностью ее показателей. Для этого используют коэффициент природной пожарной опасности лесных участков. Он определяется как доля длительности пребывания участка в пожароопасном состоянии от продолжительности пожароопасного сезона (Телицын, Костырина, 1976). Связь классов природной пожарной опасности по шкале И. С. Мелехова (1947) с коэффициентом природной пожарной опасности приведена в табл. 1.

Для оценки антропогенной пожарной опасности для леса Г. П. Телицын (1989) предложил использовать коэффициент пожарной опасности населения для леса, который определяется по годовому количеству пожаров, возникших по вине человека, природной пожарной опасности территории, напряженности пожароопасного

Таблица 1. Зависимость коэффициента природной пожарной опасности лесной территории от среднего класса природной пожарной опасности (Г. П. Телицын, Т. В. Костырина, 1976)

Средний класс природной пожарной опасности	Коэффициент природной пожарной опасности лесной территории
I	1.0
I.5	0.9
II	0.8
II.5	0.7
III	0.6
III.5	0.45
IV	0.3
IV.5	0.2
V	0.1

сезона, охраняемой площади района и плотности населения. Этот коэффициент отражает посещаемость леса населением и уровень недисциплинированности обращения с огнем посетителей леса.

Расчет коэффициента антропогенной пожарной опасности (К) проводился по формуле (Телицын, 1989)

$$K = \Pi / C \cdot D \cdot S \cdot \sqrt{P},$$

где К – коэффициент пожарной опасности населения для леса; Π – годовое число лесных пожаров, возникающих по вине человека на территории лесничества, сл./год; С – коэффициент природной пожарной опасности территории; D – сумма дней с III – V классами пожарной опасности по условиям погоды за сезон; S – площадь, охраняемая от пожаров, млн га; P – плотность населения, чел./км².

Пространственно-временная вариативность показателя антропогенной пожарной опасности на территории исследования анализировалась стандартными средствами ГИС продукта QGIS (2024). Пороговым методом на основе диапазонов значений антропогенной пожарной опасности для весеннего, летнего пожароопасного периода и в целом за пожароопасный сезон были заданы классы антропогенной пожарной опасности для рассматриваемой территории. Используемая нелинейная шкала диапазонов позволила выделить пропорциональные по площади зоны, связанные с заданным уровнем антропогенной пожарной опасности.

Показатели антропогенной пожарной опасности были нормированы с учетом числа пожаров на единицу площади, что позволило провести районирование территории Среднесибирского подтаежно-лесостепного района по антропогенной пожарной опасности по пожароопасным периодам и пожароопасному сезону в масштабе лесничеств.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На территории Среднесибирского подтаежно-лесостепного района, по данным «ИСДМ-Рослесхоз» (2024) за 2000–2023 гг., зарегистрировано 4169 лесных пожаров на площади свыше 155 тыс. га с варьированием от 35 до 526 пожаров в год (рис. 1).

В регионе преобладают низовые лесные пожары (91.5 %). В последнее десятилетие наблюдается рост числа и площади пожаров, так с 2014 по 2023 г. средняя площадь пожара уве-

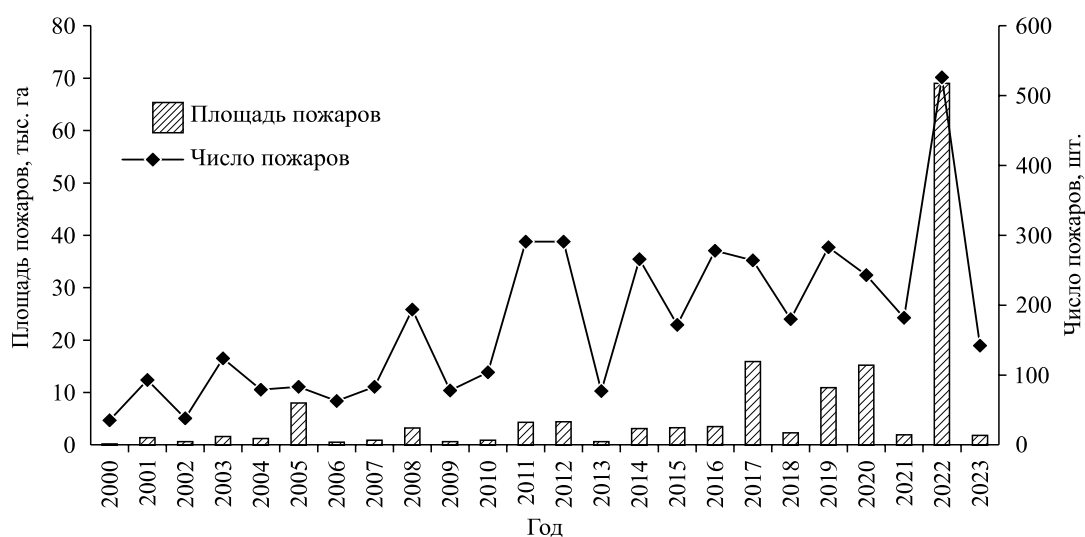


Рис. 1. Горимость лесов Среднесибирского подтаежно-лесостепного района в 2000–2023 гг.

Таблица 2. Распределение антропогенных пожаров по удаленности от населенных пунктов и путей транспорта, %

Удаление	Расстояние, км				
	0–5.0	5.1–10.0	10.1–15.0	15.1–20.0	более 20.1
От населенного пункта	64.9	22.5	6.7	3.1	2.8
От путей транспорта	87.9	6.7	2.8	0.9	1.7

личилась в 6 раз по сравнению с предыдущим десятилетием.

Фактический пожароопасный сезон в лесном районе начинается в первой декаде апреля, практически сразу после схода снежного покрова, и заканчивается в середине октября. Из анализа статистических данных следует, что основные причины возникновения пожаров – деятельность местного населения, его жизнеобеспечение (более 75 % и от общего количества). От гроз в среднем ежегодно регистрируют лишь около 2.3 % случаев.

Для пожароопасного сезона характерен весенне-летний максимум (апрель – июнь), во время которого регистрируется до 88.6 % пожаров. Основное количество пожаров (53.5 %) и наибольшая их площадь (45.4 %) приходится на май, однако на территории района пожары возникают в течение всего пожароопасного сезона. В связи с этим мы проводили районирование для весеннего и летнего пожароопасных периодов, а также в целом для всего пожароопасного сезона.

Лесные пожары возникают на территориях всех лесничеств лесного района. Несмотря на относительную однородность территории по природным условиям и характеру растительности, горимость лесов по лесничествам лесного района варьирует в широких пределах. Наибольшее количество возникающих пожаров, привязка которых осуществлялась по наименьшему расстоянию до населенных пунктов и от путей транспорта, происходит на расстоянии до 5 км (табл. 2).

С удалением от населенных пунктов и путей транспорта количество пожаров сокращается. Это согласуется с данными Ю. А. Андреева (1999) о том, что в 5-километровой зоне от населенных пунктов и дорог возникает более 60 % пожаров.

Выявлена связь частоты пожаров, возникших на расстоянии до 1 км от населенного пункта, с плотностью населения ($R = 0.57$). При дальнейшем увеличении расстояния от населенного пункта связь между этими показателями умень-

шается. Это объясняется тем, что сокращается число источников огня, которые могут вызвать пожар (Курбатский, 1964).

Охраняемая от пожаров площадь и плотность населения на территории лесничества приведены в табл. 3.

Наибольшая плотность населения зарегистрирована на территориях Уярского и Рыбинского лесничеств. Показатели пожарной опасности в весенний и летний периоды и в целом за сезон приведены в табл. 4.

Наибольшие коэффициент природной пожарной опасности лесов и число дней с высокими классами пожарной опасности в весенний период зарегистрированы в Дзержинском лесничестве. Наиболее высокий коэффициент антропогенной пожарной опасности получен для территорий Рыбинского и Шарыповского лесничеств в весенний период.

Обработанные статистические данные по показателям пожарной опасности территорий лесничеств были преобразованы в векторные полигональные покрытия, что позволило отобразить

Таблица 3. Охраняемая от пожаров площадь и плотность населения на территории лесничества

Лесничество	Площадь лесничества, млн га	Плотность населения, чел./км ²
Ачинское	0.23	5.7
Боготольское	0.14	3.2
Большеулуйское	0.09	2.8
Большемуртинское	0.56	2.6
Дзержинское	0.33	3.6
Емельяновское	0.56	7.2
Иланское	0.26	6.3
Канское	0.23	5.9
Козульское	0.42	3.0
Красноярское	0.19	7.2
Назаровское	0.06	5.2
Рыбинское	0.05	8.6
Сухобузимское	0.22	3.5
Шарыповское	0.07	3.2
Ужурское	0.19	7.6
Уярское	0.19	10.0

Таблица 4. Показатели пожарной опасности территорий лесничеств
(среднее за 2000–2023 гг.)

Лесничество	Коэффициент природной пожарной опасности	Сумма дней с III–V классом КПО	Среднее количество антропогенных пожаров, шт.	Коэффициент антропогенной пожарной опасности
<i>Весенний пожароопасный период</i>				
Ачинское	0.50	13	2.6	0.73
Боготольское	0.50	13	5.8	3.60
Большеулуйское	0.50	13	1.0	1.00
Большемуртинское	0.50	13	23.7	4.00
Дзержинское	0.70	20	18.4	2.70
Емельяновское	0.70	11	21.8	1.90
Иланское	0.70	18	12.2	1.50
Канское	0.70	18	8.9	1.30
Козульское	0.30	13	0.6	0.20
Красноярское	0.70	11	6.0	1.50
Назаровское	0.50	11	2.0	0.44
Рыбинское	0.50	18	15.2	11.70
Сухобузимское	0.70	11	9.9	3.10
Шарыповское	0.50	11	12.8	18.20
Ужурское	1.00	11	7.7	1.40
Уярское	0.50	18	13.7	2.50
<i>Летний пожароопасный период</i>				
Ачинское	0.30	31	0.2	0.04
Боготольское	0.10	31	0.7	0.90
Большеулуйское	0.10	31	0.1	0.20
Большемуртинское	0.10	31	3.8	1.30
Дзержинское	0.50	38	7.3	0.60
Емельяновское	0.10	22	3.2	0.96
Иланское	0.30	33	3.9	0.60
Канское	0.50	33	3.8	0.40
Козульское	0.10	31	0.0	0.00
Красноярское	0.10	22	2.2	1.90
Назаровское	0.30	22	0.1	0.10
Рыбинское	0.50	25	1.9	1.05
Сухобузимское	0.50	22	1.6	0.35
Шарыповское	0.30	22	0.4	0.48
Ужурское	0.70	22	0.6	0.07
Уярское	0.50	25	1.9	0.25
<i>Пожароопасный сезон</i>				
Ачинское	0.45	44	2.8	0.25
Боготольское	0.60	44	6.5	0.98
Большеулуйское	0.45	44	1.1	0.37
Большемуртинское	0.70	44	27.5	0.98
Дзержинское	0.70	58	25.7	1.0
Емельяновское	0.60	33	25.0	1.1
Иланское	0.60	51	16.1	0.81
Канское	0.70	51	12.7	0.64
Козульское	0.45	44	0.6	0.04
Красноярское	0.60	33	8.2	0.81
Назаровское	0.60	33	2.1	0.8
Рыбинское	0.50	43	17.1	5.3
Сухобузимское	0.60	33	11.5	1.4
Шарыповское	0.90	33	13.2	3.5
Ужурское	0.60	33	8.3	0.08
Уярское	0.50	43	15.6	1.2

Таблица 5. Классы антропогенной пожарной опасности лесов Среднесибирского подтаежно-лесостепного района

Класс антропогенной пожарной опасности	Степень антропогенной пожарной опасности	Коэффициент антропогенной пожарной опасности		
		весенний период	летний период	пожароопасный сезон
1	Очень низкая	0.20–1.00	0.00–0.10	0.04–0.25
2	Низкая	1.01–1.90	0.11–0.40	0.26–0.64
3	Умеренная	1.91–3.10	0.41–0.60	0.65–1.00
4	Повышенная	3.11–4.00	0.61–1.30	1.01–1.40
5	Высокая	4.01–18.20	1.31–1.90	1.41–5.30

Таблица 6. Распределение лесничеств по степени антропогенной пожарной опасности в лесном районе

Лесничество	Степень антропогенной пожарной опасности		
	весенний период	летний период	пожароопасный сезон
Ачинское	Очень низкая	Очень низкая	Очень низкая
Боготольское	Повышенная	Повышенная	Умеренная
Большеулуйское	Низкая	Низкая	Низкая
Большемуртинское	Повышенная	Повышенная	Умеренная
Дзержинское	Умеренная	Умеренная	»
Емельяновское	Низкая	Повышенная	Повышенная
Иланское	»	Умеренная	Умеренная
Канское	»	Низкая	Низкая
Козульское	Очень низкая	Очень низкая	Очень низкая
Красноярское	Низкая	Высокая	Умеренная
Назаровское	Очень низкая	Очень низкая	»
Рыбинское	Высокая	Повышенная	Высокая
Сухобузимское	Умеренная	Низкая	Повышенная
Шарыповское	Высокая	Умеренная	Высокая
Ужурское	Низкая	Очень низкая	Очень низкая
Уярское	»	Высокая	Повышенная

результат в виде карты-схемы. Выделенные классы антропогенной пожарной опасности для лесов Среднесибирского подтаежно-лесостепного района приведены в табл. 5.

Распределение территорий лесничеств лесного района по степени антропогенной пожарной опасности приведено в табл. 6.

К территории с высокой и повышенной степенью антропогенной пожарной опасности относятся в весенний период 4 лесничества (Рыбинское, Шарыповское, Боготольское, Большемуртинское), в летний период – 5 лесничеств (Рыбинское, Красноярское, Уярское, Боготольское, Большемуртинское) и в течение пожароопасного сезона – также 5 лесничеств (Рыбинское, Шарыповское, Емельяновское, Сухобузимское, Уярское). На территории этих лесничеств широко представлены травяные типы

леса, которые имеют наивысший уровень пожароопасного состояния весной и в начале лета, до появления обильной травяной растительности, и осенью – после ее отмирания.

Анализ показал, что 18.7 % лесничеств имеют высокую и повышенную антропогенную пожарную опасность лесов в течение весенне-летнего пожароопасного периода, а 37.5 % лесничеств имеют очень низкую и низкую пожарную опасность в течение всего пожароопасного сезона.

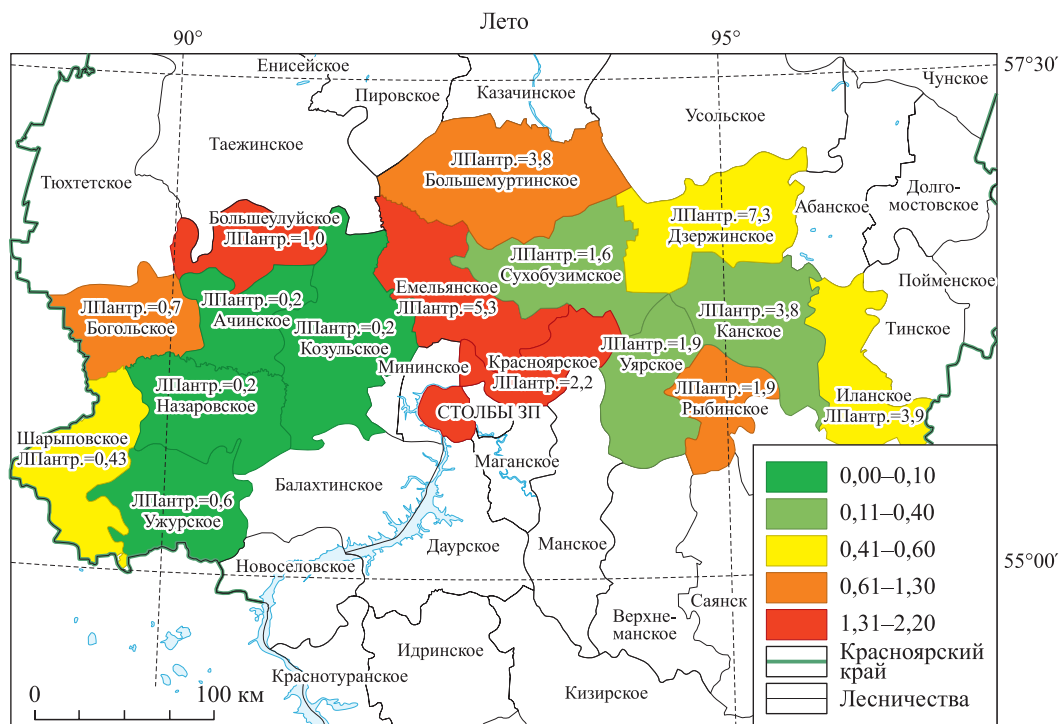
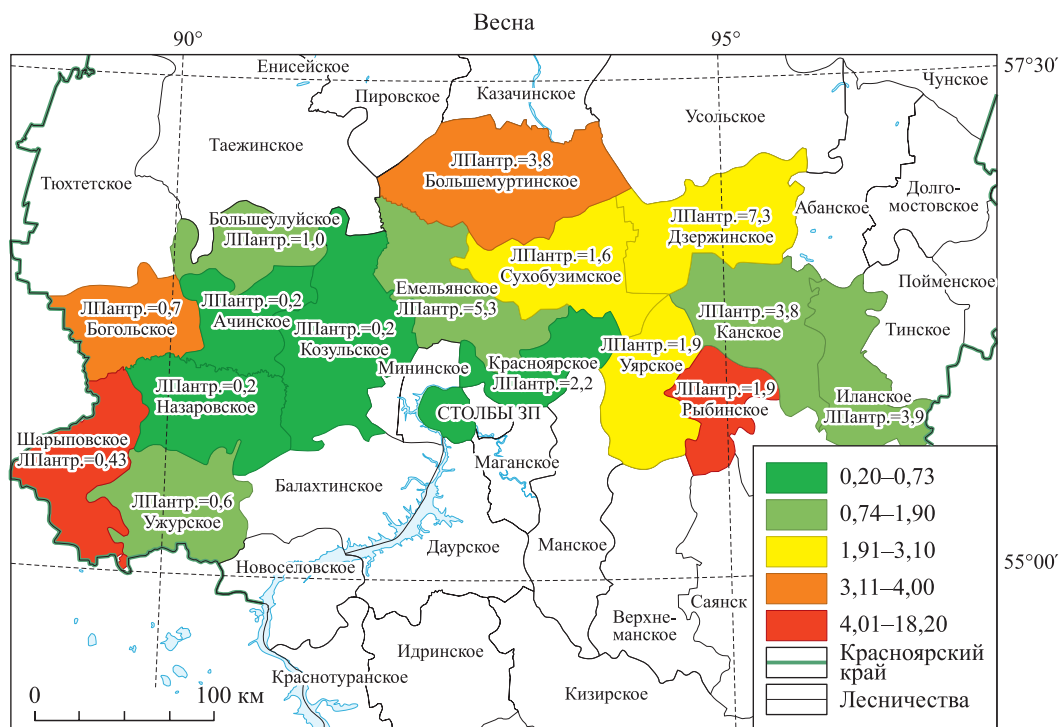
В западной части лесного района можно выделить группу лесничеств, которые в течение всего пожароопасного сезона сохраняют относительно постоянную антропогенную пожарную опасность от очень низкой до низкой. К ним относятся Ачинское, Большеулуйское, Козульское Назаровское и Ужурское лесничества.

В северной части лесного района в Большемуртинском и Дзержинском лесничествах антропогенная пожарная опасность относительно стабильна в течение всего пожароопасного сезона.

В центральной части лесного района в Емельяновском, Красноярском и Сухобузимском лесничествах антропогенная пожарная опас-

ность по пожароопасным периодам сильно изменяется. В весенний период насаждения этих лесничеств имеют низкую антропогенную пожарную опасность, а в летний период она повышается до высокой за счет увеличения частоты посещения лесных территорий и, соответственно, количества источников огня.

Н а ч а л о р и с. 2



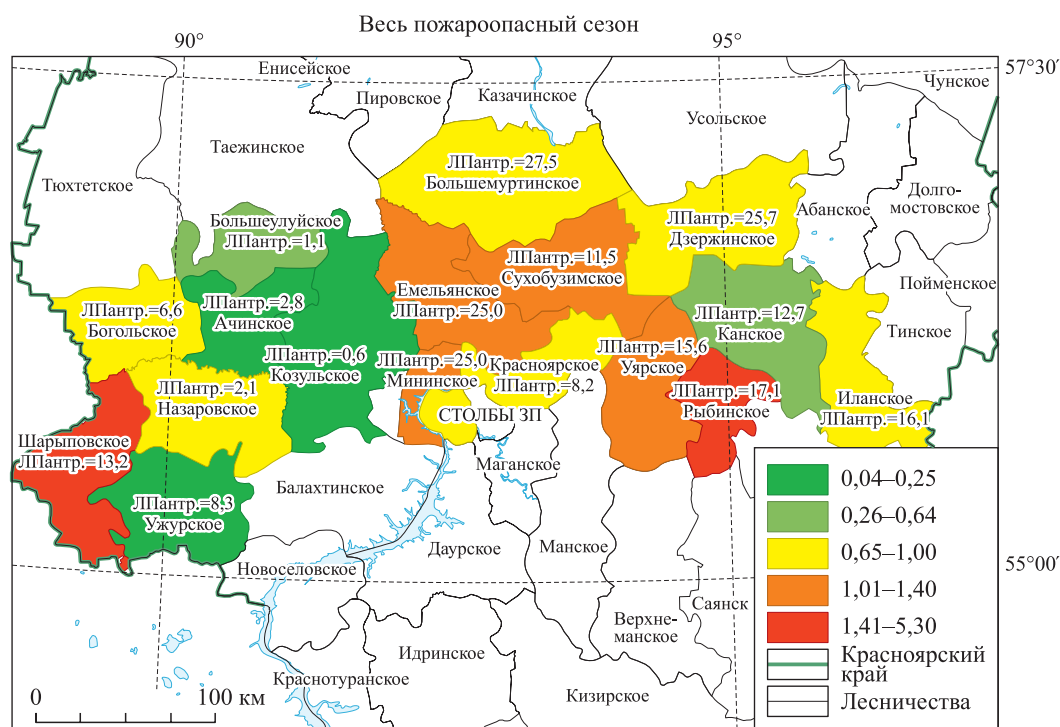


Рис. 2. Классификация территории Среднесибирского подтаежно-лесостепного района по степени антропогенной пожарной опасности для весеннего и летнего пожароопасных периодов и для всего пожароопасного сезона.

В восточной части лесного района стабильно высокая антропогенная пожарная опасность наблюдается в Рыбинском лесничестве. В Канском и Иланском лесничествах в течение пожароопасного сезона антропогенная пожарная опасность изменяется незначительно (от низкой до умеренной).

На основе выделенных классов антропогенной пожарной опасности территорий лесничеств, мы получили карты-схемы районирования Среднесибирского подтаежно-лесостепного района по степени антропогенной пожарной опасности для весеннего и летнего пожароопасных периодов и для всего пожароопасного сезона в целом (рис. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенных исследований выявлено, что горимость лесов в пределах Среднесибирского подтаежно-лесостепного района широко варьирует по годам и по отдельным лесничествам в зависимости от характера пожароопасного сезона. Неоднородность территории и, как следствие, горимости лесов в пределах лесного района объясняется тем, что границы лесничеств обычно согласуются с границами административных районов и приурочены к водоразделам, а также из-за боль-

шой разницы их площадей и освоенности лесной территории.

Для эффективной организации противопожарной профилактики лесных пожаров и борьбы с ними необходима классификация лесного района по степени антропогенной пожарной опасности. В результате районирования территории Среднесибирского подтаежно-лесостепного района выявлена высокая и повышенная антропогенная пожарная опасность в Шарыповском, Боготольском, Большемуртинском, Емеляновском, Красноярском и Рыбинском лесничествах. В целом до 18,7 % территории лесничеств района исследований имеют высокую и повышенную антропогенную пожарную опасность лесов в течение весенне-летнего пожароопасного периода, а в 37,5 % лесничеств в течение всего пожароопасного сезона она очень низкая и низкая.

На территориях с повышенным уровнем антропогенной пожарной опасности для снижения горимости лесов целесообразно усиление превентивных противопожарных мероприятий и проведение противопожарной пропаганды всеми известными средствами информации.

Исследования выполнены по государственному заданию ИЛ СО РАН № FWES -2024-0007

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Ю. А. Население и лесные пожары в Нижнем Приангарье. Красноярск, 1999. 94 с.
- Вакуров А. Д. Лесные пожары на Севере. М.: Наука, 1975. 100 с.
- Иванов В. А., Бакшеева Е. О., Зверева Д. В., Иванова Г. А. Антропогенная пожарная опасность лесов Среднесибирского подтаежно-лесостепного района // Хвойные бореал. зоны. 2023а. Т. 41. № 6. С. 390–398.
- Иванов В. А., Пономарев Е. И., Иванова Г. А., Мальканова А. В. Грозы и лесные пожары в современных климатических условиях Средней Сибири // Гидрол. климатол. 2023б. № 7. С. 102–113.
- Иванова Г. А., Иванов В. А., Мусохранова А. В., Онучин А. А. Динамика и причины лесных пожаров на территории лесных районов Средней Сибири // Сиб. лесн. журн. 2023. № 6. С. 5–12.
- ИСДМ-Рослесхоз – открытые данные, 2024. https://public.aviales.ru/main_pages/public.shtml
- Курбатский Н. П. Проблема лесных пожаров // Возникновение лесных пожаров. М.: Наука, 1964. С. 5–60.
- Курбатский Н. П., Цветков П. А. Охрана лесов от пожаров в районах интенсивного освоения (на примере КАТЭКа). Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1986. 149 с.
- Львов Н. П., Орлов А. И. Профилактика лесных пожаров. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 116 с.
- Мелехов И. С. Природа леса и лесные пожары. Архангельск: ОГИЗ, 1947. 60 с.
- Мокеев Г. А. К вопросу планирования противопожарных мероприятий в лесах СССР // Вестн. с.-х. науки. 1958. № 5. С. 28–33.
- Телицын Г. П. Пожарная опасность в лесах восточной части зоны БАМ и мероприятия по совершенствованию охраны их от пожаров // Лесн. хоз-во вост. части зоны БАМ. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1981. С. 21–25.
- Телицын Г. П. Лесные пожары, их предупреждение и тушение в Хабаровском крае. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1988. 95 с.
- Телицын Г. П. Определение пожарной опасности на лесной территории. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1989. 23 с.
- Телицын Г. П., Костырина Т. В. Опыт комплексной оценки пожарной опасности территории по погодным и лесорастительным условиям // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1976. С. 90–97.
- Goldammer J. G. International seminar of forest fire prevention and control in Warsaw // Fire Manag. Not. 1982. V. 43. № 3. P. 18–21.
- Ivanov V. A., Ponomarev E. I., Ivanova G. A., Mal'kanova A. V. Lightning and forest fires under modern climatic conditions of Central Siberia // Rus. Meteorol. Hydrol. 2023. V. 48. N. 7. P. 630–638 (Original Rus. Text © V. A. Ivanov, E. I. Ponomarev, G. A. Ivanova, A. V. Mal'kanova, 2023, publ. in Meteorologiya i Gidrologiya. 2023. N. 7. P. 102–113).
- QGIS, 2024. Quantum Geographic Information System. Ver. 3.32. <https://www.qgis.org/>

ZONING FOREST TERRITORY OF THE CENTRAL SIBERIAN SUBTAIGA-FOREST-STEPPE REGION ACCORDING TO THE DEGREE OF ANTHROPOGENIC FIRE HAZARD

V. A. Ivanov^{1,2}, E. I. Ponomarev¹, E. O. Baksheeva², D. V. Shebeko², G. A. Ivanova¹

¹ 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

² Reshetnev Siberian State University of Science and Technology
Prospekt imeni gazety «Krasnoyarskiy rabochiy», 31, Krasnoyarsk, 660037 Russian Federation

E-mail: ivanovv53@yandex.ru, evg@ksc.krasn.ru, morozovaelenabaksheeva@mail.ru, 2288401@bk.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru

Hundreds of forest fires are registered annually in Krasnoyarsk Krai. From the analysis of statistical data it follows that the main cause of fires are the population, their activities and life support. The greatest anthropogenic fire hazard is observed in the Central Siberian subtaiga-forest-steppe region. In order to assess the anthropogenic fire hazard of the forests of this forest region, studies were conducted that allowed us to identify the causes of forest fires and the main areas of their occurrence in this territory. Zoning of the forest territory of the Central Siberian subtaiga-forest-steppe region by the degree of anthropogenic fire hazard was developed, taking into account the risks of anthropogenic fire hazard in forestry's. Regionalization of the forest territory by the degree of anthropogenic fire hazard will be useful in planning a set of preventive fire prevention measures and will help reduce the possibility of forest fires.

Keywords: forest fires, anthropogenic fire danger, zoning of forest territories, forest combustible materials.

How to cite: Ivanov V. A., Ponomarev E. I., Baksheeva E. O., Shebeko D. V., Ivanova G. A. Zoning forest territory of the Central Siberian subtaiga-forest-steppe region according to the degree of anthropogenic fire hazard // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 47–56 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*161:58.04:58.084:57.055

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ДЕТЕКТИВ: ПОЧЕМУ ПОГИБЛИ ДЕРЕВЬЯ В КРАСНОТУРАНСКОМ БОРУ?

В. Г. Суховольский¹, А. В. Ковалев², П. А. Красноперова³, В. В. Солдатов⁴

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
660036, Красноярск, Академгородок, 50

³ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

⁴ Центр защиты леса Красноярского края
660036, Красноярск, Академгородок, 50а

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, sunhi.prime@gmail.com, for_polli@mail.ru,
vladimir.soldatow24@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.01.2025 г.

Принята к публикации 11.03.2025 г.

Рассмотрены возможные причины повреждения сосновых насаждений в Краснотуранском сосновом бору в 2022 г. Для анализа использованы данные дистанционного зондирования и показатели, характеризующие текущее состояние деревьев. Рассмотрены значения NDVI разных участков леса и по этим показателям оценены момент и интенсивность повреждения деревьев. Изучено пространственное распределение деревьев по уровню повреждений вдоль выделенной трансекты, показано, что он линейно падает с увеличением расстояния до опушки леса. Сделано предположение, что причиной повреждений мог послужить химический ожог деревьев, полученный при воздействии гербицидов при обработке сельскохозяйственных угодий вблизи границы леса в целях уничтожения сорняков. Изучены закономерности изменения текущего состояния деревьев после воздействий перед повреждением и до начала воздействия на кроны. Для оценки текущего и ретроспективного состояний деревьев предложен комплекс показателей, включающий характеристики спектров первых разностей ширины годичных колец в зоне повреждения за 2–20 лет до даты повреждения, диэлектрические показатели тканей столов деревьев, функции отклика дистанционных характеристик насаждений. Установлено, что при одинаковом визуальном состоянии деревьев до и после повреждения, их реакция на воздействие значительно различается, и часть деревьев категории состояния 1 по визуальным признакам следует классифицировать как деревья с определенным уровнем ослабления в результате воздействия. Использование совокупности методов позволило оценить реакцию деревьев на воздействие в зависимости от их начального состояния.

Ключевые слова: лесные насаждения, состояние, оценка, шкалы, воздействие, реакция деревьев.

DOI: 10.15372/SJFS20250204

ВВЕДЕНИЕ

Краснотуранский ленточный сосновый бор – уникальный экологический объект, занимает массивы бугристо-грядовых песков в правобережной части Абакано-Минусинской котловины. Сосновый бор сформировался на переот-

ложенных супесчаных и песчаных отложениях нижнечетвертичного возраста, вскрытых водотоками древних долин Енисея, Тубы и Сыды (Коляго, 1954). К отличительным чертам климата Краснотуранского соснового бора относятся резкая континентальность, недостаточность и неустойчивость атмосферных осадков, сильные

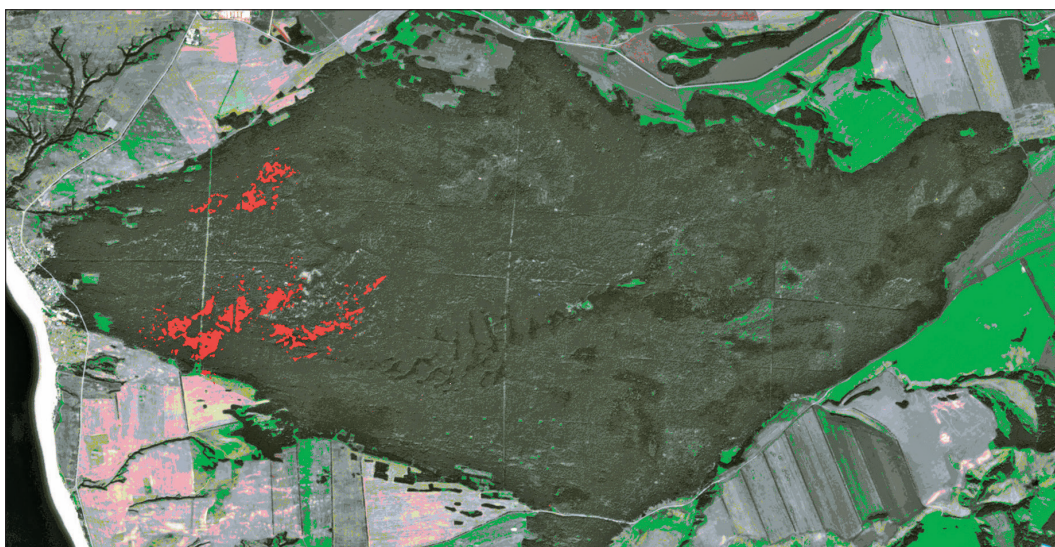


Рис. 1. Вид Краснотуранского бора со спутника Sentinel-2 в июле 2022 г. (красным цветом отмечены участки с повреждением хвои).

ветры, низкая относительная влажность воздуха, часто падающая ниже 30 %. Вегетационный период в ленточном бору составляет примерно 160–165 дней. Абсолютный температурный максимум 41.6 °С. Температура открытой поверхности почвы в летнее время может достигать 60–65 °С. Во время суховея, которые отмечаются довольно часто, относительная влажность воздуха снижается с 50–60 до 10 %. Такие условия способствовали развитию чистых сосновых насаждений на дюнном песчаном рельефе.

Краснотуранский сосновый бор относится к рекреационным объектам, интенсивная хозяйственная деятельность в нем не ведется и уровень рекреационного воздействия на лес достаточно низок. Сильные повреждения леса наблюдались только в 1975–1978 гг., когда он подвергся нападению сосновой пяденицы (*Bupalus piniarius* Linnaeus), что привело к повреждениям и гибели насаждений на территории бора (Пальникова и др., 2002). С этого времени, по данным Центра защиты леса Красноярского края, сильных повреждений на территории Краснотуранского бора не наблюдалось, однако в июле 2022 г. на значительной части бора было зарегистрировано пожелтение и опад хвои крон деревьев (рис. 1).

К сожалению, исследования причин воздействия непосредственно сразу после этого воздействия провести не удалось. Такие оценки проведены по «холодным» следам только в июле 2024 г. В ходе анализа обследован Краснотуранский бор как в зоне повреждений, так и в неповрежденной. Установлено отсутствие по-

жаров на территории бора за последние годы и массовых воздействий филофагов, ксилофагов, а также грибных заболеваний деревьев в зоне повреждений хвои. Настоящая работа посвящена анализу процесса развития патологических явлений и выявлению возможных причин наблюдавшихся повреждений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Краснотуранский ленточный сосновый бор расположен на правом берегу Красноярского водохранилища (географические координаты 54.3° с. ш., 91.6° в. д.), примерно на половине пути между Красноярском и Минусинском. Основная лесообразующая порода – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), которая составляет 90 % всех насаждений. Лиственные породы представлены березой повислой (*Betula pendula* Roth) и осинкой обыкновенной (*Populus tremula* L.), соответственно 8 и 1.3 % от лесопокрытой площади. В сосняках (по данным материалов лесоустройства 1965 г.) преобладали древостои возрастом 80–100 лет. Более 80 % сосняков представлены деревьями II–III классов бонитета, свыше 40 % – высокополнотными (0.8 и выше) древостоями и менее 10 % – низкополнотными (0.3–0.4) (Пальникова и др., 2002). После проведения лесоустройства активной хозяйственной деятельности в бору не проводилось, однако существенных изменений состава растительности в нем не произошло.

Таблица 1. Шкала категорий состояния хвойных деревьев (Правила..., 2017)

№ п/п	Категория	Состояние
1	Здоровые (без признаков ослабления)	Крона густая (для данной породы, возраста и условий местопроизрастания); хвоя (листва) зеленая; прирост текущего года нормального размера
2	Ослабленные	Крона разреженная; хвоя светло-зеленая; прирост уменьшен, но не более чем наполовину; отдельные ветви засохли
3	Сильно ослабленные	Крона ажурная; хвоя светло-зеленая, матовая; прирост слабый, менее половины обычного; усыхание ветвей до 2/3 кроны; плодовые тела трутовых грибов или характерные для них дупла
4	Усыхающие	Крона сильно ажурная; хвоя серая, желтоватая или желто-зеленая; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей
5	Свежий сухостой	Хвоя серая, желтая или красно-бурая; кора частично опала
6	Старый сухостой	Живая хвоя (листва) отсутствует; кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью; стволовые вредители вылетели; в стволе мицелий дереворазрушающих грибов, снаружи плодовые тела трутовиков

Для анализа использовался комплекс показателей состояния деревьев, включавший:

1 – оценку текущего состояния деревьев по визуальным признакам;

2 – оценку ширины годичных рядов радиального прироста за последние 20 лет;

3 – расчеты дистанционных показателей NDVI и LST в системе MODIS в 2020–2024 гг.;

4 – расчеты функции отклика NDVI на изменение температуры поверхностного слоя LST;

5 – съемки территории с помощью беспилотного летательного аппарата (БПЛА);

6 – оценку текущего состояния деревьев разных категорий состояния, измеренное с помощью методов диэлектрической Фурье-спектроскопии.

Ниже приведены детальные описания методик измерения с помощью всех использованных показателей.

Оценка состояния по визуальным показателям деревьев представлена в табл. 1.

Регуляторные показатели радиального прироста деревьев. В первом приближении процессы высокочастотной регуляции роста годичных колец можно характеризовать двумя показателями – характерным временем обратной связи и амплитудой колебаний показателей первых разностей ширин колец относительно некоторого стационарного значения, равного нулю.

В физических системах для описания реакции системы на внешнее воздействие используется так называемая флуктуационно-диссипативная теорема (ФДТ), согласно которой спектр характеристик системы до воздействия связан с диссипационными изменениями в ней после воздействия (Тимашев, 2007; Коган, 2009).

Соотношения, характеризующие ФДТ, можно представить в упрощенном виде в выражении

$$S(f) = KA''(f), \quad (1)$$

где $S(f)$ – спектральная мощность спектра характеристики системы до воздействия; $A''(f)$ – мнимая часть отклика системы на воздействие на частоте f , характеризующая восприимчивость системы; K – некоторая константа, специфичная для системы.

Если использовать этот подход для описания состояния дерева, можно предполагать существование связи характеристик спектра первых разностей ширин годичных колец (ШГК) дерева в течение некоторого периода времени до начала воздействия на лес с интенсивностью повреждения дерева после начала воздействия (Soukhovolsky et al., 2023).

Для снятия временного тренда был выполнен переход от рядов ширин годичных колец к рядам первых разностей ширин годичных колец. Такая процедура выполнялась для всех деревьев в целях фильтрации возрастного тренда прироста ШГК и при дальнейшем анализе рассматривались ряды первых разностей. Так как среднее значение ряда первых разностей равно нулю, то для оценки вариаций в этих рядах использовалось стандартное отклонение s для каждого ряда. Спектр каждого временного ряда вычислялся с использованием программы, написанной в среде Borland Delphi 7 с использованием стандартных алгоритмов быстрого преобразования Фурье. В качестве характеристики спектра рассматривалась частота $f_{\max}$ максимального значения спектральной плотности.

Диэлектрические характеристики тканей стволов деревьев. Диэлектрические параметры

тканей (сопротивление и емкость в широком диапазоне частот) позволяют характеризовать емкость мембран клеток и проводимость тканей (Schanne et al., 1978; Гусев, 2009; Суховольский и др., 2021).

При патологических процессах в тканях растений характеристики емкостной и омической составляющих импеданса изменяются, в частности, уменьшается емкость клеточных мембран, изменяется проводимость тканей (Грязькин и др., 2012). В связи с этим рассмотрена возможность использования этих показателей для оценки в полевых условиях состояния тканей древесных растений.

Полную характеристику диэлектрических свойств биологической ткани можно получать, проводя измерения действительной и мнимой составляющих импеданса в широком диапазоне частот (в области от 1.0 кгц до 0.5 мгц). Для быстрого измерения полных диэлектрических свойств биологических тканей в широком диапазоне частот и автоматической обработки полученных данных нами использован метод диэлектрической Фурье-спектроскопии (Feldman et al., 2003; Ковалев и др., 2016), который состоит в том, что на измеряемый объект (растительную ткань) подается достаточно «богатый» сигнал воздействия (например, сигнал, состоящий из большого числа синусоид) и регистрируется функция отклика объекта $A(t)$ в плоскости «амплитуда отклика – время», далее, проводя Фурье-преобразование функции $A(t)$, можно получить спектральную функцию $A(f)$. В качестве подходящего сигнала, возбуждающего систему, нами использовалась импульсная функция $X(t)$.

В качестве показателя диэлектрических характеристики прикамбиального комплекса тканей ствола дерева использовались импеданс-годографы. Импеданс-годографы представляют собой кривые, характеризующие связь величин омической и емкостной проводимости на различных частотах. Кривая импеданс-годографа представляет собой полуокружность (диаграмму Дебая), построенную в плоскости вещественной $Re Z$ и мнимой $Im Z$ компоненты импеданса (рис. 2).

Кривую импеданс-годографа можно описать, используя параметры r и x_0 .

Использование методов Фурье-спектроскопии дает, во-первых, значительный выигрыш во времени, требуемом для измерения, так как фактически одновременно проводятся измерения на всех частотах, и во-вторых, позволяет добиться полной автоматизации измерений, так как значе-

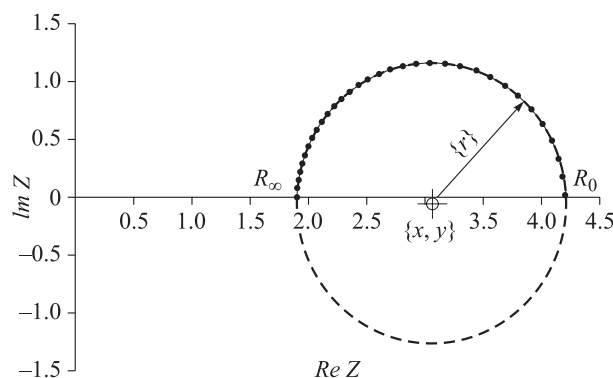


Рис. 2. Кривая импеданс-годографа древесных тканей.

ния функции отклика системы $A(t)$ могут задаваться специальной программой, загруженной в управляющий компьютер, с помощью которого будут проводиться Фурье-преобразования и вычисляться параметры импеданс-годографов.

Для массовых экспрессных оценок состояния отдельных деревьев с автоматической обработкой результатов измерений и сохранением данных на компьютере нами разработан полевой прибор – диэлектрический спектрометр (Суховольский и др., 2021). Процесс измерения (включая подсоединение прибора к объекту – древесной ткани ствола дерева, подачу и обработку сигнала отклика и сохранение данных) длится менее 5 с.

Анализ состояния древостоя строился по реакции фотосинтезирующего аппарата на изменения состояния окружающей среды. Входные и выходные параметры для такой оценки могут быть получены одновременно по данным дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) и синхронизированы по времени и месту наблюдения (Kovalev, Soukhovolsky, 2021). В качестве показателя, характеризующего состояние фотосинтезирующего аппарата насаждений, предложено использовать распространенный разностный вегетационный индекс NDVI в течение сезона (Senf et al., 2017). Основным фактором внешней среды выступает параметр радиационной температуры территории (LST) за аналогичный период. Временные ряды данных показателя получены со спутников Terra/Aqua, действующих в рамках программы NASA EOS (Earth Observing System). Оборудование этих двух спутников в достаточной степени дублируется, что позволяет восстанавливать получаемую информацию, убирая атмосферные помехи для одного из спутников. Исходные данные ДЗЗ со спутников Terra/Aqua доступны для свободного скачивания на сервере NASA. Основным прибором сбора

необходимой информации на спутнике является спектрорадиометр среднего разрешения MODIS (Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer).

Исходные спектральные каналы sur_refl_b01 (красный) и sur_refl_b02 (ближний инфракрасный) для расчета вегетационного индекса NDVI, содержащиеся в продуктах MOD09Q1 и MYD09Q1, представляющие собой 8-дневный композит (очищенные и селектированные данные за 8 дней), использовались для расчетов NDVI при пространственном разрешении – 250×250 м. Показатель NDVI вычисляется по стандартной формуле

$$NDVI = \frac{NIR - Red}{NIR + Red}, \quad (2)$$

где NIR и Red – нормализованные значения интенсивности отражения в ближнем инфракрасном и красном диапазонах спектра для данной точки земной поверхности (каналы sur_refl_b02 и sur_refl_b01 продуктов MOD09Q1 и MYD09Q1).

В качестве показателя, характеризующего состояние насаждений, в данной работе предложено использовать восприимчивость вегетационного индекса растительность (NDVI) в течение сезона к изменению радиационной температуры территории (LST).

Изменение NDVI можно рассматривать как некоторую функцию от изменений погодных условий и для отдельного года изменения значений LST можно рассматривать как входную в систему, а изменения значений NDVI – как выходную. На связи $\Delta NDVI$ и ΔLST можно наложить естественное условие причинности: значение $\Delta NDVI(t)$ в момент t будет зависеть только от значений $\Delta LST(t - \tau)$ в прошлые моменты времени $(t - \tau)$. Тогда связи между этими показателями можно конкретизировать и ввести интегральное уравнение

$$\Delta NDVI(t) = \int_0^t h(\tau) \Delta LST(t - \tau) d\tau, \quad (3)$$

где $h(\tau)$ – ядро уравнения (3) (функция отклика).

Учитывая возможное запаздывание отклика NDVI на изменение LST, была рассмотрена кросс-корреляционная функция Φ_{yx} , связывающая $\Delta NDVI(t)$ и $\Delta LST(t)$ (Wei, 2006):

$$\begin{aligned} \Phi_{yx} &= E[\Delta LST(t - \tau) \cdot \Delta NDVI(\tau)] = \\ &= E\left[\int_0^t h(\tau) x(t - \tau) x(t) d\tau\right], \end{aligned} \quad (4)$$

где E – оператор математического ожидания; y – $\Delta NDVI$; x – ΔLST .

Так как операции математического ожидания E и линейного преобразования F можно переставить, то можно записать

$$\begin{aligned} E\left[\int_0^t h(\tau) x(t - \tau) x(t) d\tau\right] &= \\ = \int_0^t h(\tau) E[x(t) x(t - \tau)] d\tau &= \int_0^t h(\tau) \Phi_{xx} d\tau, \end{aligned} \quad (5)$$

где $h(\tau)$ – функция отклика, Φ_{xx} – автокорреляционная функция ΔLST .

Тогда из (4) и (5) получим:

$$\Phi_{yx} = \int_0^t h(\tau) \Phi_{xx} d\tau. \quad (6)$$

Так как временные ряды $\Delta NDVI$ и ΔLST в течение сезона известны, то по их значениям однозначно рассчитываются кросс- и автокорреляционные функции и в уравнении (6) неизвестна только весовая функция (функция отклика) $h(\tau)$, характеризующая восприимчивость $\Delta NDVI$ к изменению ΔLST .

Для нахождения функции отклика произведем Фурье-преобразование FT левой и правой частей уравнения (6):

$$FT(\Phi_{yx}) = FT\left(\int_0^t h(\tau) \Phi_{xx} d\tau\right) =$$

$$FT(h(\tau) \cdot FT(\Phi_{xx})) = H(f) FT(\Phi_{xx}), \quad (7)$$

где $H(f) = FT(h(\tau))$.

Из (7) можно найти значение спектра $H(f)$ функции отклика:

$$H(f) = \frac{FT(\Phi_{yx})}{FT(\Phi_{xx})}. \quad (8)$$

Полученная спектральная функция $H(f)$ характеризует скорость и интенсивность отклика состояния фотосинтетического аппарата древостоя на воздействие погоды. Типичный вид спектра функции отклика $H(f)$ представлен на рис. 3.

Значение спектральной функции отклика $H(f_0)$ на некоторой частоте f характеризуют интенсивность и скорость $v = 1/f$ отклика NDVI на изменение LST. Составляющие спектра $H(f)$ на низких частотах (вблизи $f = 0$) характеризуют сильно инерционную реакцию $\Delta NDVI$ на изменение LST; составляющие спектра $H(f)$ на высоких частотах (вблизи $f = 0.5$) характеризуют быстрый отклик $\Delta NDVI$ на изменение LST.

Для автоматизированного расчета спектральной функции отклика в течение сезона использовалась оригинальная программа расчета.

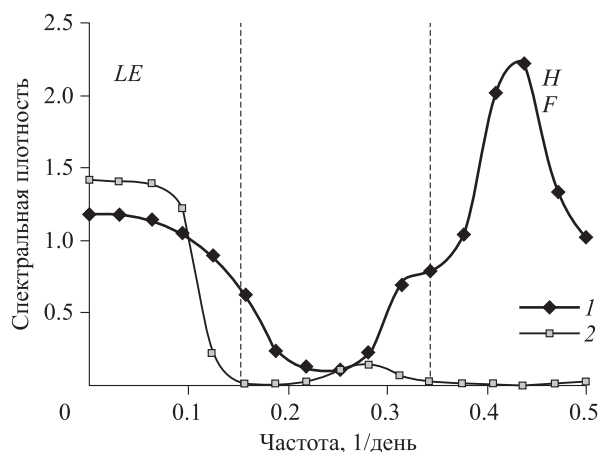


Рис. 3. Типичные виды спектра функции $H(f)$ отклика NDVI на изменение LST для пихтового насаждения в таежных лесах Сибири.

1 – контроль; 2 – год вспышки сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov) в Енисейском районе.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Возможные причины повреждения насаждений. На первом этапе анализа на территории бора выделена трансекта kr21–kr29 с разным уровнем повреждений крон (рис. 4).

Для каждой точки на трансекте (расстояние между точками 360 м) по данным дистанционного зондирования были получены данные о значениях фотосинтетического индекса NDVI. На рис. 5 для сравнения приведены ряды сезонной динамики NDVI для 2017 и 2022 гг.

По данным дистанционных измерений для каждой точки на трансекте было рассчитано среднее сезонное значение NDVI для периода времени с 2017 по 2023 г.

Так как анализировать и сопоставлять длинные временные ряды NDVI достаточно сложно, то была выполнена свертка данных и далее по данным временных рядов NDVI вычислен индекс патологии $q(t)$ для каждой точки на трансекте в год t :

$$q(t) = \frac{I_{\max} - I(t)}{I_{\max}}, \quad (9)$$

где $I_{\max}$ – максимальное среднесезонное значение NDVI за период наблюдений ($I_{\max} = 0.742$), $I(t)$ – среднесезонное значение NDVI в год t .

Как видно из уравнения (9), если $I(t) \rightarrow I_{\max}$, $q(t) \rightarrow 0$. Если $I(t)$ существенно меньше $I_{\max}$, то значение q будет возрастать. Такая трансформация данных позволяет существенно упростить анализ.

На рис. 6 приведены значения $q(t)$ для точек на трансекте в 2020–2023 гг. Как видно, для 2020 и особенно для 2021 г. значения индекса патологии очень близко к нулю, т. е. можно говорить, что NDVI всех точек на трансекте близко к максимальному значению и пространственной неоднородности по q для трансекта не наблюдается. Для 2022 г. наблюдается резкий подъем q , особенно для точек в начале трансекты вблизи границы леса.

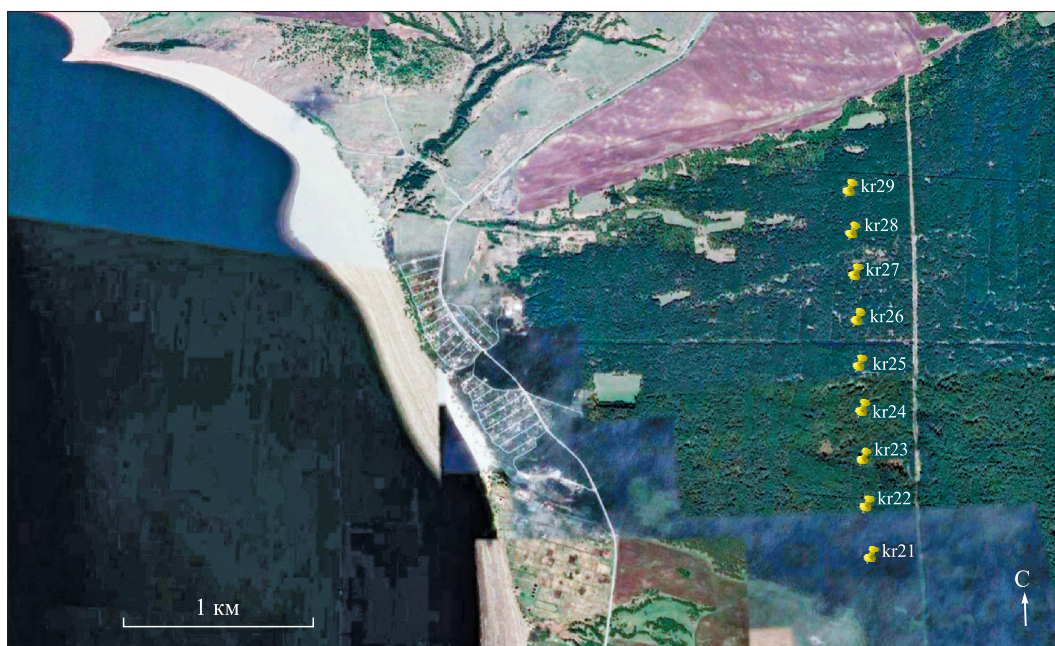


Рис. 4. Расположение трансекты в Краснотуранском сосновом бору.

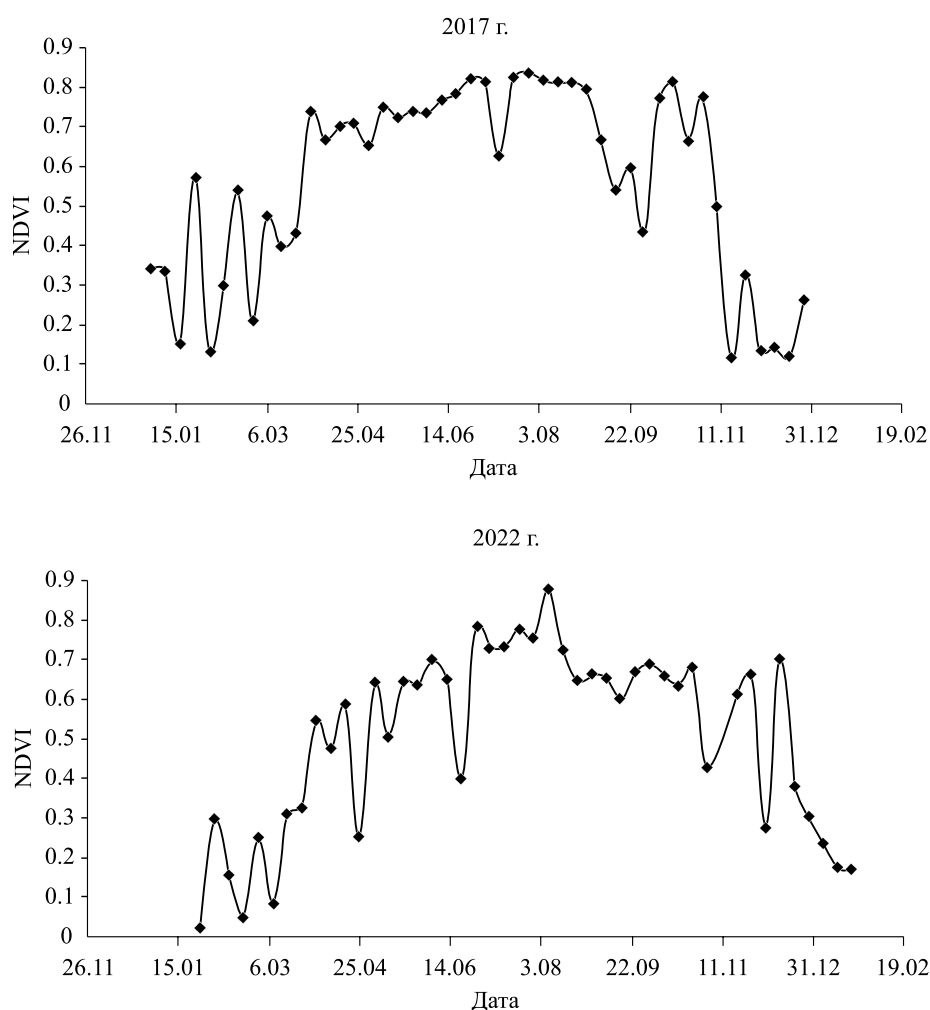


Рис. 5. Сезонная динамика NDVI в 2017 и 2022 гг. в точке kr21 трансекты.

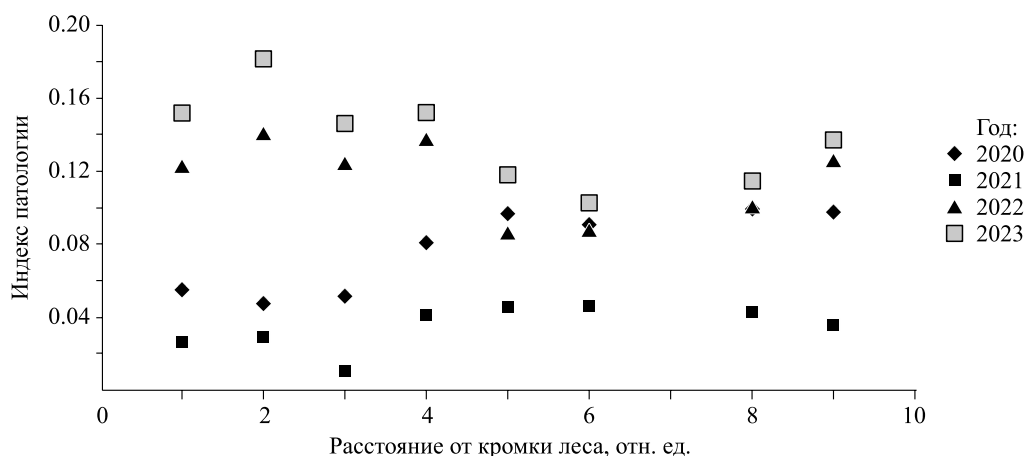


Рис. 6. Значения $q(t)$ для точек на трансекте в 2020–2023 гг.

Значение индекса патологии еще более возрастает в 2023 г. На рис. 7 сопоставляются значения индекса патологии для всех точек на трансекте в 2017 и 2023 гг.

Если сопоставить пространственный тренд q для 2017 и 2023 гг., можно видеть, что в 2017 г. его не наблюдалось. Коэффициент детермина-

ции уравнения $q = A - Bn$ равен $R^2 = 0.005$, и значение параметра $B = 0.0004$, характеризующего изменение q для разных точек на трансекте, значимо не отличалось от нуля, т.е. индекс патологии не изменялся в зависимости от расстояния до границы леса, и для всех точек на трансекте значения индекса патологии не превосходило

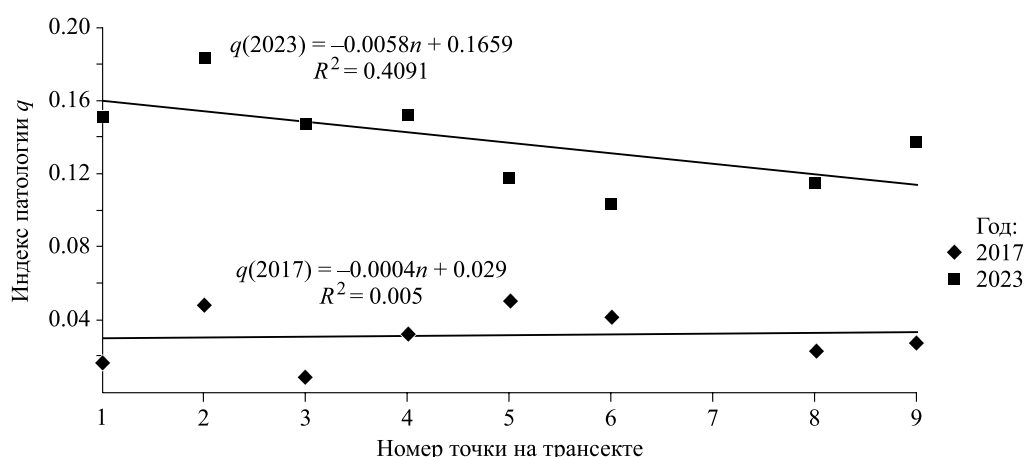


Рис. 7. Индекс патологии для всех точек n на трансекте в 2017 и 2023 гг.

0.05, т. е. значения NDVI были близки к максимальному сезонному. Для 2023 г., напротив, наблюдался значимый тренд индекса патологии вдоль трансекты с отрицательной значимой величиной параметра B , что указывает на то, что повреждения вблизи границы леса (трансекты kr21–kr24) были максимальны.

Обычно такое происходит, если возникает точечный источник воздействия (например, пестициды или ядохимикаты), вредоносный агент диффундирует от источника, постепенно рассеивается, концентрация вредоносного агента падает с увеличением расстояния от источника, доза воздействия с увеличением расстояния до источника уменьшается и эффект воздействия тоже уменьшается.

Таким образом, можно заключить, что в 2022 г. произошло резкое увеличение патологического индекса в насаждении. При этом максимальное значение индекса патологии было характерно для точки kr22 трансекты. Такое обычно происходит при наличии «мертвой» зоны между источником и повреждаемым объектом.

Рост индекса патологии в 2023 г. по сравнению с 2022 г. был вызван тем, что до июля-августа 2022 г. лес не повреждался и значение q для этого года складывалось из малого значения q до начала повреждения и большого значения q после повреждения.

Анализ данных дистанционного зондирования в 2022–2024 гг. показал, что все повреждения насаждений произошли в 2022 г. (рис. 8).

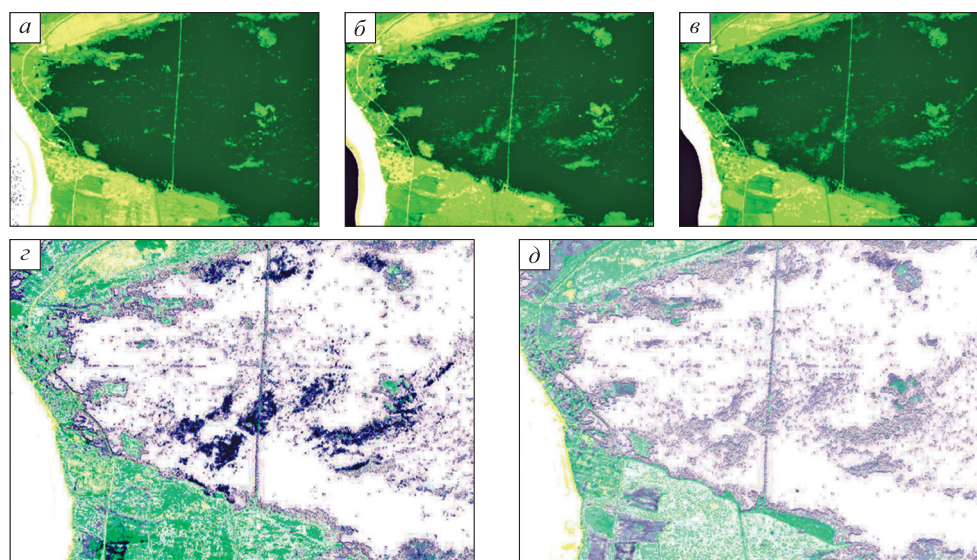


Рис. 8. Западная половина Краснотуранского бора.

$a, б, в$ – весенние снимки 2022 – 2024 гг. со спутника Sentinel-2 (индекс NDVI), показывающие хвойные насаждения; $г$ – разница в проективном покрытии хвойных насаждений между 2022 и 2023 гг.; $д$ – разница в проективном покрытии хвойных насаждений между 2023 и 2024 гг. Темный цвет – различие значений NDVI между данными; на рис. 9, $г$ разность между рис. 9, a и 9, $б$; рис. 9, $д$ – разность между рис. 9, $б$ и 9, $в$.

Таким образом, результаты обследования позволяют заключить, что причиной повреждения хвои деревьев был химический ожог, вызванный воздействием неизвестного вещества, источник которого находился вблизи юго-западной границы бора.

Состояние деревьев в Краснотуранском бору до и после воздействия. Анализ состояния крон деревьев в пикселе kr24 на трансекте в 2024 г. с помощью БПЛА показал, что визуальные состояния деревьев в этом пикселе по виду крон значительно различаются (рис. 9).

Как видно на рис. 9, лишь часть деревьев в пределах изученного пиксела в значительной степени повреждена (серый цвет крон). Повреждение деревьев некоторым агентом на расстоянии L от источника воздействия описывается следующим уравнением:

$$E(t, L) = F(D(t_0, L), Res(t_0 - 1, L)), \quad (10)$$

где $E(t, L)$ – эффект воздействию на дату t , $D(t_0, L)$ – доза воздействия в момент t_0 , $Res(t_0 - 1)$ – начальное состояние и устойчивость дерева, находящегося на расстоянии L от источника воздействия, на дату $(t_0 - 1)$, предшествующую дате воздействия t_0 .

Вид функции $F(D(t_0, L), Res((t_0 - 1), L))$ неизвестен, но в любом случае эффект воздействия должен зависеть как от дозы воздействия, так и от состояния и устойчивости дерева до начала повреждения.

Таким образом, различия уровня повреждений деревьев могут быть вызваны двумя при-

чинами – разницей дозы воздействия на разные деревья или (и) различием состояния деревьев до начала воздействия. Можно предположить, что доза возможного воздействия на деревья в пределах локального участка практически на одном расстоянии от возможного источника воздействия была примерно одной и той же. Тогда различия в уровне повреждения могут быть связаны с различием состояния деревьев до начала воздействия. И для объяснения различий в уровне повреждений деревьев в ходе возможного химического ожога необходимо оценить начальные состояния деревьев до воздействия. Если для оценки состояния деревьев использовать визуальную шкалу, то из данных дистанционного зондирования до начала повреждения можно заключить, что до начала воздействия практически все деревья в Краснотуранском бору можно охарактеризовать как деревья категории 1. Если использовать визуальные характеристики деревьев как параметры в уравнении 10, то для локального участка леса эффект воздействия должен быть одинаковым. Вместе с тем распределение деревьев на локальном участке по текущему визуальном состоянию и по индексу q в 2017 г. не подтверждает это предположение (см. рис. 7). Для оценки текущего (2024 г.) состояния по визуальной шкале на локальном участке леса было выбрано 25 деревьев, из них 8 были классифицированы как деревья 1 и 2 категорий состояния, 7 – как деревья категории 3 и 6 деревьев – как деревья категорий 4 и 5. Однако оценка по визуальным показателям не вполне корректна



Рис. 9. Аэрофотоснимок деревьев в пикселе kr24, сделанный с БПЛА.

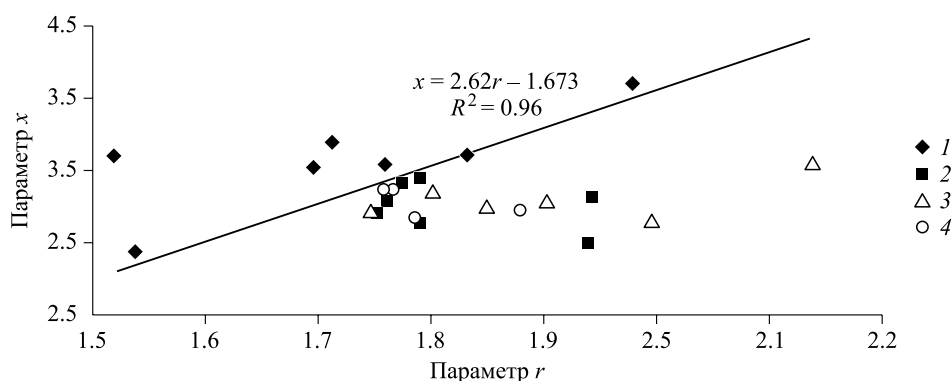


Рис. 10. Значения параметров r и x_0 импеданс-годографов деревьев разных визуальных категорий состояния.

Деревья: 1 – категорий 1 и 2, 2 – категории 3, 3 – категорий 4 и 5, 4 – категории 1 с ухудшенным состоянием.

(не всегда можно полагать, что дерево категории 1 не находится под влиянием воздействий) и для более корректной оценки состояния отдельных деревьев на трансекте был использован метод диэлектрической спектроскопии (Суховольский и др., 2021). Диэлектрические параметры тканей (сопротивление и емкость в широком диапазоне частот) позволяют характеризовать емкость мембран клеток и проводимость тканей. При патологических процессах в тканях растений характеристики емкостной и омической составляющих импеданса изменяются. В частности, уменьшается емкость клеточных мембран, изменяется проводимость тканей. В связи с этим рассмотрена возможность использования этих показателей для оценки в полевых условиях состояния тканей древесных растений.

На рис. 10 приведены значения диэлектрических параметров r и x_0 импеданс-годографов деревьев разных визуальных категорий состояния.

Как видно из рис. 10, деревья из группы 1 категорий 1 и 2 без визуальных признаков патологии достаточно хорошо различаются по своим диэлектрическим характеристикам r и x_0 (см. рис. 2) от деревьев групп 2 и 3 категории 3–5 с патологическими визуальными признаками. Линейная дискриминантная функция $x_0 = 2.62r - 1.673$ делит плоскость $\{r, x_0\}$ на два класса деревьев по диэлектрическим свойствам тканей ствола. Деревья с характеристиками выше дискриминантной прямой можно классифицировать как полностью здоровые, деревья с характеристиками ниже дискриминантной прямой следует классифицировать как деревья с патологическими изменениями состояния. При этом следует отметить, что часть деревьев категории состояния 1, принадлежащих к группе 4, по своим диэлектрическим показателям близки к деревьям категорий 3–5 с патологическими

признаками. Это может указывать на то, что в таких деревьях происходят латентные патологические процессы, не отражающиеся пока на визуальных признаках деревьев. Они могут привести к ухудшению состояния деревьев и снижению их состояния настолько, что появится возможность нападения на эти деревья насекомых-ксилофагов. В связи с этим можно рекомендовать вести постоянное наблюдение за деревьями визуальной категории 1.

Следует отметить, что использование визуальной и диэлектрической шкал состояния дает оценку текущего состояния дерева, но не его состояния до начала повреждения.

Для ретроспективной оценки состояния этих деревьев до начала повреждения можно использовать два показателя: ШГК деревьев и данные дистанционного зондирования территории до начала повреждения.

Для оценки ШГК деревьев разных категорий состояния в 2024 г. были взяты керны и оценены средние значения ШГК в 2011–2015 и в 2016–2020 гг. (рис. 11).

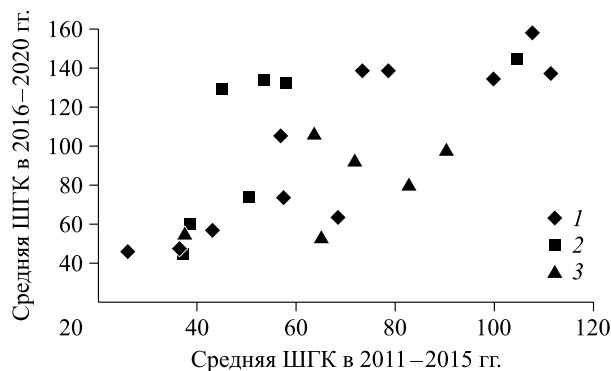


Рис. 11. Средние значения ШГК в 2011–2015 гг. и в 2016–2020 гг.

Деревья в 2024 г.: 1 – категорий 1 и 2, 2 – категории 3, 3 – категорий 4 и 5.

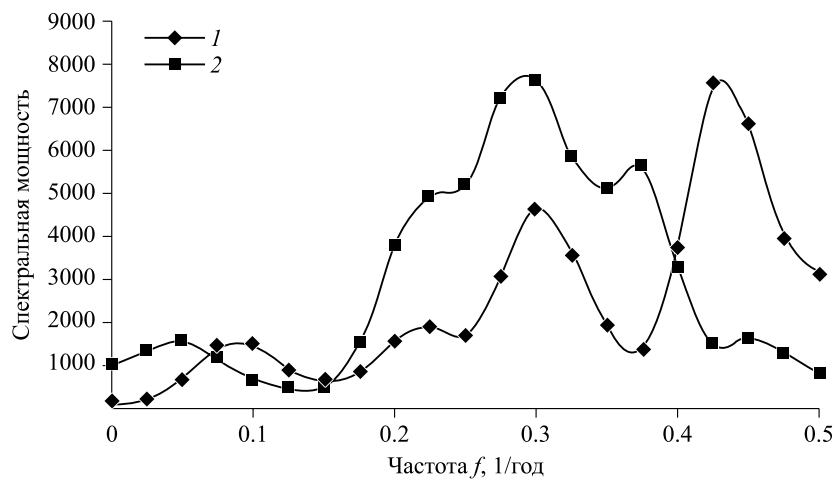


Рис. 12. Спектры рядов первых разностей для дерева № 20 категории 1 (1) и дерева № 5 категории 3 (2).

Как видно из рис. 11, значимых различий в характеристиках ШГК деревьев различных категорий состояния в 2024 г. не наблюдается и возможна ситуация, когда патологический процесс уже идет, но значения ШГК еще близко к норме.

Ранее для оценки регуляторных свойств деревьев различных категории состояния до начала повреждений был предложен подход, заключающийся в оценке стандартного отклонения и частоты моды спектра рядов первых разностей радиального прироста. Для рассмотренных деревьев были вычислены показатели стандартного отклонения S рядов первых разностей радиального прироста и частоты $f_{\max}$ моды спектра ряда первых разностей. На рис. 12 в качестве примера приведены спектры рядов первых разностей для типичных деревьев категории 1 и 3.

Как видно из рис. 12, для дерева № 20 категории 1 частота $f_{\max}$ моды спектра равна 0,425, тогда как для дерева № 5 — 0,30. Для всех рассмотренных деревьев были вычислены показатели частоты $f_{\max}$ моды спектра и стандартного отклонения S ряда первых разностей радиального прироста (по теореме Винера-Хинчина эта величина соответствует мощности спектра первых разностей).

В дальнейшем была предпринята попытка связать категории деревьев в разных шкалах (визуальной, диэлектрической и спектральной). На рис. 13 в плоскости $\{S, f_{\max}\}$ приведены характеристики деревьев, классифицированных по трем категориям состояния.

Как видно из рис. 13, все рассмотренные деревья можно разделить на две группы: А — деревья с поврежденной кроной + деревья с неповрежденной кроной, но с ухудшенным состоя-

нием по диэлектрическим показателям (деревья группы 1 и 2 на рис. 13) и В — деревья с неповрежденной кроной и хорошим состоянием по диэлектрическим показателям (деревья группы 3 на рис. 13).

Каким образом можно трактовать полученные результаты? Исходя из флуктуационно-диссипационной теоремы (уравнение 1), можно предположить, что для деревьев со значениями $f_{\max}$, близкими к максимальным значениям $f_{\max} = 0,5$, характерна быстрая реакция на возможные воздействия, тогда как характерное время реакции дерева на внешнее воздействие растет при уменьшении значения $f_{\max}$. Кроме того, малые значения стандартного отклонения указывают на малую амплитуду ответной реакции на воздействие. Таким образом, показатели

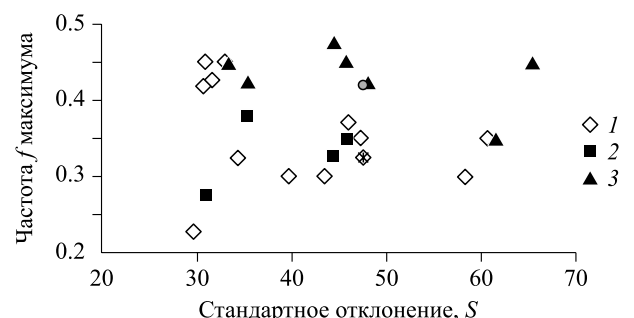


Рис. 13. Регуляторные характеристики деревьев разных категорий состояния.

Деревья: 1 — визуальных категорий состояния 3–5 с диэлектрическими характеристиками ниже значений линейной дискриминантной функции на рис. 9, 2 — визуальной категории состояния 1 с диэлектрическими характеристиками ниже значений линейной дискриминантной функции, 3 — визуальной категории состояния 1 с диэлектрическими характеристиками выше значений линейной дискриминантной функции.

Таблица 2. Матрица дискриминантного анализа по шкалам состояния деревьев в соответствии с рис. 13

Показатель	Точность классификации, %	G_1:1	G_2:2
G_1:1	87.5	14	2
G_2:2	77.8	2	7
Всего ...	84.0	16	9

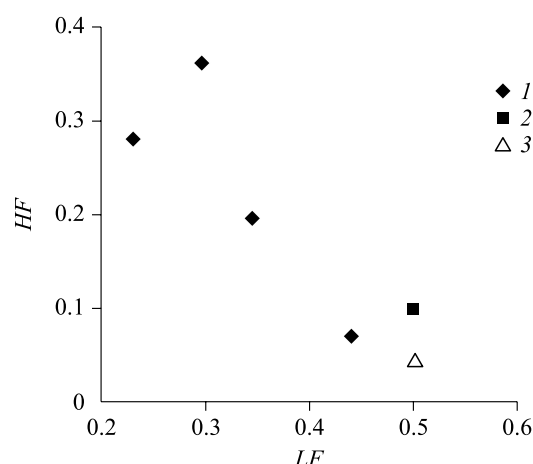
спектров рядов первых разностей ШПК характеризуют потенциальную устойчивость системы к внешнему воздействию.

По показателям линейного дискриминантного анализа точность разделения деревьев на две группы состояния составляет 84 %, но нелинейная дискриминация может дать почти 100 % разделение этих групп деревьев (табл. 2).

На следующем этапе анализа с использованием характеристик функций отклика дистанционных показателей можно уточнить, происходило ли латентное ухудшение состояния насаждений до 2022 г. Для получения такой оценки были вычислены низко- и высокочастотные компоненты LF и HF функции отклика изменений NDVI в ответ на изменения LST (Kovalev et al., 2024). Эти величины характеризуют ухудшение состояния насаждений до того, как происходит воздействие на лес, что стало видно по изменению NDVI. На рис. 14 приведены значения LF и HF для поврежденного участка леса с 2017 по 2023 гг.

Сдвиги LF и HF предшествуют изменению NDVI и происходят на начальном этапе патологии. Если на лес было оказано импульсное воздействие, то изменения функции отклика по фазе будут совпадать с изменением функции $q(t)$. Если патологический процесс развивается медленно, на начальном латентном этапе патологии значения функции отклика будут изменяться, а индекс патологии будет близок к нулю.

Тогда по фазовому сдвигу между компонентами функции отклика и индексом патологии

**Рис. 14.** Значения LF и HF для поврежденного участка леса.

1 – 2017–2020 гг.; 2 – 2021 г.; 3 – 2022–2023 г.

можно будет определить время начала патологического процесса.

Как видно из рис. 14, для 2022 и 2023 гг. характерно резкое ухудшение состояния деревьев на трансекте, что указывает на резкое внешнее воздействие на лес.

Результаты проведенных в Краснотуранском бору исследований можно обобщить и представить общую схему оценки патологических процессов в лесных насаждениях.

Предположим, что в насаждении произошло ухудшение состояния вследствие воздействия некоторого фактора. Модальность фактора (пожар, вспышка массового размножения насекомых, грибные заболевания, химические воздействия и т. п.) неизвестна, но по реакции насаждений на этот фактор, выражающийся в гибели листьев (хвои), можно оценить временные и пространственные характеристики источника воздействия.

Можно классифицировать все возможные воздействия на лес с описанием временных и пространственных характеристик воздействия, независимо от его модальности (табл. 3).

Таблица 3. Пространственно-временные характеристики воздействия на лес

Временные характеристики воздействия	Пространственные характеристики воздействия	
	интегральные	локальные
Быстрые	Воздействие, на которое одновременно реагируют все деревья в насаждении	Локальное воздействие, на которое либо не реагируют все деревья в насаждении, либо интенсивность воздействия уменьшается с расстоянием до локального источника воздействия
Медленные	Воздействия, на которое реагируют все деревья в насаждении, но скорость реакции у разных деревьев будет отличаться	Воздействие, на которое реагируют только деревья на локальной территории, либо зона воздействия расширяется крайне медленно

Временные характеристики. Пусть до некоторого момента времени t_0 фактор не действовал на деревья и их состояние (в простейшем случае будет его характеризовать некоторой величиной Q) находилось в пределах нормы – некоторого значения Q_n .

После начала воздействия внешнего фактора состояние дерева начинает изменяться, но внешние признаки ослабления, оцениваемые в визуальной шкале Q_{in} (например, изменение окраски хвои) появляются не мгновенно, а через некоторое латентное время T_l . Чем сильнее воздействие, тем меньше T_l . Значение T_l можно оценить по интервалу времени между состоянием Q_n и Q_{in} . Состояние в норме для дерева можно оценить по восприимчивости $dNDVI/dLST$ дистанционного показателя NDVI к изменению дистанционного показателя LST. При внешних воздействиях по датам между сдвигом восприимчивости для регистрируемой по дистанционным показателям функцией отклика или функцией гистерезиса и проявлением визуальных признаков изменения окраски хвои можно оценить латентное время T_l . При малом T_l можно утверждать, что фактор действовал на насаждение быстро и сильно, и оценить дату, когда воздействие началось.

Аналогично T_l можно оценить как интервал времени между датой, когда началось изменение спектра ряда первых разностей радиального прироста деревьев, и датой, когда проявились визуальные воздействия, регистрируемые через изменение цвета хвои. Просто деревья лиственных пород в связи с возможной репарацией листовой быстро возвращаются к состоянию нормы.

«Доза-эффект» в системе «дерево – фактор воздействия». Изменение состояния деревьев могло происходить либо после воздействия внешнего фактора на всей обследованной территории, либо после воздействия от какого-либо точечного источника. Во втором случае интенсивность воздействия будет уменьшаться в зависимости от расстояния от источника воздействия. Можно ввести некоторую величину – параметр порядка $q(L)$, характеризующую интенсивность реакции деревьев на воздействие на расстоянии L , и рассматривать реакцию дерева в зависимости от особенностей ландшафта и предполагаемой точки воздействия как фазовый переход второго рода, подобно модели воздействия поллютантов на лесные насаждения (Суховольский, Иванова, 2018; Soukhovolsky, Ivanova, 2018). Аналогичную работу можно сле-

датель для оценки реакции деревьев лиственных пород на внешнее воздействие точечного источника. Для этого по данным сезонной динамики NDVI можно по характеристикам опада выявить территории, занимаемые лиственными насаждениями, а после определить реакцию дерева на внешние воздействия по рефолиации деревьев хвойных пород через латентное время T_l . При этом нужно иметь в виду, что после однократного сильного воздействия у деревьев лиственных пород может произойти рефолиация, и следы воздействия могут исчезнуть.

Промежуточные между Q_n и Q_{in} состояния деревьев. В случае, если латентное время T_l воздействия будет достаточно большим, и реакция деревьев на воздействия будет достаточно медленной, возможно, будут существовать деревья с промежуточными состояниями между состоянием в норме и патологическим, характеризующим измененной окраской хвои. Тогда по медленному визуальному показателю состояния дерева можно оценивать как находящееся в норме, тогда как по быстрому показателю состояния, характеризующему по диэлектрическим характеристикам тканей камбия и по дистанционным показателям восприимчивости оно будет находиться за пределами нормы. Для оценки возможности такого эффекта нами определялись диэлектрические характеристики тканей деревьев, относимых к норме по медленным показателям состояния, а также рассматриваемых как поврежденные по медленной шкале состояния. Если у части деревьев в норме по медленным показателям характеристики состояния будут отличаться от нормы по «быстрым» показателям, это будет означать, что процесс деградации деревьев может идти, но медленно.

Прогноз процессов в насаждении после внешнего воздействия. Если воздействие было точечным и состояние перестало изменяться после прекращения воздействия, то первичные изменения состояния деревьев могут прекратиться, и можно утверждать о вторичном воздействии за счет нападения на неповрежденные деревья ксилофагов, сформировавшихся на погибших деревьях. Обычно при медленном изменении состояния дерева процесс его освоения ксилофагами характеризуется так называемой «скользящей устойчивостью», когда дерево по очереди осваивается разными видами ксилофагов (Исаев, Гирс, 1975). Однако при быстрых сдвигах состояния дерева возможно одновременное его заселение разными видами ксилофагов. Если происходит медленное латентное

ухудшение состояния деревьев после воздействия, то возможно постепенное освоение ксилофагами новых деревьев и разрастание очага, если латентного ухудшения не происходит, то не происходит и расширение очага, возможно только развитие лесного пожара за счет погибших и усохших деревьев. В связи с этим по лесоводственным нормам требуется проведение санитарных рубок погибших и ослабленных деревьев.

Диагностику типа воздействия можно будет провести по временным и пространственным характеристикам реакции деревьев. Например, химический ожог можно будет выявить, классифицируя реакцию деревьев как быструю локальную. Напротив, воздействие фитопатогена будет, скорее всего, медленным интегральным или локальным.

Если ухудшение состояния насаждений было обусловлено воздействием ядохимикатов на расположенные вблизи сельскохозяйственные площади, то возникает вопрос, почему такая реакция не наблюдалась ранее. Вряд ли такое воздействие проводилось впервые. В качестве объяснения появления эффекта воздействия ядохимикатов на лес можно предположить, что воздействие в 2022 г. могло быть обусловлено независимым ухудшением состояния деревьев в 2021 г., когда деревья потеряли устойчивость к внешним воздействиям. И сочетание спонтанного ухудшения состояния деревьев перед возможным воздействием и при самом воздействии могли привести к наблюдаемому результату.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенные оригинальные методы оценки состояния древесных растений (высокочастотные спектры первых разностей ШГК, диэлектрические характеристики тканей деревьев, функции отклика величин NDVI в ответ на изменение LST) позволили выявить возможные причины повреждений хвои деревьев в Краснотуранском бору. Отметим, что для сбора данных понадобился один день работы в полевых условиях. Предлагаемый подход позволяет подойти к анализу различных патологических процессов в лесных экосистемах. При этом постоянный дистанционный мониторинг насаждений позволяет выделить зоны повреждения на их начальном этапе. Отдельные типы повреждений (нападение насекомых, пожары, техногенные воздействия и др.) характеризуются специфичной пространственно-временной динамикой дистанционных

показателей, что позволяет уже по дистанционным данным предварительно определить тип повреждения. Далее для уточнения типа воздействия требуется проводить наземные исследования с помощью предлагаемых в работе методов. Такой двухэтапный дистанционный и наземный мониторинг позволяет в кратчайшие сроки выявить зону и тип повреждения, что крайне важно для принятия оперативных решений в практике защиты и охраны лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грязькин А. В., Герасюта С. М., Бернацкий Д. П., Трубочева Т. А., Ковалев Н. В. Изменчивость величины импеданса древесных пород // Изв. СПбЛТА. 2012. № 198. С. 11–17.
- Гусев Ю. А. Основы диэлектрической спектроскопии. Казань: Казан. гос. ун-т, 2009. 118 с.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов (на примере лиственницы сибирской). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 346 с.
- Ковалев А. В., Jakuš R., Пальникова Е. Н., Суховольский В. Г. Диэлектрическая Фурье-спектроскопия в оценке состояния деревьев в очагах массового размножения короедов // Хвойные бореал. зоны. 2016. Т. 34. № 1–2. С. 44–51.
- Коган Ш. М. Электронный шум и флуктуации в твердых телах. М.: Физматлит, 2009. 368 с.
- Коляго С. А. Природные условия и почвенный покров правобережной части Минусинской впадины // Тр. Южн.-Енис. компл. экспед. М., 1954. Вып. 3. С. 284–306.
- Пальникова Е. Н., Свидерская И. В., Суховольский В. Г. Сосновая пяденица в лесах Сибири. Экология, динамика численности, влияние на насаждения. Новосибирск: Наука, 2002. 254 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Постановление Правительства Российской Федерации от 20 мая 2017 г. № 607. М.: Правительство РФ, 2017.
- Суховольский В. Г., Иванова Ю. Д. Моделирование повреждений и гибели лесных ценозов под воздействием точечных источников загрязнений // Журн. общ. биол. 2018. Т. 79. № 2. С. 148–158.
- Суховольский В. Г., Воронин В. И., Осолков В. А., Ковалев А. В. Экспресс-оценка состояния древесных растений по диэлектрическим характеристикам тканей ствола // ИВУЗ. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 70–85.
- Тимаев С. Ф. Фликкер-шумовая спектроскопия: информация в хаотических сигналах. М.: Физматлит, 2007. 248 с.
- Feldman Y., Ermolina I., Hayashi Y. Time domain dielectric spectroscopy study of biological systems // IEEE Trans. Dielectr. Electr. Insul. 2003. V. 10. Iss. 5. P. 728–753.
- Kovalev A., Soukhovolsky V. Analysis of forest stand resistance to insect attack according to remote sensing data // Forests. 2021. V. 12. Iss. 9. Article number 1188. 13 p.
- Kovalev A., Tarasova O., Soukhovolsky V. G., Ivanova Yu. D. Is it possible to predict a forest insect outbreak? Back-testing using remote sensing data // Forests. 2024. V. 15. Iss. 8. Article number, 1458. 15 p.

- Schanne O. F., Ruiz P., Ceretti E. Impedance measurements in biological cells. N. Y.: John Wiley & Sons, 1978. 430 p.
- Senf C., Seidl R., Hostert P. Remote sensing of forest insect disturbances: Current state and future directions // Int. J. Appl. Earth Observ. Geoinform. 2017. V. 60. P. 49–60.
- Soukhovolsky V. G., Ivanova Yu. D. Modeling of the damage sustained by forest coenoses and their destruction under the impact of point contamination sources // Biol. Bull. Rev. 2019. V. 9. P. 73–82 (Original Rus. Text © V. G. Soukhovolsky, Yu. D. Ivanova, 2018, publ. in Zhurn. obshch. biol. 2018. V. 79. N. 2. P. 148–158).
- Soukhovolsky V. G., Krasnoperova P., Kovalev A., Sviderskaya I., Tarasova O., Ivanova Y., Akhanev Y., Martemyanov V. Differentiation of forest stands by susceptibility to folivores: A retrospective analysis of time series of annual tree rings with application of the fluctuation-dissipation theorem // Forests. 2023. V. 14. Iss. 7. Article number 1385. 12 p.
- Wei W. W. S. Time series analysis. Boston: Addison Wesley, 2006. 614 p.

ENVIRONMENTAL DETECTIVE: WHY DID THE TREES IN KRASNOTURANSKY PINE FOREST DIE?

V. G. Soukhovolsky¹, A. V. Kovalev², P. A. Krasnoperova³, V. V. Soldatov⁴

¹ 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

² Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

³ Siberian Federal University
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

⁴ Forest Protection Center of Krasnoyarsk Krai
Akademgorodok, 50a, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, sunhi.prime@gmail.com, for_polli@mail.ru, vladimir.soldatow24@yandex.ru

Possible causes of damage to pine stands in Krasnoturansky Bor in 2022 were studied. Remote sensing data and indicators characterizing the current state of trees were used for the analysis. NDVI values of different forest areas were considered and the moment and intensity of tree damage were estimated based on these indicators. The spatial distribution of trees by the level of damage along the selected transect was studied and it was shown that the level of damage decreases linearly with increasing distance to the forest edge. Based on the results obtained, it is assumed that the cause of the damage could be a chemical burn of trees caused by herbicides when treating agricultural land near the forest edge to destroy weeds. The patterns of change in the current state of trees after impacts were studied depending on their state before damage and the state of trees before the impact on the crowns. To assess the current and retrospective states of trees, a set of indicators is proposed, including the characteristics of the spectra of the first differences in the widths of annual rings of trees in the damage zone 2–20 years before the date of damage, dielectric indicators of tree tissues, and response functions of remote characteristics of stands. It is shown that with the same visual state of trees before and after damage, their response to the impact differs significantly and some of the trees of condition category 1 according to visual features should be classified as trees with a certain level of weakening as a result of the impact. The use of a set of methods made it possible to assess the response of trees to the impact depending on their initial state before the impact.

Keywords: pine stands, condition, evaluation, scales, impacts, reaction of the trees.

How to cite: Soukhovolsky V. G., Kovalev A. V., Krasnoperova P. A., Soldatov V. V. Environmental detective: Why did the trees in Krasnoturansky pine forest die? // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 57–71 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*561.24(574)

ОСОБЕННОСТИ РАДИАЛЬНОГО РОСТА ТУРАНГИ РАЗНОЛИСТНОЙ В ПОЙМАХ РЕК ИЛИ И СЫРДАРЬЯ (КАЗАХСТАН)

В. Е. Бенькова¹, Р. С. Ахметов², А. В. Шашкин¹, Ж. С. Дукенов²,
Д. В. Овчинников¹, А. В. Бенькова¹, Д. А. Досманбетов², М. А. Уашев²,
Е. А. Шашкин¹, Ю. В. Кладько¹, Д. А. Машуков¹

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Казахский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации имени А. Н. Букейхана –
Алматинский филиал
Казахстан, 050050, Алматы, ул. Жарсуат 17А

Email: benkova@yandex.ru, ars_28@mail.ru, shashkin@ksc.krasn.ru, 7078786694@mail.ru,
dovch@mail.ru, annie1977@yandex.ru, daniyar_d.a.a@mail.ru, Uashev.Munarbek@mail.ru,
onlytmp@mail.ru, KladaJ@mail.ru, mashukov1988@gmail.com

Поступила в редакцию 13.01.2025 г.

Принята к публикации 11.03.2025 г.

Приведены результаты изучения влияния текущего изменения климата на радиальный рост деревьев туранги разнолистной (син. тополь разнолиственный) (*Populus diversifolia* Schrenk) в тугайных лесах Казахстана. Исследования проводили на опытных участках: в поймах рек Или и Сырдарья. Выявлено, что с начала интенсивного потепления и аридизации климата с конца 1990-х годов, радиальный прирост туранги на р. Или уменьшился в 4 раза, в то время как в пойме р. Сырдарья – в 2.5 раза. По корреляционным климатическим функциям отклика индексов радиального прироста выявлено, что изменение климата с конца 1990-х годов модифицировало реакцию деревьев на климатические факторы в пойме на р. Или. Это выразилось в появлении отрицательной их реакции на повышенные апрель-июльские температуры воздуха и положительной реакции на повышенные июньские осадки. Текущее изменение климата не сказалось на климатическом отклике деревьев в пойме р. Сырдарья. На примере туранги разнолистной дендрохронологическим методом показано, что в некоторых случаях отклик древесных растений на потепление климата может нивелироваться другими факторами – обострившимся дефицитом доступной почвенной влаги, антропогенным воздействием. Предполагается, что показатель радиального прироста туранги разнолистной может быть использован в исследованиях влияния гидрологического режима рек на продуктивность тугаев.

Ключевые слова: изменение климата, *Populus diversifolia* Schrenk, ширина годовичных колец, температура воздуха, количество осадков, модификация климатического отклика.

DOI: 10.15372/SJFS20250205

ВВЕДЕНИЕ

Термин «тугай», или «тугайные (пойменные) леса», относится ко всему комплексу пойменных экосистем, включающему различные экологические уровни от уреза воды до верховьев пойм (Алпысбаева, 2018). Тугайные леса имеют важное гидрологическое, ландшафтное, социально-экологическое, хозяйственное

и биологическое значение. Они поддерживают почвенно-водный баланс, выполняют водоохранную и берегоукрепляющую функции, обеспечивают биодренаж в заболоченных пойменных районах. Тугайные леса могут переносить суровые условия пустынного климата, отличающегося низкой влажностью воздуха, экстремальной интенсивностью солнечной радиации, высокими летними температурами и сильными

© Бенькова В. Е., Ахметов Р. С., Шашкин А. В., Дукенов Ж. С., Овчинников Д. В., Бенькова А. В.,
Досманбетов Д. А., Уашев М. А., Шашкин Е. А., Кладько Ю. В., Машуков Д. А., 2025

ветрами. Они обладают исключительно высокой транспирационной способностью и переносят значительное засоление почвы (Сиземская и др., 2020; Sizemskaya et al., 2021; Dukenov et al., 2023). Между тем, площадь тугайных лесов за последние годы резко сократилась. На мировом уровне положение оценивается как катастрофическое. В настоящее время в Центральной Азии тугайные лесные массивы составляют менее 10 % площади, занимаемой ими в 1960-е годы (Садыгов, 2017).

В засушливых регионах Казахстана проблема восстановления тугайных лесов стоит очень остро (Трешкин, 2011; Dukenov et al., 2023). В прошлом укоренение и рост молодых тугайных насаждений происходило в соответствии с естественным пойменным режимом рек. Антропогенные воздействия прямого (лесозаготовки, вырубки, пожары) и косвенного (регулирование стока рек) характера привели к трансформации естественной динамики тугайной экосистемы в сторону деградации. Один из ее признаков – постепенное исчезновение аборигенных сообществ деревьев и кустарников (Сапарова, 2020). Наряду с антропогенным фактором негативное влияние на рост и состояние тугайных лесов оказывает современное изменение климата в сторону аридизации. Аридизация вызывает еще большее иссушение почвы в засушливых рай-

онах, приводит к нарушению водного баланса «дерево – почва» и уменьшению водообеспечения органов и тканей ниже пороговых значений (Anderegg et al., 2015; Rowland et al., 2015). Как результат – усыхание и гибель деревьев и целых древостоев (Allen et al., 2010) и опустынивание засушливых территорий. Для снижения остроты водного дефицита в тугайных лесах Казахстана предпринимается ряд мер, в число которых входят обязательные поверхностные затопления пойм в июле-августе (Dukenov et al., 2023).

Наиболее ценный вид-лесообразователь тугайных лесов Казахстана – туранга разнолистная (син. тополь разнолистный) (*Populus diversifolia* Schrenk), отличающаяся высокой засухоустойчивостью и жаростойкостью (рис. 1, 2).

Деревья туранги обладают исключительно высокой транспирационной способностью и хорошо переносят значительное засоление почвы (Сиземская и др., 2020; Sizemskaya et al., 2021; Dukenov et al., 2023). Сохранению вида *ex-situ* препятствует очень низкая способность к вегетативному и генеративному размножению. При определенных изменениях внешних условий, превышающих адаптивный порог, вид может быстро исчезнуть (Бессчетнов, Грудзинская, 1981). В соответствии с категориями, принятыми Комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и при-



Рис. 1. Туранговое редколесье в конце вегетационного периода (04.10.2015 г.) в долине р. Или у с. Айдарлы, Панфиловский р-н, Алматинская обл., Казахстан (фото П. Ю. Горбунова © 2020).



Рис. 2. Ветвь с листьями и соплодиями туранги разнолистной в период активной вегетации (28.05.2016 г.) в долине р. Или у с. Айдарлы (фото П. Ю. Горбунова © 2020).

родных ресурсов (МСОП), туранга разнолистная – редкий, реликтовый вид, рекомендуемый к охране в местах произрастания. Она включена в каталог редких и исчезающих видов растений (Аралбай и др., 2006). Информативным численным показателем жизненного состояния деревьев туранги разнолистной в тугайных лесах является радиальный прирост стволовой древесины. Он содержит информацию об условиях окружающей среды и климата, определявших на разных этапах онтогенеза рост и развитие отдельных деревьев и целых популяций (Schweingruber, 1996; Ваганов, Шашкин, 2000; Schweingruber et al., 2006).

Цель настоящей работы – выявить изменения в динамике радиального прироста туранги разнолистной в поймах рек Или и Сырдарья (Казахстан) при текущих изменениях климата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследование проводилось на постоянных пробных площадях (пп), заложенных сотрудниками Алматинского филиала Казахского научно-исследовательского института лесного хозяйства и агролесомелиорации им. А. Н. Букейхана (КазНИИЛХА) в поймах рек Или (Алматинская обл., 44°8' с. ш., 76°27' в. д; 396 м н. у. м) и

Сырдарья (Туркестанская область, 42°19' с. ш., 69°27' в. д; 396 м н. у. м) (рис. 3).

Общая характеристика климата на пп представлена на климатограммах, построенных по данным метеостанций «Баканас» и «Шымкент», ближайших к пп «Или» и «Сырдарья» (рис. 4) (Погода..., 2024).

Пойма р. «Или» (рис. 3, 4, а). Средняя за 1960–2023 гг. температура января –10.4 °С, июля 25.8 °С; годовое количество осадков 200.0 мм. Самый влажный месяц – май (22.8 мм), самые засушливые – август (8.2 мм) и сентябрь (7.8 мм).

Пойма р. Сырдарья (рис. 3, 4, б). Лето жаркое, длинное и исключительно сухое. Зима короткая, с частыми оттепелями, мягкая. Средняя за 1960–2023 гг. температура января –1.7 °С, июля 27.2 °С; среднее годовое количество осадков 578.5 мм, но по сезонам года осадки распределяются крайне неравномерно. В зимние месяцы (декабрь – февраль) выпадает 219.8 мм, что составляет 38 % годовой нормы.

Июль – сентябрь экстремально засушливые, за эти месяцы выпадает в 10 раз меньше осадков, чем зимой, 21.9 мм (3.8 % годовой нормы). Самый влажный месяц – март (85.5 мм), а самый засушливый – август (5.3 мм).

Текущее потепление климата на пп «Или» и «Сырдарья» (по данным метеостанций «Баканас» и «Шымкент») особенно четко демонстри-

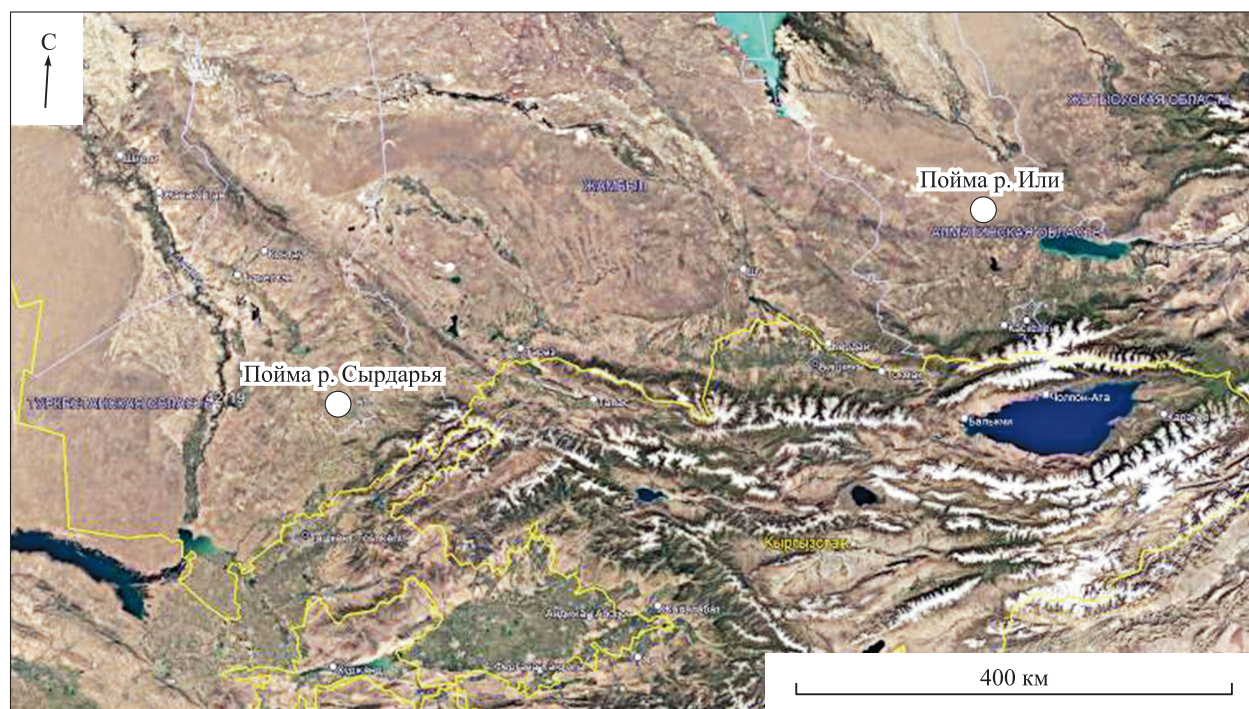


Рис. 3. Расположение пробных площадей в поймах рек Или и Сырдарья (Google Earth, 2024).

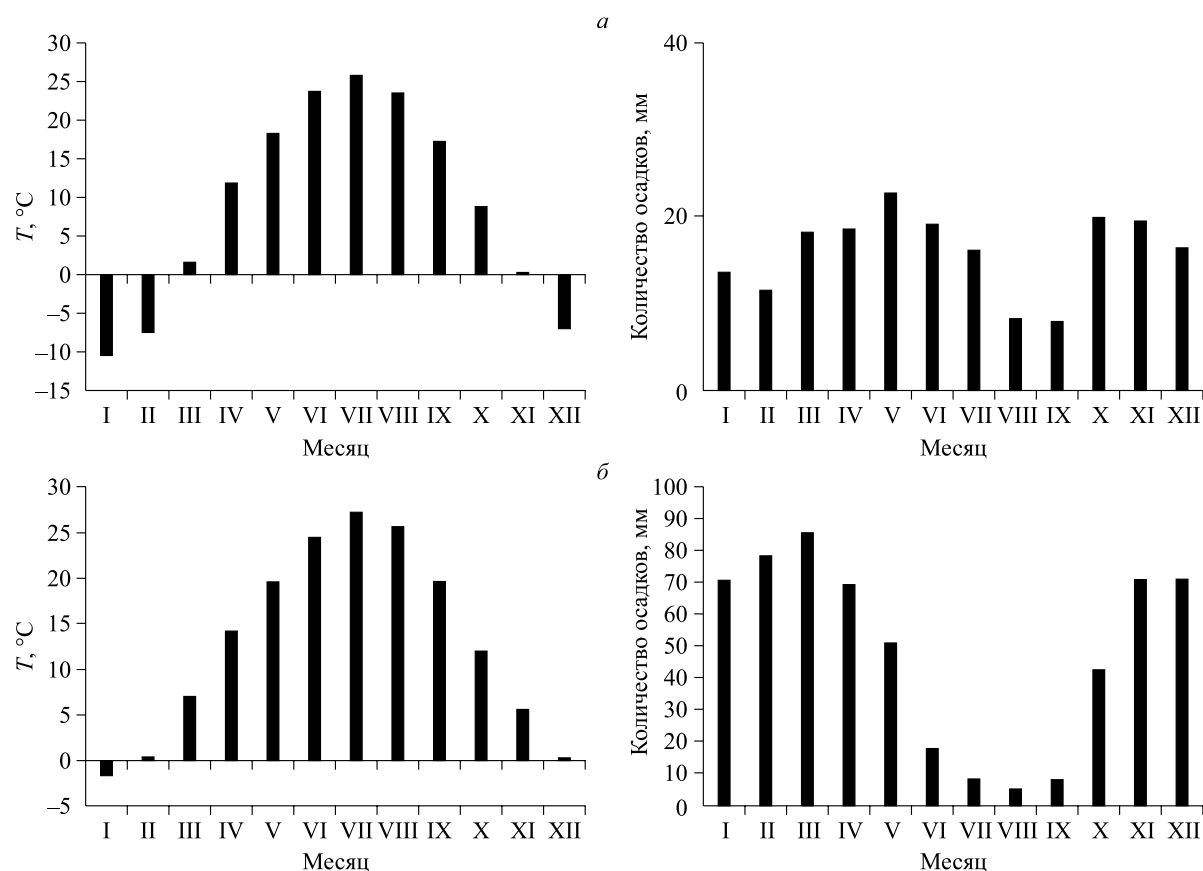


Рис. 4. Климатограммы по данным метеостанций «Баканас» (а) и Шымкент» (б) (1960–2023 гг.).

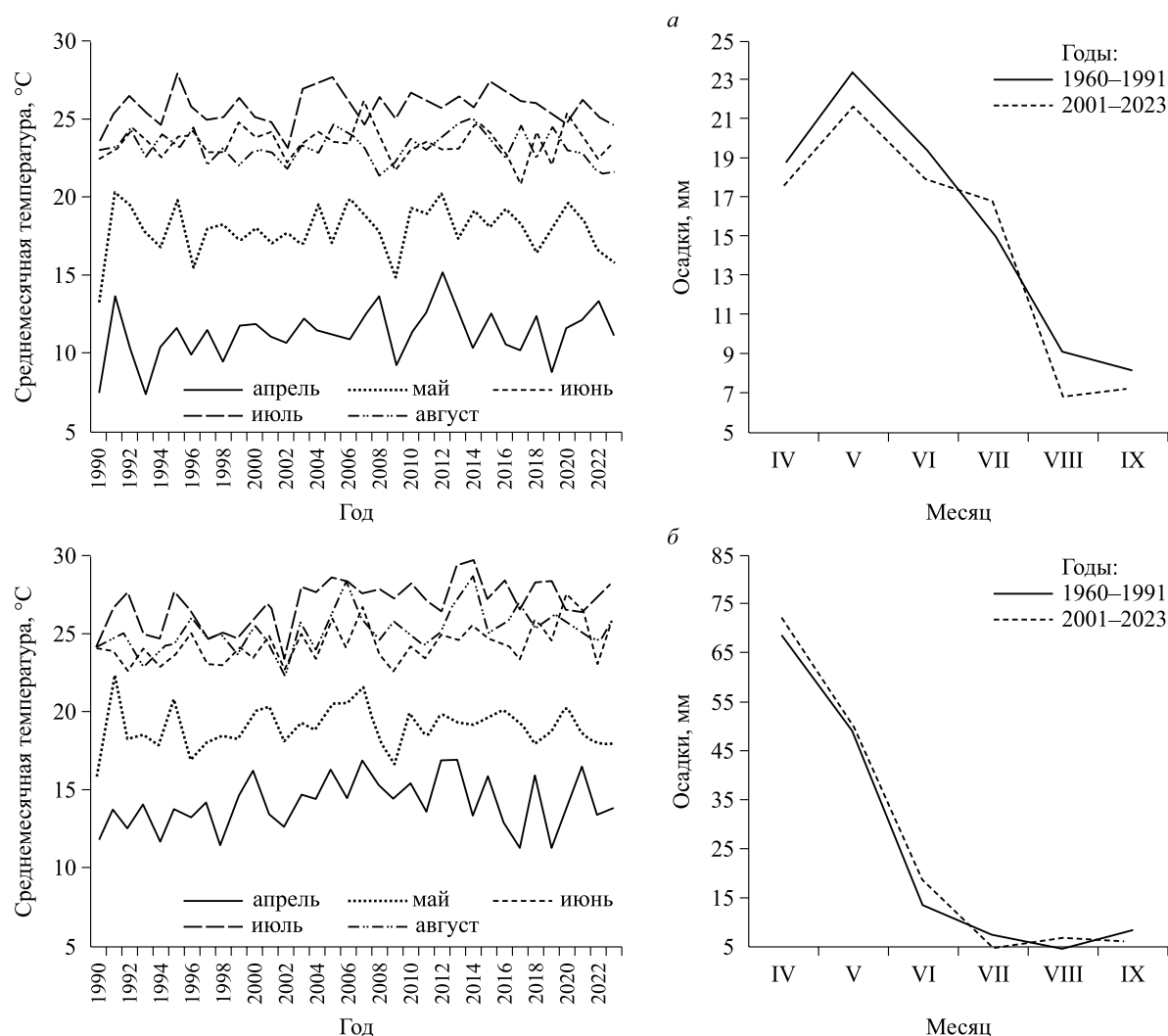


Рис. 5. Средние температуры апреля – августа за 1960–2023 гг. и среднемноголетнее месячное количество осадков в 1960–1991 и 2001–2023 гг. на участках «Или» (а) и «Сырдарья» (б) (данные метеостанций «Баканас» и «Шымкент»).

руют возрастающие тренды среднемесячных температур весенних месяцев – марта и апреля, более выраженные с конца 1990-х годов (рис. 4). В 2001–2023 гг. количество среднемноголетних месячных осадков в апреле – июне и августе на пп «Или» уменьшилось, а в марте – увеличилось по сравнению с 1960–1991 г. На пп «Сырдарья» в 2001–2023 гг. в марте осадков также стало выпадать больше, а в апреле – июне заметных различий по сравнению с предшествующим периодом нет (рис. 5).

Сбор образцов и обработка первичных данных. На каждой пп сотрудниками Алматинского филиала КазНИИЛХА в 2022–2023 гг. были выбраны для исследования опытные участки (в тексте ОУ «Или» и «Сырдарья»), которые располагались на прирусловой террасе. Небольшие туранговые массивы здесь представлены разновозрастными изолированными

экземплярами – не менее 10 взрослых деревьев (рис. 6). Описание опытных участков приведено в работе Z. Dukenov и соавт. (2023).



Рис. 6. Сбор образцов кернов туранги разнолистной на опытном участке в пойме р. Или.

Для исследования динамики радиального роста туранги разнолистной было отобрано 20 деревьев на ОУ «Или» и 21 дерево на ОУ «Сырдарья».

Со стволов деревьев на высоте 1.3 м над поверхностью почвы буравом Пресслера были взяты керны по двум радиусам. Ширину годовичных колец (ШГК) измеряли на установках LINTAB v3.0 и LINTAB v5.0 (точность измерения 0.01 мм).

Перекрестное датирование отдельных серий ШГК проводили с использованием программы TSAP-Win. TSAP v3.5, датировку статистически верифицировали программой COFECNA.

Серии ШГК стандартизировали (индексировали) с использованием программного обеспечения ARSTAN (Holmes, 1983). Стандартизацию (удаление из индивидуальных серий убывающего тренда) проводили отрицательной экспоненциальной функцией, наиболее подходящей в нашем случае. Древесно-кольцевые хронологии анализировали во временном интервале 1979–2023 г., общем для хронологий обоих участков.

Для выделения периодов времени в пределах сезона вегетации со значимым влиянием на радиальный прирост климатических факторов использовали корреляционные функции отклика индексов радиального прироста на среднемесячные значения температуры и осадков (Fritts, 1976; Methods..., 1990). Функции отклика рассчитывали для временных периодов 1974–1991 и 2001–2023 гг., чтобы выявить реакцию радиального прироста на изменение климата с конца 1990-х годов (верхнюю границу первого временного интервала определило отсутствие в доступной базе данных по метеостанции «Баканас» данных за 1991–2000 г.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Индивидуальные серии ширины годовичных колец всех деревьев в пределах каждого ОУ в 1979–2023 гг. тесно коррелируют между собой: межсерийные коэффициенты корреляции варьируют в пределах 0.67–0.90 при $p \leq 0.05$. Это дает основание для построения абсолютной древесно-кольцевой хронологии (или усредненной по деревьям кривой ШГК от времени в календарных датах), отражающей особенности радиального роста всех деревьев на каждом ОУ (рис. 7).

По результатам измерений, средняя ШГК за 1979–2000 г. ОУ «Или» была в 3 раза больше (6.01 ± 1.28 мм), чем на ОУ «Сырдарья» (2.02 ± 0.54 мм) (рис. 7). В последующие годы на ОУ «Или» произошло быстрое уменьшение средней ШГК – до 1.48 ± 0.46 мм в 2023 г. В то же время на ОУ «Сырдарья» уменьшение ШГК выражено гораздо слабее; в 2023 г. этот показатель оказался в 1.9 раз меньше (0.79 ± 0.38 мм), чем на ОУ «Или». Судя по значениям ШГК, можно сделать вывод, что условия роста туранги на ОУ «Или» в целом были лучше, чем на ОУ «Сырдарья» в течение всего периода 1979–2023 гг. (рис. 7). Довольно слабая корреляционная связь между абсолютным древесно-кольцевыми хронологиями «Или» и «Сырдарья» ($R = 0.18$) подтверждает, что различие в динамике радиального роста туранги разнолистной на исследованных ОУ в значительной степени обусловлено различием условий произрастания, в том числе и климата (см. рис. 4, 5).

Влияние изменения погодных условий на радиальный прирост выявляли с использованием индексированных древесно-кольцевых хронологий, характеристики которых приведены в таблице.

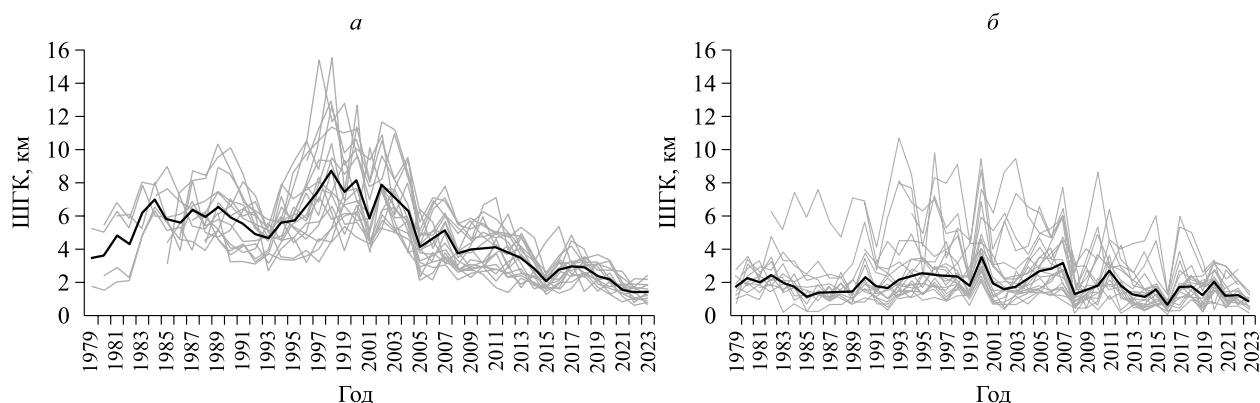


Рис. 7. Ширина годовичных колец (ШГК) у опытных деревьев туранги разнолистной (линии серого цвета) на участках «Или» (а) и «Сырдарья» (б). Черной линией обозначена средняя ШГК.

Статистические характеристики индексированных древесно-кольцевых хронологий

Опытный участок	Длительность хронологий, годы	Средняя ШГК, мм (1979–2023 гг.)	Средний R_{bar}	Средний коэффициент чувствительности	Стандартное отклонение	Автокорреляция первого порядка
«Или»	44	4.91 ± 1.00	0.67	0.23	0.21	0.66
«Сырдарья»	44	1.87 ± 0.62	0.82	0.47	0.55	0.37

Средний по деревьям коэффициент чувствительности выше нижнего предела 0.20 (Шиятов и др., 2000), т. е. обе индексированные хронологии – отклик на изменения внешних факторов. Коэффициент R_{bar} характеризует межсерийную корреляцию индивидуальных индексированных хронологий в пределах ОУ. Судя по значениям R_{bar} , серии индексированных ШГК деревьев в пределах каждого ОУ довольно хорошо коррелируют между собой, т. е. погодичную динамику их радиального прироста отражает усредненная индексная кривая. Значение стандартного отклонения индексов ШГК на ОУ «Сырдарья» в 2.5 раз больше, чем на ОУ «Или», что свидетельствует о более выраженной реакции деревьев на влияние погодично меняющихся внешних факторов. Средняя автокорреляция первого по-

рядка у деревьев на ОУ «Или» в 2 раза выше, т. е. условия предыдущего сезона более значимы для радиального роста, чем на ОУ «Сырдарья».

Для того чтобы ответить на вопрос, сказалось ли современное изменение климата на климатическом отклике деревьев туранги разнолистной, мы построили корреляционные функции отклика индексов радиального прироста на среднемесячные температуру воздуха и количество осадков для двух временных периодов – до 2000 г. (1979–1991 гг.) и после (2001–2023 гг.) (рис. 8).

Расчет коэффициентов корреляции проводился с марта по ноябрь, в период, соответствующий сезону роста туранги разнолистной (Гасанова, Мылтыкова, 2017).

Период 1979–1991 гг. Индексированный радиальный прирост у деревьев на р. Или поло-

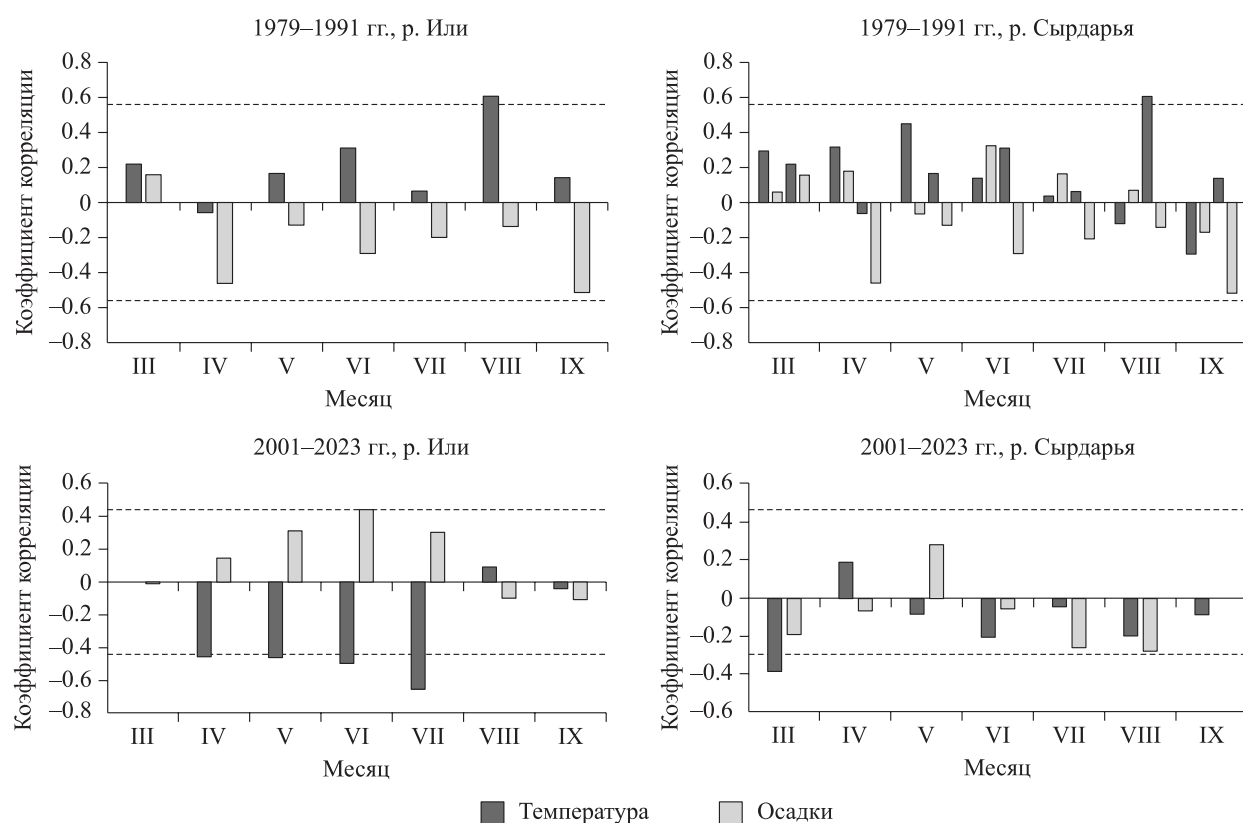


Рис. 8. Корреляционные функции отклика индексов радиального прироста туранги разнолистной на ОУ в пойме рек Или и Сырдарья на температуру воздуха и количества осадков в 1979–1991 и 2001–2023 гг.

Пунктирные линии – пределы значимости коэффициентов корреляции ± 0.58 и ± 0.42 для первого и второго периода при $P \geq 0.95$.

жительно коррелирует (при $P \geq 0.95$) со средней температурой августа; корреляция с месячным количеством осадков в марте – ноябре незначима. На р. Сырдарья корреляции между индексами радиального прироста и обоими климатическими факторами незначима.

Период 2001–2023 г. У деревьев на р. Или выявлена отрицательная корреляция индексированного радиального прироста со среднемесячными температурами апреля – июля и положительная корреляция с количеством осадков июня. На р. Сырдарья корреляция между индексами радиального прироста и обоими климатическими факторами незначима, как и в предыдущий временной период (при $P \geq 0.95$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

На ОУ «Или» текущее изменение климата в сторону потепления и аридизации в течение более чем 20 последних лет происходит более интенсивно, чем на ОУ «Сырдарья», и выражается в положительном тренде весенне-летних температур, который сопровождается снижением количества осадков (см. рис. 4, 5). Очевидно, что резкое уменьшение с конца 1990-х годов стволовой продуктивности туранги разнолистной на ОУ «Или» связано как с повышением температуры и уменьшением осадков, так и с обострившимся дефицитом доступной почвенной влаги (рис. 7). Косвенным подтверждением служат результаты, полученные по климатическим корреляционным функциям отклика, по которым выявлено, что при текущем изменении климата на радиальный прирост туранги разнолистной в пойме р. Или негативно влияют повышенные температуры апреля – июля и пониженное количество июньских осадков, чего не было в предшествующий период. Повышение чувствительности деревьев к обоим факторам и «знак» корреляционной связи их с радиальным приростом свидетельствуют о возможной нехватке почвенной влаги. Изменчивость ширины годичных колец, как подчеркивали Крамер и Бойер (Kramer, Boyer, 1995), можно связать с межсезонным изменением водного режима «дерево – почва». Его компонента, почвенная влага пойм, имеет разные источники. Это не только осадки, но и сезонные подтопления пойм талыми водами, искусственные поверхностные затопления пойм, проведение которых в июле-августе является обязательным, близкое залегание грунтовых вод и др. Таким образом,

на ОУ «Или» сравнительно высокую интенсивность радиального роста определяют как благоприятные погодные условия (пониженная температура апреля – июля и повышенное количество июньских осадков), так и сравнительно благоприятный для роста гидрологический режим почв, зависящий, в частности, и от режима ежегодного искусственного затопления.

На ОУ «Сырдарья», в отличие от ОУ «Или», при положительном тренде весенне-летних температур заметного снижения количества осадков, по данным метеостанции Шымкент, не зафиксировано. Не было выявлено изменения отклика радиального прироста на влияние климатических факторов при современном изменении климата. Таким образом, можно утверждать, что сравнительно низкая интенсивность радиального роста и слабая связь его с климатическими факторами у туранги разнолистной на опытном участке в пойме р. Сырдарья вызваны острым водным дефицитом, связанным с неблагоприятными гидрологическими почвенными условиями, определяемыми среди прочих источников очень малым количеством осадков в жаркое время года и режимом ежегодных искусственных затоплений в июле-августе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение климата с конца 1990-х годов в пойме р. Или выражается в положительном тренде весенне-летних температур, который сопровождается снижением количества осадков. В пойме р. Сырдарья при положительном тренде весенне-летних температур снижение количества осадков не зафиксировано. Вместе с тем, интенсивность радиального роста и чувствительность к погодным условиям сезона у деревьев туранги разнолистной в тугайных лесах на р. Или более высокие, чем на р. Сырдарья. Отсутствие модификации климатического сигнала и низкая интенсивность радиального роста в пойме р. Сырдарья при текущем потеплении обусловлены, очевидно, более острым, чем в пойме р. Или, дефицитом доступной почвенной влаги, который определяется не только очень малым количеством летних осадков, но и ухудшением гидрологических свойств почв и ежегодными затоплениями. Таким образом, на примере туранги разнолистной показано, что в ряде случаев отклик древесных видов на потепление может нивелироваться другими факторами, в том числе антропогенным воздействием. Предполагается, что показатель радиального

прироста туранги разнолистной может быть использован в исследованиях влияния изменения климата и гидрологического режима рек на продуктивность тугаев.

Работа выполнена с использованием оборудования ИЛ СО РАН – обособленного подразделения ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения РАН», приобретенного при поддержке проекта FWES FWES-2024-0023.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алпысбаева А. Современное состояние фауны тугайных экосистем дельты Амурары // Теор. и практ. совр. науки. 2018. № 6 (36). С. 70–72.
- Аралбай Н. К., Кудабаява Г. М., Иманбаява А. А., Веселова П. В., Данилов М. П., Курмантаева А. А. Каталог редких и исчезающих видов растений Мангистауской области (Красная книга). Актау: Классика, 2006. 103 с.
- Бессчетнов П. П., Грудзинская Л. М. Туранговые тополя Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981. 152 с.
- Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
- Гасанова Г. Г., Мылтыкова Р. Интродукция туранги разнолистной в условиях Мангышлакского экспериментального ботанического сада // Материалы Международной научной конференции, посвященной 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси. Минск, Беларусь, 06–08 июня 2017 г.: В 2-х ч. Минск, Беларусь: Медисонт, 2017. Ч. 1. С. 55–58.
- Погода и климат, 2024. <http://www.pogodaiklimat.ru/>
- Садыгов Т. Н. Состояние естественного возобновления прикуринских тугайных лесов // Агр. наука. 2017. № 5. С. 21–24.
- Сапарова Г. К. Экологический мониторинг тугайных экосистем Приаралья // Вестн. науки и образов. 2020. № 4 (82). Ч. 2. С. 5–7.
- Сиземская Л. М., Елекешева М. М., Сапанов М. К. Формирование лесных биогеноценозов на нарушенных землях Северного Прикаспия // Поволж. экол. журн. 2020. № 1. С. 86–98.
- Трешкин С. Е. Деградация тугаев Средней Азии и возможности их восстановления: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.03. Волгоград: Всерос. НИИ агролесомелиор., 2011. 47 с.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методич. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
- Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Venetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D. D., Hogg E. H. (Ted), Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S. W., Semerci A., Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // For. Ecol. Manag. 2010. V. 259. Iss. 4. P. 660–684.
- Anderegg W. R. L., Flint A., Huang Ch.-Y., Flint L., Berry J. A., Davis F. W., Sperry J. S., Field C. B. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage // Nat. Geosci. 2015. V. 8. P. 367–371.
- Dukenov Z., Rakhimzhanov A., Akhmetov R., Dosmanbetov D., Abayeva K., Borissova Y., Rakymbekov Z., Bekturganov A., Malenko A., Shashkin A., Trushin M. Reforestation potential of tugai forests in the floodplains of Syr Darya and Ili Rivers in the territory of Kazakhstan // SABRAO J. Breed. Genet. 2023. V. 55. N. 5. P. 1768–1777.
- Fritts H. C. Tree-rings and climate. London, New York, San Francisco: Acad. Press., 1976. 576 p.
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bull. 1983. V. 44. P. 69–75.
- Kramer P. J., Boyer J. S. Water relations of plants and soils. San Diego: Acad. Press, 1995. 495 p.
- Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences / E. R. Cook, L. A. Kairiukstis (Eds.). Springer Dordrecht, 1990. 394 p.
- Rowland L., da Costa A. C. L., Galbraith D. R., Oliveira R. S., Binks O. J., Oliveira A. A. R., Pullen A. M., Doughty C. E., Metcalfe D. B., Vasconcelos S. S., Ferreira L. V., Malhi Y., Grace J., Mencuccini M., Meir P. Death from drought in tropical forests in triggered by hydraulics not carbon starvation // Nature. 2015. V. 528. P. 119–122.
- Schweingruber F. H. Tree rings and environment. Birmensdorf, Bern, Stuttgart, Vienna: Haupt Publ., 1996. 609 p.
- Schweingruber F. H., Börner A., Schulze E.-D. Atlas of woody plant stems. Evolution, structure and environmental modifications. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. 230 p.
- Sizemskaya M. L., Elekesheva M. M., Sapanov M. K. Formation of forest biogeocenoses on disturbed lands of the Northern Caspian Region // Biol. Bull. Rus. Acad. Sci. 2021. V. 48. N. 10. P. 1771–1776.

FEATURES OF RADIAL GROWTH OF TURANGA IN THE FLOODPLAINS OF THE ILI AND SYRDARYA RIVERS (KAZAKHSTAN)

V. E. Benkova¹, R. S. Akhmetov², A. V. Shashkin¹, J. S. Dukenov²,
D. V. Ovchinnikov¹, A. V. Benkova¹, D. A. Dosmanbetov², M. A. Uashev²,
E. A. Shashkin², Yu. V. Kladko¹, D. A. Mashukov¹

¹ 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

² A. N. Bukeikhan Kazakh Scientific Research Institute of Forestry and Agroforestry – Almaty Branch
Zharsuat Str., 17A, Almaty, 050050, Kazakhstan

E-mail: benkova@yandex.ru, ars_28@mail.ru, shashkin@ksc.krasn.ru, 7078786694@mail.ru,
dovch@mail.ru, annie1977@yandex.ru, daniyar_d.a.a@mail.ru, Uashev.Munarbek@mail.ru,
onlytmp@mail.ru, KladaJ@mail.ru, mashukov1988@gmail.com

The results of a study of the impact of current climate change on the dynamics of turanga (syn. Euphrates poplar), *Populus diversifolia* Schrenk) radial growth of trees in tugai forests (a form of riparian forest of semi-arid area) of Kazakhstan are presented. The studies were carried out in the study sites (SS) within the floodplains of the Ili river and the Syrdarya river. It has been revealed that since the beginning of intensive warming and aridization of the climate since the late 1990s, the radial increment of Turanga growing in the SS “Ili” has decreased 4-fold, while in the SS “Syrdarya” – 2.5-fold. Climate correlation response functions revealed that climate change since the late 1990s modified reaction of the trees to climate factors in the SS “Ili”. This was expressed in the appearance of their negative reaction to increased April-July air temperatures and a positive reaction to increased June precipitation. Current climate change has not affected the climatic response of trees in the SS “Syrdarya”. Thus, it is shown by dendrochronological study of Turanga that in some cases the response of woody species to climate warming could be offset by other, factors, for example, deficit of available soil moisture and anthropogenic impact. It is assumed that the radial increment values of Turanga trees can be used in the studies of the influence of various hydrological regimes of rivers on tugai forests productivity.

Keywords: climate change, *Populus diversifolia* Schrenk, tree ring width, air temperature, precipitation, modification of climate response.

How to cite: Benkova V. E., Akhmetov R. S., Shashkin A. V., Dukenov J. S., Ovchinnikov D. V., Benkova A. V., Dosmanbetov D. A., Uashev M. A., Shashkin E. A., Kladko Yu. V., Mashukov D. A. Features of radial growth of turanga in the floodplains of the Ili and Syrdarya rivers (Kazakhstan) // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 72–81 (in Russian with English abstract and references).

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 630.2*221.04

ПОСЛЕДСТВИЯ ВЫБОРОЧНЫХ РУБОК В ЛЕНТОЧНЫХ БОРАХ

В. Н. Седых

*Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1*

E-mail: tayga-eko@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.02.2025 г.

Принята к публикации 11.03.2025 г.

На основе анализа многолетних материалов лесоустройства ленточных боров и реконструктивного обследования состояния сосняков Алеусского лесного массива, пройденного выборочными рубками, установлено, что за 80 лет их использования из-за снижения полноты древостоев произошло значительное расстройство лесного покрова и существенно снизилась продуктивность насаждений сосны. При этом спелые и перестойные разновозрастные древостои сосны средней и низкой продуктивности стали значительно доминировать в сосновых лесах, что снизило устойчивость лесного покрова к воздействию экзогенных природных и антропогенных факторов, в частности пожаров. Делается прогноз, что в результате такого темпа преобразования возрастной структуры сосняка в последующие 80 лет исчезнут автономно существующие молодняки, средневозрастные, припевающие насаждения сосны. Следом за этим из-за накопившейся лесной подстилки и развитого травяно-кустарничкового покрова все чаще будут возникать лесные пожары, что активизирует лесообразовательный процесс, отработанный природой за миллионы лет существования светлохвойной породы – сосны. Для исключения этих нежелательных последствий рекомендуется выборочные рубки заменить классическими узко-сплошнолесосечными.

Ключевые слова: ленточные боры, выборочные и узко-сплошнолесосечные рубки, лесообразовательный процесс.

DOI: 10.15372/SJFS20250206

ВВЕДЕНИЕ

Лесной покров Алеусского ленточного бора, расположенного в границах Панкрушихинского лесничества, как и все насаждения ленточных боров, приурочен к ложбинам полого-волнистой Обь-Иртышской междуречной поверхности юга Западной Сибири. По мере завершения процесса таяния ледников на открытых песчаных отложениях стал формироваться лес, продвигающийся с приобских боров.

В это же время в результате аридизации климата осуществлялся активный процесс эоловых отложений лесса, принесенных ветрами с юга Азиатского материка (Волков, 1971; Казьмин, 1997). Это привело к образованию толщи рых-

лых отложений из песка с прослойками лесса с глубиной грунтовых вод 2–5 м, что создало исключительно благоприятные условия для существования сосновых лесов. Свидетельством этого является распространение высокопродуктивных насаждений сосны с запасом 400–700 м³/га, приуроченных к суходолам. Примерно 10 тыс. лет назад все ложбины степей Алтайского края были покрыты лесами из сосны и березы, которые позже стали называться «ленточными борами». И поныне сосняки занимают в них около 70 % покрытой лесом площади. В связи с высокой продуктивностью насаждений сосняки суходолов ложбин стали объектом активной лесоэксплуатации, которая продолжается и по сей день.

Спелые и перестойные сосняки, в отличие от березняков, закрепившись на повышенных формах рельефа, в результате просыхания подстилки периодически сторали, в основном от молнии, освобождая свои местообитания для возобновления новых поколений сосны (Иванов, Иванова, 2010). Сосна, образуя сомкнутые молодняки, далее развивалась по типичной послепожарной схеме лесообразовательного процесса, так же, как в других районах Европы и Сибири (Мелехов, 1948; Побединский, 1950; Бузыкин, 1965; Санников, 1973; Фуряев, 1977; Софронов, 1991; Цветков, 1996; Заблочкий и др., 2003; Фуряев и др., 2005, 2006, 2009, 2010; Седых, 2009).

Подобное развитие сосновых лесов на горах повторялось в природе Сибири миллионы лет постоянно, пока не стало закономерностью устойчивого существования этой светлохвойной породы. Процесс послепожарной естественной восстановительно-возрастной динамики сосняков продолжался до прихода человека в этот район примерно 300 лет тому назад. В то время суходолы были полностью покрыты лесами послепожарного происхождения с доминированием высокопродуктивных сосняков различного возраста, пригодных к хозяйственному использованию. Оценив объем и качество лесных ресурсов сосновых боров, люди начали селиться на их границе со степью, обеспечивая свои нужды в топливе, лесных материалах и потребность медеплавильного производства в древесном угле в Колывани. В связи с освоением месторождений цветных металлов и степей для развития сельского хозяйства на рубеже XVIII в. в ленточных борах начались интенсивные лесозаготовительные работы, приведшие к возникновению проблем, вызывающих тревогу у современной общественности за состояние лесных экосистем в ленточных борах Алтайского края.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

По материалам лесоустройства 2014 г. Алеусского лесного массива, его рекогносцировочного обследования, а также информации, изложенной в монографии «Лесное хозяйство ленточных боров Алтайского края» (Бугаев, Косарев, 1988), проведена оценка состояния сосновых лесов, пройденных выборочными рубками, установившая их отрицательное воздействие на строение сосновых насаждений и структуру лесного покрова, что стало основанием для подготовки данного сообщения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным лесоустройства Алеусского ленточного бора, расположенного на севере Алтайского края, по состоянию на 01.01.2014 г. общая площадь земель лесного фонда лесничества достигает 62 165 тыс. га, из них покрытые лесом земли занимают 84.8 %. В структуре лесного покрова сосняки составляют 69.4 %, а березняки – 30.1 %. На долю остальных лесообразующих пород – лиственницы, кедра, клена, осины, тополя, ивы древовидной, яблони – приходится 0.5 % лесного покрова. Все березняки приурочены к пониженным влажным и избыточно-влажным местообитаниям и используются в основном для заготовки дровяной древесины. Господствующее положение в лесах массива, как и во всех ленточных борах, принадлежит соснякам, издавна являющимся объектами интенсивной эксплуатации, охраны и воспроизводства. Все они (за исключением заболоченных сосняков) приурочены к повышенным формам рельефа, к суходолам ложбин с грунтовыми водами, расположенным на глубине 2–5 м. В составе покрытой лесом площади этих местообитаний сосняки I, I^a классов бонитета составляют 11.8 %, II – 65.2, III – 20.8 и IV – 2.2 %. Такое распределение сосняков по продуктивности с доминированием (77 %) насаждений II, I, I^a классов бонитета в Западной Сибири встречается только в древних ложбинах лесостепи. Подтверждением этому служит повсеместное присутствие насаждений сосны высокой продуктивности, с запасом древесины 400–700 м³/га, которые, как выяснилось, возникли после пожаров или узко-сплошнолесосечных рубок, не пройденных выборочными рубками.

Несмотря на потенциально высокую производительность местообитания сосняков, полнота насаждений в среднем составляет 0.66. При этом высокополнотные (0.8–1.0) насаждения занимают всего 20.2 % покрытых сосной земель, среднеполнотные (0.5–0.7) – 73 % и низкополнотные (0.3–0.4) – 6.0 %. Причин такой невысокой полноты насаждений несколько, но одна из главных – выборочные рубки, начатые в середине прошлого века после отнесения ленточных боров в 1943 г. к первой группе лесов (Вангниц, 1953). Проведение этих рубок с периодической повторяемостью вызвало снижение не только полноты множества насаждений, но и привело к расстройству лесного покрова в целом, о чем свидетельствует повсеместное распространение

ние невозобновившихся задерненных прогалин, окон, старых дорог, следов трелевочных волоков с редким гибнущим подростом предварительного возобновления. Эти группировки деревьев последующего возобновления с редкими деревьями предварительного возобновления и будут являться структурными элементами будущего лесного покрова или пустырей, образовавшихся после уничтожения высокополнотных древостоев, существовавших после пожаров или после проведения узко-сплошнолесосечных рубок.

Подобное преобразование лесного покрова следует признать одним из значительных негативных последствий выборочных рубок, приведших к расстройству лесного покрова и образованию насаждений сосны с запасом 150–300 м³/га вместо 400–700 м³/га.

В связи с ущербом, нанесенным выборочными рубками, приведшим к расстройству лесного покрова и снижению полноты насаждений сосны, возникает необходимость решения этих двух проблем, что возможно только при условии разработки технологий воспроизводства лесов на основе знаний закономерностей послепожарного лесообразовательного процесса в ленточных борах, сложившегося за миллионы лет существования сосновых лесов Сибири, используемых лесоводами до 1943 г. (Седых, 2009; Мартынюк и др., 2019). Лесосечные работы в ленточных борах проводились узко-сплошнолесосечными рубками, что обеспечивало возникновение лесорастительных условий, подобных условиям на горях. На этих местообитаниях, целенаправленно созданных человеком, естественным путем возобновлялись сосновые насаждения высокой продуктивности, проходя, по Г. Ф. Морозову (1931), все возрастные этапы восстановительно-возрастной динамики древостоев сосны: самосева, молодняков, среднего возраста, приспевающих, спелых и перестойных древостоев и сопутствующих им всей совокупности видов биологического разнообразия – травянисто-кустарниковых растений и лесных животных. Этим и следует руководствоваться лесоводам при ведении любой лесохозяйственной деятельности не только в Алеусском лесном массиве, но и во всех ленточных борах Алтайского края и в защитных лесах Сибири.

При проектировании выборочных рубок при лесоустройстве 1951 г. у разработчиков вызвало большую тревогу то обстоятельство, что в распределении сосновых лесов по возрастным группам спелые и перестойные сосняки составляли всего лишь 4 %, т. е. исчезновение сосно-

вых лесов было обусловлено интенсивными рубками 30–50-х годов XX в. Ущерб, нанесенный структуре лесного покрова, ничем не могли возместить, и выборочные рубки были введены в практику лесопользования как вид главного пользования, которым предполагалось сформировать «вечные» разновозрастные сосновые леса, не свойственные природе этой светлехвойной лесной формации.

Именно выборочные рубки в сосновых ленточных борах, активно проводимые с тех пор, и породили проблемы, которые не решены до настоящего времени, также как не решен и главный вопрос, откуда и каким образом в то время в составе лесного покрова появились молодняки и средневозрастные насаждения, занимающие 84 % покрытой лесом площади. А они возникли стараниями прежних поколений лесоводов при проведении узко-сплошнолесосечных рубок и через 60–70 лет стали высокопродуктивными насаждениями, а также объектами проведения выборочных рубок, узаконенных в 1943 г.

Задуманные в 1943 г. преобразования сосновых лесов, направленные на создание «вечно существующих» разновозрастных сосновых автоморфных лесов высокой продуктивности, в строении древостоев никоим образом не проявились. Даже лесоводам XIX в. было известно, что их и не следовало ожидать ввиду отсутствия надежного подроста (Ткаченко, 1955). Руководствуясь знаниями о послепожарном развитии сосняков и всех автоморфных сосняков в России, для восстановления леса на месте вырубленных деревьев лесоводы применяли сплошные узколесосечные рубки, обеспечивающие на вырубках лесорастительные условия как на горях. Эти рубки в один прием обеспечивали взятие всей древесины и даже с проведением огневой очистки порубочных отходов создавали благоприятные условия для возобновления и развития одновозрастных высокопродуктивных сосняков.

Если бы в то время, когда вводились выборочные рубки, в лесопользовании ленточных боров были бы применены узко-сплошнолесосечные рубки, то, пожалуй, с высокой вероятностью в материалах лесоустройства 2013 г. в Панкрушихинском лесничестве молодняки не занимали бы всего лишь 1.5 % покрытой лесом площади, средневозрастные – 13.4 %, приспевающие – 19.0 %, а спелые и перестойные насаждения – 66.1 %.

Дальнейшая реализация таких ущербных правил лесного хозяйства в ленточных борах

приведет практически к полному исчезновению молодняков и средневозрастных насаждений, и в составе лесного фонда будут доминировать престарелые леса, которые в ближайшей перспективе превратятся в пустыри или сгорят в результате катастрофических лесных пожаров, и все вернется на «круги своя». На их местобитаниях начнут возникать молодые сосновые насаждения, которые будут развиваться согласно закономерностям лесообразовательного процесса, отработанного природой за миллионы лет существования сосны (Седых, 2009)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительная оценка данных лесоустойчивости 1951 и 2013 гг. указывает на то, что за прошедшие 60 с небольшим лет в Панкрушинском лесничестве площадь молодняков сократилась в 17 раз, площадь средневозрастных насаждений уменьшилось в 4 раза (400 %), а площадь приспевающих, спелых и перестойных сосняков увеличилась с 16 до 85 %. Это означает, что в целом структура лесного покрова ленточных боров приобрела крайне неустойчивое состояние по отношению к воздействию экзогенных природных и антропогенных факторов. Такой темп преобразования лесного покрова, вызванный выборочными рубками, через 50–70 лет приведет к покрытию всей площади суходолов Алеусского леса разновозрастными, сильно расстроенными низкопродуктивными и перестойными сосняками с отсутствием автономно существующих молодняков, средневозрастных и приспевающих насаждений, утратой вместе с ними значительной части биологического разнообразия и экосистемных функций в ленточных борах Алтайского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бугаев В. А., Косарев Н. Г. Лесное хозяйство ленточных боров Алтайского края. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1988. 312 с.
 Бузыкин А. И. Сосновые леса Восточного Прибайкалья и возобновление в них // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1965. С. 5–32.
 Вангниц П. Р. Ленточные боры. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953. 61 с.

Волков И. А. Позднечетвертичная субэдральная формация // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. М.: Наука, 1971. Вып. 107. 253 с.
 Иванов В. А., Иванова Г. А. Пожары от гроз в лесах Сибири. Новосибирск: Наука. 2010. 160 с.
 Заблоцкий В. И., Черных В. А., Фуряев В. В. Стратегия повышения пожароустойчивости и снижения горимости ленточных боров Алтая // Лесн. хоз-во. 2003. № 3. С. 44–47.
 Казьмин С. П. Геоморфология Восточной Кулунды и Барабы. Новосибирск: НИЦ ОИГГМ СО РАН, 1997. 46 с.
 Мартынюк А. А., Сидоренков В. М., Желдак В. И., Лямцев Н. И., Рябцев О. В., Жафяров А. В. Ленточные боры Алтайского края – состояние и совершенствование хозяйства в них // Лесохоз. инф. 2019. № 1. С. 35–47.
 Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1948. 125 с.
 Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л.: ГИЗ, 1931. 438 с.
 Побединский А. В. Влияние приемов организации работ по заготовке леса и способов трелевки на лесовозобновление. Л.: ЛЛТА им. С. М. Кирова, 1950. 208 с.
 Санников С. Н. Лесные пожары как эволюционно экологический фактор лесообразования популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу: Материалы координац. совещ., сост. 18–22 мая 1971 г. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1973. С. 236–277.
 Седых В. Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.
 Софронов М. А. Лесообразовательный процесс в лесах на холодных почвах и его связь с пожарами // Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Архангельск: АЛТИ, 1991. С. 169–171.
 Таценко М. Е. Общее лесоводство: учеб. пособ. 2-е изд., испр. и доп. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 600 с.
 Цветков П. А. Лесовозобновительная роль пожаров в северо-таежных лиственничниках Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 1996. № 1. С. 61–66.
 Фуряев В. В. Лесные пожары, как экологический фактор формирования тайги // Проблемы лесоведения Сибири. М.: Наука, 1977. С. 136–147.
 Фуряев В. В., Заблоцкий В. И., Черных В. А. Пожароустойчивость сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 2005. 159 с.
 Фуряев В. В., Заблоцкий В. И., Черных В. А., Самсоненко С. Д. Лесоводственное и пирологическое обоснование необходимости повышения пожароустойчивости лесов Алтая // Лесн. хоз-во. 2006. № 5. С. 39–40.
 Фуряев В. В., Заблоцкий В. И., Черных В. А., Злобина Л. П. Устойчивость ленточных боров Алтая к воздействию пожаров // Лесоведение. 2009. № 3. С. 11–19.
 Фуряев В. В., Черных В. А., Злобина Л. П. Роль подростов в формировании комплекса лесных горючих материалов и снижении пожароустойчивости ленточных боров Алтая // Лесоведение. 2010. № 3. С. 15–20.

CONSEQUENCES OF SELECTIVE FELLING IN THE BELT PINE FORESTS

V. N. Sedykh

*West-Siberian Division of V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences,
Siberian Branch – Separate Division of the Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center,
Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Zhukovskiy str., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russian Federation*

E-mail: tayga-eko@yandex.ru

Based on the analysis of long-term forest planning materials of the belt pine forests and a reconstructive survey of the state of pine forests of the Aleus forest massif, which underwent selective cutting, it was established that over 80 years of their use, due to a decrease in the density of tree stands, a significant disorder of the forest cover occurred, and the productivity of pine stands significantly decreased. At the same time, mature and overmature uneven-aged pine stands of medium and low productivity began to significantly dominate in pine forests, which reduced the resistance of the forest cover to the impact of exogenous natural and anthropogenic factors, in particular fires. It is predicted that as a result of such a rate of transformation of the age structure of the pine forest, autonomously existing young stands, middle-aged, maturing pine stands will disappear in the next 80 years. Following this, due to the accumulated forest litter and developed grass and shrub cover, forest fires will increasingly occur, which will activate the forest formation process, worked out by nature over millions of years of the existence of the light coniferous species – pine. To eliminate these undesirable consequences, it is recommended to replace selective cutting with classic narrow-clear-cutting.

Keywords: *belt pine forests, selective and narrow-clear-cutting, forest formation process.*

How to cite: *Sedykh V. N. Consequences of selective felling in the belt pine forests // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 82–86 (in Russian with English abstract and references).*

CONTENTS

SUMMARISING ARTICLES

A. V. Lebedev

A Review of Methods for Modeling Tree Response to Climate Change Using Provenances Trials Data 3

V. A. Usoltsev

Grafting of Tree Root Systems. 2. Ecology, Biology, Modeling 20

RESEARCH ARTICLES

V. A. Ivanov, E. I. Ponomarev, E. O. Baksheeva, D. V. Shebeko, G. A. Ivanova

Zoning Forest Territory of the Central Siberian Subtaiga-Forest-Steppe Region According to the Degree of Anthropogenic Fire Hazard 47

V. G. Soukhovolsky, A. V. Kovalev, P. A. Krasnoperova, V. V. Soldatov

Environmental Detective: Why Did the Trees in Krasnoturansky Pine Forest Die? 57

V. E. Benkova, R. S. Akhmetov, A. V. Shashkin, J. S. Dukenov, D. V. Ovchinnikov, A. V. Benkova,

D. A. Dosmanbetov, M. A. Uashev, E. A. Shashkin, Yu. V. Kladko, D. A. Mashukov

Features of Radial Growth of Turanga in the Floodplains of the Ili and Syrdarya Rivers (Kazakhstan) 72

SHORT COMMUNICATION

V. N. Sedykh

Consequences of Selective Felling in the Belt Pine Forests 82

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

А. В. Лебедев

Методы моделирования реакции деревьев на климатические изменения по данным испытаний географических культур	3
---	---

В. А. Усольцев

Срастание корневых систем деревьев. 2. Экология, биология, моделирование	20
--	----

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

В. А. Иванов, Е. И. Пономарев, Е. О. Бакиеева, Д. В. Шебеко, Г. А. Иванова

Районирование лесной территории Среднесибирского подтаежно-лесостепного района по степени антропогенной пожарной опасности	47
--	----

В. Г. Суховольский, А. В. Ковалев, П. А. Красноперова, В. В. Солдатов

Экологический детектив: почему погибли деревья в Краснотуранском бору?	57
--	----

В. Е. Бенькова, Р. С. Ахметов, А. В. Шашкин, Ж. С. Дуkenов, Д. В. Овчинников, А. В. Бенькова, Д. А. Досманбетов, М. А. Уашев, Е. А. Шашкин, Ю. В. Кладько, Д. А. Машуков

Особенности радиального роста туранги разнолистной в поймах рек Или и Сырдарья (Казахстан)	72
--	----

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

В. Н. Седых

Последствия выборочных рубок в ленточных борах	82
--	----