

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2022

Оригинальные статьи

- Мелколиственные леса центра Русской равнины: экология и перспективы возобновления
коренных сообществ
Н. Г. Беляева, О. В. Морозова, Т. В. Черненкова, К. А. Корзников, Е. Г. Суслова 115
- Воздействие ветровала на структуру и фитомассу древостоев кедровников и березняков
Центрального Сихотэ-Алиня
*А. В. Иванов, М. А. Сало, С. Н. Бондарчук, Д. Г. Замолодчиков,
А. В. Могилева, Н. А. Кочкарин* 132
- Формирование молодняков после рубок и пожаров в темнохвойных
осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня
С. Г. Глушко, Т. А. Комарова, Н. Б. Прохоренко 144
- Влияние воздушного промышленного загрязнения на химический состав опада хвои
сосны в сосновых лесах на северном пределе распространения
Е. А. Иванова, Н. В. Лукина, В. Э. Смирнов, Л. Г. Исаева 157
- Цитогенетический полиморфизм семенного потомства дуба черешчатого
в условиях антропогенного загрязнения г. Москвы
В. Н. Калаев, И. В. Игнатова, Н. Ю. Кулакова, Е. А. Калаева, С. А. Епринцев 172
- Закономерные изменения влажности почв в хвойных лесах заказника “Уддьль”
Нижнего Приамурья
Л. С. Шарая, П. С. Ван 188
- Пространственно-временная изменчивость климатического сигнала в радиальном
приросте ели в бассейне реки Печоры
А. В. Манов, И. Н. Кутявин 199
-

Из истории лесной науки

- История изменений в экономической оценке лесных ресурсов для финансирования
лесного хозяйства Российской Федерации
В. В. Беспалова 213
-
-

CONTENTS

No. 2, 2022

Original Articles

- Small-Leaved Forests of the Centre of the East European Plain: Ecology and Regeneration Perspectives of Native Forests
N. G. Belyaeva, O. V. Morozova, T. V. Chernen'kova, K. A. Korznikov, and Ye. G. Suslova 115
- Windfall's Impact on Structure and Phytomass of the Siberian Pine and Birch Forests of the Central Sikhote-Alin
A. V. Ivanov, M. A. Salo, S. N. Bondarchuk, D. G. Zamolodchikov, A. V. Mogileva, and N. A. Kochkarina 132
- Young Forests Forming after Fellings and Fires in Dark Coniferous Sedge-Fern Forests of the Southern Sikhote-Alin
S. G. Glushko, T. A. Komarova, and N. B. Prokhorenko 144
- Industrial Airborne Pollution's Impact on the Chemical Composition of Pine's Needles in Forests on the Northern Boundaries of Its Areal
Ye. A. Ivanova, N. V. Lukina, V. E. Smirnov, and L. G. Isayeva 157
- Cytogenetic Polymorphism of the Common Oak's Seed Progeny under the Conditions of Anthropogenic Pollution's in Moscow
V. N. Kalaev, I. V. Ignatova, N. Yu. Kulakova, E. A. Kalaeva, and S. A. Eprintsev 172
- Natural Changes in Soils' Moisture in Coniferous Forests of the "Udyly" Natural Reserve in the Lower Amur Basin
L. S. Sharaya and P. S. Van 188
- Spatial-Time Variability of a Climatic Signal in Spruce Radial Growth in Pechora River Basin
A. V. Manov and I. N. Kutyavin 199
-

Annals of Forest Science

- History of Changes in an Economic Assessment of Forest Resources for Financing the Forest Industry of the Russian Federation
V. V. Bespalova 213
-
-

УДК 574.42

МЕЛКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА ЦЕНТРА РУССКОЙ РАВНИНЫ: ЭКОЛОГИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ КОРЕННЫХ СООБЩЕСТВ¹

© 2022 г. Н. Г. Беляева^а, * О. В. Морозова^а, Т. В. Черненькова^а, К. А. Корзников^б, Е. Г. Сулова^с^аИнститут географии РАН, Старомонетный переулок, 29, Москва, 119017 Россия^бБотанический сад-институт ДВО РАН, ул. Маковского, 142, Владивосток, 690024 Россия^сМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*E-mail: belyaeva@igras.ru

Поступила в редакцию 08.07.2021 г.

После доработки 12.07.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Мелколиственные леса центра Русской равнины имеют широкое распространение, и их площадь продолжает увеличиваться в связи с зарастанием брошенных сельскохозяйственных земель. В Московской области они занимают почти половину всех лесов региона. Рассмотрены состав, экология и динамика лесов с доминированием березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*), осины (*Populus tremula*), ольхи серой (*Alnus incana*) и ольхи черной (*Alnus glutinosa*) в центре Русской равнины на примере Московского региона. На основе эколого-фитоценотической классификации выделены 11 групп ассоциаций, из которых 8 относятся к производным и 3 – к условно-коренным типам сообществ. Установлено, что основным экологическим фактором, влияющим на различия состава лесов, является увлажнение почв. Такие факторы, как освещенность, кислотность и богатство почв азотом, дифференцируют сообщества на следующих уровнях в рамках двух кластеров групп различного увлажнения почв. Участие основных коренных лесообразующих видов деревьев меняется в зависимости от экологических условий местообитаний мелколиственных лесов. Ель европейская (*Picea abies*) наиболее активна в среднем диапазоне экологических условий, в крайних значениях экологических факторов ее участие уменьшается. Липа мелколистная (*Tilia cordata*) и дуб черешчатый (*Quercus robur*) чаще отмечены в условиях увеличения богатства почв и хорошего дренажа, а сосна (*Pinus sylvestris*) – только в условиях хорошего освещения, которые складываются в березовых лесах кустарничково-травяно-сфагновой группы. В подросте условно-коренных серо- и черноольховых лесов высоко участие ольхи серой и ольхи черной, в то время как в производных березовых и осинновых сообществах преобладает в основном ель. Вероятно, при отсутствии нарушений березняки широколиственные, осинники широколиственные и влажноотравно-широколиственные скорее остальных будут заменены условно-коренными хвойно-широколиственными сообществами, поскольку на фоне преобладания ели в подросте в данных группах хорошо возобновляется липа, а также отмечается примесь широколиственных пород в древостое.

Ключевые слова: мелколиственные леса, типологическое разнообразие, производные и условно-коренные леса, Московская область, экология местообитаний, деревья решений.

DOI: 10.31857/S0024114822020036

Основными лесообразующими породами хвойно-широколиственной зоны Русской равнины, согласно взглядам С.Ф. Курнаева (1968), являются ель европейская (*Picea abies*)² и липа мелколистная (*Tilia cordata*). Такие леса должны занимать господствующее положение на водораздельных пространствах, особенно на покровных суглинках, подстилаемых моренными отложениями. Согласно альтернативной точке зрения (Разумов-

ский, 2011), коренным типом растительности этой полосы являются дубравы с дубом черешчатым (*Quercus robur*). Однако вследствие многовековой хозяйственной деятельности коренные леса на этой территории повсеместно были сведены, а на их месте в настоящее время существуют разного рода производные³ сообщества, существенная доля которых приходится на мелколиственные леса.

Хвойно-широколиственные леса Русской равнины начали массово сводиться под пашни еще в

¹ Работа выполнена по теме ИГ РАН № 0148-2019-0007.

² Названия видов сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой (2003).

³ Производные сообщества – это серийные биогеоценозы (сообщества) после пожаров, антропогенных нарушений, мелиорации и т.д. (Сукачев, 1934).

XI–XII вв., а к началу XVI в. “уровень распашки приблизился к максимально возможному”. Поскольку поддерживать плодородие на постоянных полях не получалось, трехпольное земледелие сочеталось с переложным, по крайней мере, до второй половины XIX в. (Абатуров, 2000; Милов, 2006). Это приводило к высокому участию березовых и осиновых лесов в лесном покрове хвойно-широколиственной зоны. Создание культур еловых и сосновых лесов в XX веке и изменение способов ведения сельского хозяйства несколько снизили участие мелколиственных сообществ, однако в последние десятилетия наблюдается активное зарастание заброшенных сельскохозяйственных угодий (Potapov et al., 2015), что приводит к увеличению их доли в лесном покрове центра Русской равнины. На территории Московской области уже к концу XVIII в. леса в основном были производными мелколиственными (Рахилин, 1997; Беляева, Попов, 2016). По официальным данным, в настоящее время мелколиственные леса произрастают на 40,6% ее лесопокрытой площади (Лесной план, 2018), среди них березовые составляют 77% (Лесной план, 2018).

К мелколиственным видам деревьев иногда относят только березу и осину (Алехин, 1951), другие авторы включают также ольху серую и ивы (Ниценко, 1972). Ивовые леса из ивы козьей (*Salix caprea*), а также пойменные из ивы белой (*Salix alba*) и ивы ломкой (*S. fragilis*), которые тянутся прерывистыми полосами вдоль рек, формируют небольшие массивы в регионе. Не все мелколиственные леса являются производными. Условно-коренные⁴ типы сообществ (которые иногда рассматриваются как длительнопроизводные) приурочены главным образом к переувлажненным местообитаниям (заболоченным различного типа, приречьевым и пойменным). Авторы ранее опубликованных работ сообщают о высоком типологическом разнообразии производных и условно-коренных мелколиственных лесов (Ниценко, 1972; Абатуров и др., 1982; Василевич, 1996; Василевич, Щукина, 2001). Для территории Европейской России А.А. Ниценко (1972) на основе экологических условий местообитаний выделено 13 групп ассоциаций только для березовых лесов, а ассоциаций всех мелколиственных лесов, выделенных на основе доминирования видов, насчитывается несколько десятков. Такое дробное деление ограничивает статистическую обработку и корректный анализ в рамках данной работы. Для Северо-Запада России на основе доминантно-флористического подхода описана 31 ассоциация

⁴ Условно-коренные сообщества – устойчивые стадии в процессе развития демулационных смен с нарушениями первоначального состояния. Их современный состав и облик близок коренному сообществу, но они испытывают прямое или косвенное антропогенное воздействие (Емельянова, Огурева, 2006).

формаций сероольховых, березовых и осиновых лесов (Василевич, 1996; Бибикина, 1998; Василевич, 1998). Причины высокого ценотического разнообразия связаны с различным сукцессионным состоянием сообществ и с широким экологическим ареалом основных лесообразователей, в первую очередь, березы пушистой и березы повислой (Atkinson, 1992; Ветчинникова, 2004). Осина является гораздо более требовательной к условиям произрастания – она не переносит кислых и плохо дренированных почв (Ниценко, 1972; Possen et al., 2011), плохо растет на сухих и небогатых почвах (Blumenthal, 1942), однако хорошо возобновляется как семенным, так и вегетативным способом и заселяет вырубку даже активнее, чем береза (Ниценко, 1972), при условии подходящего местообитания и наличия источника семян. При сочетании экологических условий (достаточно дренированные и богатые местообитания) лесообразующими породами являются и береза, и осина, а в травяно-кустарничковом ярусе принимают участие виды неморальной и нитрофильно-неморальной групп.

Мелколиственные леса играют важную роль в лесном покрове: улучшают качество почв (увеличивается содержание калия, кальция, магния), выполняют водорегулирующую и противоэрозийную функции, участвуют в стоке атмосферной углекислоты, формируют местообитания для многих видов живых организмов, поддерживают биоразнообразие, обладают высокой продуктивностью (Ниценко, 1972; Perala, Alm, 1990; Brandtberg et al., 2000; Organisation ..., 2003; Ferm, 1993; Гульбе и др., 2016). Одна из важнейших функций мелколиственных лесов – создание условий для спонтанного (естественного) восстановления условно-коренных сообществ. Несмотря на широкое распространение мелколиственных лесов, систематизированному изучению их видового и типологического состава исследователи уделяли гораздо меньше внимания по сравнению с условно-коренными хвойными, хвойно-широколиственными и широколиственными лесами.

Цель исследования – выявление типологического разнообразия мелколиственных лесов и оценка перспектив возобновления коренных типов сообществ на основе анализа состава подроста и экологической приуроченности разных типов сообществ на примере территории Московского региона.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследований включает всю территорию Московской области, которая располагается в центральной части Русской равнины (35°10'–40°15' в.д., 54°12'–56°55' с.ш.) и относится в основном к зоне широколиственно-хвойных лесов, а на юге – широколиственных (Курнаев, 1973;

Грибова и др., 1980). Перепад высот составляет 90–320 м, а средние уклоны – 2° (Chernenkova et al., 2020).

В данной работе к мелколиственным сообществам отнесены березовые, осиновые, сероольховые и черноольховые леса. Традиционно считается, что береза повислая и береза пушистая в центре Русской равнины разделяются по экологическим предпочтениям: береза пушистая может произрастать в переувлажненных местообитаниях, в то время как береза повислая предпочитает хороший дренаж (Ветчинникова, 2004). На практике оба вида берез по морфологическим признакам трудно различимы, поскольку обладают высокой полиморфностью, к тому же в природе широко распространены гибриды этих видов (Perala, Alm, 1990). Молекулярно-генетические исследования показали (Маслов и др., 2019), что оба вида берез могут встречаться в различных условиях увлажнения. В связи с этим при анализе сообществ с участием берез мы вслед за А.А. Ниценко (1972) и В.И. Василевичем (1996) не выделяем формации из березы пушистой и березы повислой, а рассматриваем их в рамках одной формации березовых лесов.

Работа основана на анализе полного видового состава сосудистых растений и мохообразных 435 геоботанических описаний, собранных в 1998–2019 гг. и выполненных по стандартной методике. Нами принято традиционное обозначение ярусной структуры сообществ: А – древесный ярус (иногда с двумя ярусами), В – деревья и кустарники высотой 1–10 м; С – травяно-кустарниковый ярус (в том числе деревья и кустарники высотой ниже 1 м); D – мохово-лишайниковый ярус. Классификация сообществ проведена с использованием эколого-фитоценологического подхода (Черненко, Морозова, 2017). Выделены синтаксоны уровня групп ассоциаций на основе представленности эколого-морфологических групп видов подчиненных ярусов и доминирующему виду (видам) в древостое. По содержанию синтаксоны согласуются с типологическими категориями, используемыми в отечественной геоботанической школе (Рысин, Савельева, 2007; Огуреева и др., 2008). Названия синтаксонов продублированы латинским вариантом в соответствии с кодексом номенклатуры (Нешатаев, 2001). Для формальной проверки классификации применен линейный пошаговый дискриминантный анализ в программе IBM SPSS Statistics 22. В качестве переменных предикторов использованы значения покрытий видов древостоя и сумма покрытий видов, относящихся к определенной эколого-ценотической группе (ЭЦГ). Отнесение видов к ЭЦГ выполнено по модифицированной схеме В.Э. Смирнова с соавторами (2006) с учетом диагностических видов классов растительности в системе Браун-Бланке (Ермаков, 2012; Mucina et al., 1993).

Для выявления приуроченности типов сообществ к экологическим условиям местообитаний проведена NMDS ординация описаний в среде статистического программирования R (R Core Team, 2019). На основе экологических шкал Элленберга (Ellenberg et al., 1991) для каждого описания в программе Juice 7.0 (Tichý, 2002) рассчитаны показатели кислотности почв (R), увлажнения почв (M), богатства почв азотом (N) и освещенности (L) с учетом покрытия вида (weighted by species cover). В видовом списке мелколиственных лесов региона (по нашим описаниям) 84% видов присутствуют в списке Элленберга (Ellenberg et al., 1991).

Для отображения изолиний участия коренных видов деревьев в составе сообществ (ели, сосны, липы и дуба) на ординационном пространстве посчитана сумма значений проективных покрытий каждого вида во всех ярусах (А, В, С) для каждого описания. По экологическим переменным (шкалам Элленберга) построено дерево решений в программе R. Для построения дерева решений по участию коренных видов деревьев в производных мелколиственных лесах были случайным образом отобраны по 10 описаний и использованы значения покрытий сосны, ели и широколиственных видов отдельно по ярусам А, В и С. Отдельно по среднему проективному покрытию подроста в ярусе В построены накопительные гистограммы для всех 11 групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мелколиственные леса отнесены к 11 группам ассоциаций, из которых большая часть (6 групп) принадлежит формации березовых лесов, 2 – осиновых, 2 – черноольховых, 1 – сероольховых лесов (табл. 1).

Согласно проведенному дискриминантному анализу, общее качество классификации составляет 79.5%. Предсказанная принадлежность анализируемых синтаксонов к определенным классам различна. С наилучшим качеством (100%) выделяются сероольховые влажнотравно-широкотравные леса (группа 9), что в значительной степени объясняется доминированием серой ольхи в древостое только в этой группе. Самое низкое качество классификации наблюдается для березовой мелкотравно-широкотравной группы (66.7%) (группа 1), причем почти 17% описаний, отнесенных по экспертной оценке к данной группе сообществ, анализ распознал как березовые широколиственные леса. Это связано со сложностью отнесения сообществ к мелкотравно-широкотравным или же к широколиственным сообществам внутри одной формации, поскольку наблюдаются естественные плавные переходы соотношения видов мелкотравья и широколиственного. Сообщества остальных групп ассоциаций по результатам ана-

Таблица 1. Группы ассоциаций мелколиственных лесов Московской области

№ группы	Формация и группа ассоциаций	Число описаний
Формация березовых лесов <i>Betuleta pubescentis-pendulae</i>		
1	Березовая мелкотравно-широкоотравная <i>Betuleta pendulo-pubescentis parvi-nemoraloherbosa</i>	36
2	Березовая широкоотравная <i>Betuleta pendulo-pubescentis nemoraloherbosa</i>	154
3	Березовая влажнотравно-широкоотравная <i>Betuleta pendulo-pubescentis nitrophilo-nemoraloherbosa</i>	12
4	Березовая травяно-болотная <i>Betuleta pendulo-pubescentis uliginoherbosa</i>	18
5	Березовая разнотравная <i>Betuleta pendulo-pubescentis varioherbosa</i>	23
6	Березовая кустарничково-травяно-сфагновая <i>Betuleta pendulo-pubescentis fruticulososo-herboso-sphagnosa</i>	10
Формация осиновых лесов <i>Populeta tremulae</i>		
7	Осиновая широкоотравная <i>Populeta tremulae nemoraloherbosa</i>	85
8	Осиновая влажнотравно-широкоотравная <i>Populeta tremulae nitrophilo-nemoraloherbosa</i>	15
Формация сероольховых лесов <i>Alneta incanae</i>		
9	Сероольховая влажнотравно-широкоотравная <i>Alneta incanae nitrophilo-nemoraloherbosa</i>	28
Формация черноольховых лесов <i>Alneta glutinosae</i>		
10	Черноольховая влажнотравно-широкоотравная <i>Alneta glutinosae nitrophilo-nemoraloherbosa</i>	23
11	Черноольховая травяно-болотная <i>Alneta glutinosae uliginoherbosa</i>	31

лиза были отнесены к предсказанному классу с вероятностью 70% и более. Если же анализ распознавал сообщество ближе к другой группе, то в большинстве случаев относил его в группу той же формации или того же характера травяно-кустарничкового яруса.

Ниже дана общая характеристика сообществ выделенных групп ассоциаций.

Группа 1. Березовые мелкотравно-широкоотравные леса. Проективное покрытие (представлены среднее и стандартное отклонение) яруса А – 59 ± 18.5 , В – 34 ± 21.1 , С – 55 ± 25.6 , D – 17 ± 15.4 . Первый ярус древостоя сформирован березой (*Betula pendula*, *B. pubescens*), иногда с примесью *Picea abies* и *Populus tremula*. Второй ярус, если он выражен, образует *Picea abies*. В ярусе В обычен подрост ели, иногда присутствует *Corylus avellana*. В травяном ярусе преобладает *Oxalis acetosella*, часты бореальные виды – *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*. С меньшим проективным покрытием, но высокой встречаемостью, отмечены *Ajuga reptans*, папоротники (*Athyrium filix-femina*,

Dryopteris carthusiana, *D. filix-mas*), *Galeobdolon luteum*, *Lysimachia nummularia*. В нескольких описаниях высокое покрытие отмечено для *Aegopodium podagraria* и хвощей (*Equisetum pratense* и *E. sylvaticum*). Ярус мхов образован *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Cirriphyllum piliferum*.

Группа 2. Березовые широкоотравные леса. Проективное покрытие яруса А – 64.8 ± 17.4 , В – 40.9 ± 21.6 , С – 66.3 ± 17.9 , D – 8.5 ± 9.2 . Первый ярус древостоя сформирован *Betula pendula* и *B. pubescens*, как примесь встречаются *Acer platanoides*, *Picea abies*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*. *P. abies* также формирует второй древесный ярус, который развит не всегда. Ярус В очень хорошо выражен и состоит в основном из *Corylus avellana* и подроста *P. abies*. В травяном ярусе с относительно высоким проективным покрытием встречается группа неморальных видов: *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, иногда *Mercurialis perennis*. Часто встречаются, но не образуют высокого

проективного покрытия виды: *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*, папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*), *Ranunculus casubicus*, *Stellaria holostea*. Моховой ярус развит слабо, к наиболее часто встречающимся видам мхов относятся *Atrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Группа 3. Березовые влажнотравно-широко-травные леса. Проективное покрытие яруса А – 57.5 ± 18.5 , В – 33.8 ± 20.6 , С – 71.7 ± 18.8 , D – 9.3 ± 6.1 . Лесной полог сформирован *Betula pendula* и *B. pubescens* с примесью *Populus tremula*. Во втором древесном ярусе, при его наличии, присутствуют *Picea abies*, *Betula pendula* и *B. pubescens*, редко – *Alnus incana*, *Quercus robur*, *Salix caprea*. Ярус В разреженный, его образуют *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, а также подрост *Picea abies*, *Betula pendula* и *B. pubescens*. Травяно-кустарничковый ярус состоит из двух подъярусов. Верхний подъярус образован *Filipendula ulmaria*, папоротниками (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*), иногда встречаются группировки *Urtica dioica*. Во втором подъярусе обычны *Ajuga reptans*, *Deschampsia cespitosa*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, ряд бореальных видов – *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, *Luzula pilosa* и *Rubus saxatilis*. В ярусе мхов наиболее часто встречаются *Atrichum undulatum* и *Cirriphyllum piliferum*.

Группа 4. Березовые травяно-болотные леса. Проективное покрытие яруса А – 63.6 ± 10.0 , В – 28.6 ± 15.0 , С – 82.5 ± 10.2 , D – 32.2 ± 25.9 . Древостой сформирован преимущественно *Betula pubescens*, иногда с примесью *Populus tremula*, *Alnus glutinosa*, изредка с участием *Padus avium*, *Salix caprea* и *S. pentandra*. Древостои, как правило, одноярусные, второй ярус, если он развит, образован *Picea abies*. В ярусе В чаще всего встречаются *Frangula alnus* и *Salix cinerea*. В травяном ярусе преобладают *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*, *Phragmites australis*, а также осоки (*Carex acuta*, *C. appropinquata*, *C. elongata*), образующие кочки, часто встречается *Deschampsia cespitosa*. Между кочками произрастают *Carex vesicaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Ranunculus repens*. Иногда встречаются *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Thyselium palustre*. В ярусе мхов наиболее обычны *Climacium dendroides* и *Aulacomnium palustre*.

Группа 5. Березовые разнотравные леса. Проективное покрытие яруса А – 57.8 ± 20.4 , В – 18.7 ± 16.4 , С – 71.9 ± 18.8 , D – 9.0 ± 11.1 . Древостой двухъярусный. Первый состоит из *Betula pendula* и *B. pubescens* с примесью *Populus tremula* и *Salix caprea*. Второй сложен деревьями *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Picea abies*, *Populus tremula*, *Salix caprea*, редко с участием широколиственных пород. Ярус В развит слабо, но иногда велико покрытие подроста *Picea abies*, часто встречаются *Frangula*

alnus, *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Corylus avellana*. В травяном ярусе по проективному покрытию преобладают виды лугово-опушечной группы: *Fragaria vesca*, *Chamaenerion angustifolium*, *Veronica chamaedrys*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*. Часто встречаются *Angelica sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia nummularia*, *Ajuga reptans*, *Convallaria majalis*, *Solidago virgaurea*, *Taraxacum officinale*. Моховой покров почти не выражен, наиболее развиты куртинки *Atrichum undulatum*.

Группа 6. Березовые травяно-кустарничково-сфагновые леса. Проективное покрытие яруса А – 49.0 ± 20.8 , В – 31.5 ± 21.9 , С – 63.5 ± 16.0 , D – 90.5 ± 1.6 . Древостой одноярусный, сформирован *Betula pubescens*, в редких случаях с примесью *Pinus sylvestris*, *Picea abies* или *Populus tremula*. Ярус В развит слабо, его образуют *Frangula alnus* и подрост *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, часто встречается *Salix cinerea*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают болотные кустарнички и травы: *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex lasiocarpa*. В ярусе мхов обычны *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Sphagnum magellanicum* и *Sphagnum* spp.

Группа 7. Осинные широколиственные леса. Проективное покрытие яруса А – 62.5 ± 18.3 , В – 42.8 ± 23.7 , С – 64.4 ± 21.1 , D – 8.8 ± 7.9 . Первый древесный ярус состоит из *Populus tremula* с примесью *Betula pendula* и *B. pubescens*, зачастую также с участием *Picea abies*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*. Второй ярус обычно развит, сложен преимущественно деревьями *Picea abies*, с участием широколиственных видов (в т.ч. *Ulmus glabra*). Ярус В хорошо развит, его образует *Corylus avellana*, часто отмечается подрост *Picea abies*, *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*. Травяной ярус состоит преимущественно из неморальных трав и отличается полидоминантностью: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*. Обычны *Ajuga reptans*, папоротники (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*), *Paris quadrifolia*, *Ranunculus cassubicus*, *Stellaria holostea*. В моховом покрове чаще других видов встречаются *Atrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Eurhynchium angustirete*, *Oxyrhynchium hians*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciurohynchium curtum*.

Группа 8. Осинные влажнотравно-широко-травные леса. Проективное покрытие яруса А – 61.7 ± 21.7 , В – 44.3 ± 19.6 , С – 76.3 ± 13.8 , D – 18.1 ± 15.1 . Первый ярус древостоя сформирован *Populus tremula* со значительной примесью *Betula pendula* и *B. pubescens*, изредка – *Quercus robur*, *Picea abies*, *Alnus incana*, *A. glutinosa*. Второй ярус развит и присутствует почти всегда. Образован, в основном, *Picea abies*, изредка *Padus avium*, *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Quercus robur*, *Tilia*

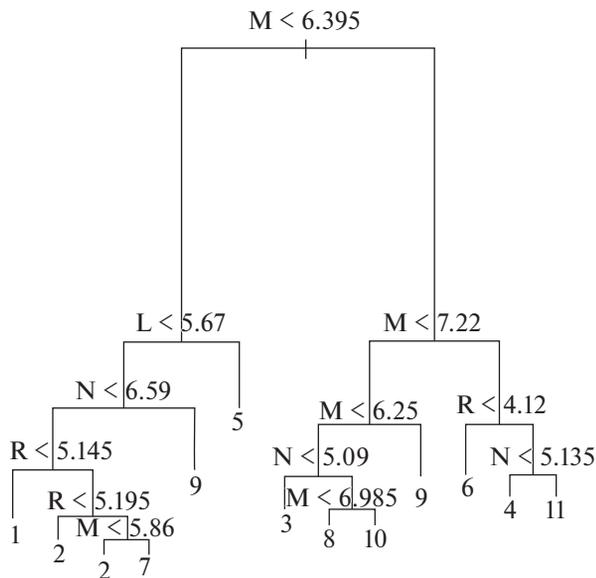


Рис. 1. Дерево решений по экологическим переменным: М – увлажненность почв; L – освещенность; N – богатство почв азотом; R – кислотность почв. Расшифровка номеров групп приведена в таблице.

cordata. Ярус В хорошо развит, в основном образован *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, иногда встречаются *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*. Обилен подрост *Picea abies*, подрост других древесных видов (*Populus tremula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*) встречается реже и с меньшим покрытием. В травяном ярусе преобладают *Athyrium filix-femina*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Pulmonaria obscura*. Часты *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum pratense*, *Lysimachia nummularia*, *L. vulgaris*, *Paris quadrifolia*, *Ranunculus cassubicus*. В моховом ярусе обычны *Atrichum undulatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Rhizomnium punctatum*, *Sciuropnum curtum*.

Группа 9. Сероольховые влажнотравно-широко-
травные леса. Проективное покрытие яруса А – 58.0 ± 14.0 , В – 33.2 ± 16.4 , С – 94.5 ± 8.5 , D – 28.1 ± 19.2 . Древостой одноярусный, состоит из *Alnus incana* с примесью *Padus avium*. В подросте яруса В представлена в основном ольха серая. *Picea abies* и широколиственные виды почти всегда отсутствуют. Среди кустарников в ярусе В изредка встречаются *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Sambucus racemosa*. Травяной ярус состоит из двух подъярусов. Верхний образован *Urtica dioica*, *Campylosiphium latifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Rubus idaeus*. Нижний – *Aegopodium podagraria*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Galeobdolon luteum*, *Geum rivale*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Myosoton aquaticum*. Моховой ярус сформирован *Plagiomnium undulatum*, часто встречаются *Brachythecium rutabulum*, *Oxyrrhynchium hians*.

Группа 10. Черноольховые влажнотравно-широ-
котравные леса. Проективное покрытие яруса А – 70.2 ± 14.3 , В – 20.7 ± 16.3 , С – 84.7 ± 18.3 , D – 8.3 ± 8.5 . Древостой образован *Alnus glutinosa*, иногда с примесью *Betula pubescens* и *Picea abies*. Другие древесные виды встречаются единично. Второй подъярус, который отмечается редко, образован *Alnus glutinosa*, *Picea abies*, редко с примесью *Padus avium*, *Acer platanoides*. В ярусе В отмечаются *Padus avium*, *Ribes nigrum*, *Sorbus aucuparia*. В подросте яруса В – *Picea abies*, *Alnus glutinosa*. Для травяно-кустарничкового яруса характерна мозаичность, сформированная приствольными повышениями, мочажинами и кочками из *Carex elongata*. Доминируют *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*. Часто встречаются *Athyrium filix-femina*, *Crepis paludosa* и неморальные травы (*Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Ranunculus cassubicus*). В мочажинах встречаются *Scirpus sylvaticus*, редко *Carex vesicaria* и *C. riparia*. Среди наземных мхов преобладают *Brachythecium rutabulum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium cuspidatum*.

Группа 11. Черноольховые травяно-болотные ле-
са. Проективное покрытие яруса А – 76.8 ± 12.9 , В – 30.3 ± 15.7 , С – 92.7 ± 8.1 , D – 23.3 ± 13.9 . Древостой образован *Alnus glutinosa*, иногда с примесью *Betula pendula* и *B. pubescens*, редко с участием *Picea abies*, и широколиственных видов деревьев. Ярус В разреженный, в нем чаще всего встречается *Padus avium*, *Ribes nigrum*, *Salix cinerea*, а также *Picea abies* и *Alnus glutinosa*. В травяном ярусе выражено два подъяруса. В верхнем преобладают *Urtica dioica* и *Filipendula ulmaria*, иногда встречаются *Phragmites australis* и *Calamagrostis canescens*, кочкообразующие осоки *Carex appropinquata* и *C. cespitosa*. Мочажины между кочками могут быть обводнены, в них часто встречается *Scirpus sylvaticus*, иногда *Carex vesicaria*. В нижнем подъярусе наибольшие встречаемость и покрытие отмечены у *Lysimachia nummularia* и *Ranunculus repens*. Среди мхов преобладают *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium spp.*

Производные и условно-коренные мелколиственные леса распространены в широком диапазоне экологических условий: от дренированных участков водоразделов до переувлажненных понижений (Ниценко, 1972). На графике дерева решений (рис. 1) видно, что основной фактор, дифференцирующий состав мелколиственных лесов (первый узел), – влажность почв. По этому фактору сообщества подразделяются на две большие группы. Более “сухие” объединяют березовые мелкотравно-широко-травные (группа 1), березовые широко-травные (группа 2), осиновые широко-травные (группа 7), березовые разнотравные (группа 5) и часть сероольховых влажнотравно-широко-травных (группа 9) лесов. Другая группа состоит из лесов со значительным увлажнением почв: березовые влажнотравно-широко-

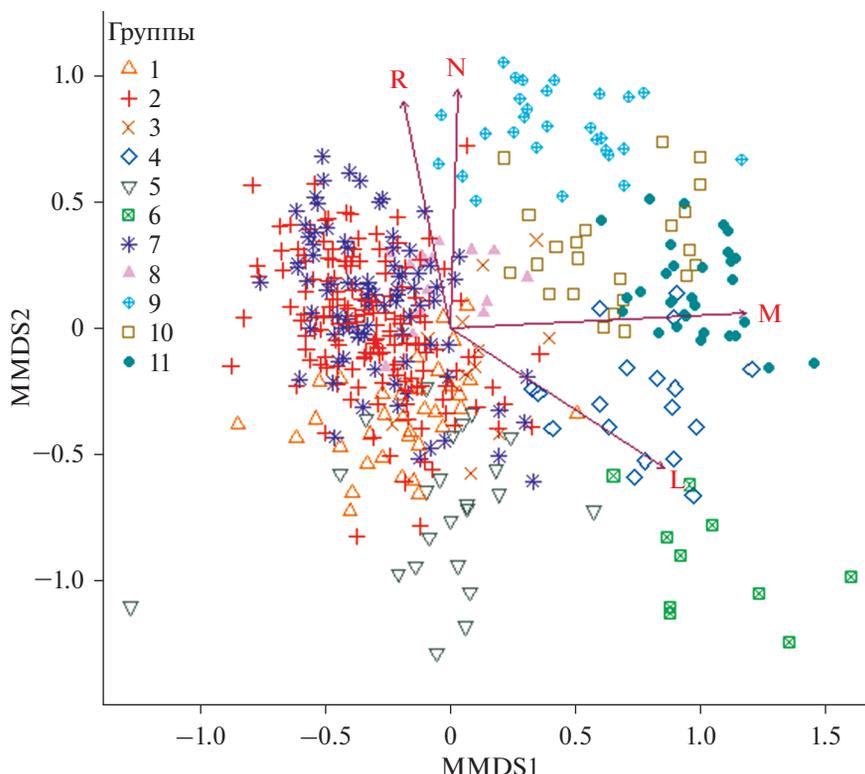


Рис. 2. NMDS ординация сообществ. Расшифровка номеров групп дана в таблице, обозначение экологических факторов приведено на рис. 1.

травяные (группа 3), березовые травяно-болотные (группа 4), березовые травяно-кустарничково-сфагновые (группа 6), осиновые влажнотравно-широко-травные (группа 8), часть сероольховых влажнотравно-широко-травных (группа 9), черноольховые влажнотравно-широко-травные (группа 10) и черноольховые травяно-болотные (группа 11).

Если рассматривать левую часть графика дерева решений, то видно, что следующим после влажности узлом является разделение по условиям освещения, — при повышенных значениях освещенности выделяется березовая разнотравная группа (группа 5), в остальных группах более сухих лесов освещение меньше. Значимость данного фактора для березняков разнотравных подтверждается результатами ординации — на ординационной схеме они хорошо отделяются как по освещению, так и по пониженным значениям почвенного богатства и по повышенной кислотности почв (рис. 2). В местообитаниях с повышенным богатством почв (узел 3) встречается часть сероольховых лесов (группа 9). На четвертом узле идет разделение по реакции почв: более кислая реакция почв характерна для березовой мелкотравно-широко-травной группы (группа 1). На ординационной схеме (рис. 2) также видно, что для этих лесов характерно меньшее богатство почв, чем для широко-травной группы. Для березовой широко-травной и осиново-широко-травной групп характерна менее кислая реак-

ция почв. При этом осиновые широко-травные леса (группа 7) встречаются в более увлажненных местообитаниях, чем березовые, хотя разделение происходит лишь по шестому узлу. Слабая дифференциация березовой и осиново-широко-травных групп хорошо видна также на ординационной схеме (рис. 2). Эти наиболее распространенные в регионе леса образуют плотное перекрывающееся скопление точек, находясь практически в одном экологическом пространстве. Для них характерны не переувлажненные достаточно богатые местообитания со средними значениями кислотности почв, а их подчиненные ярусы плохо освещены.

В правой части дерева в составе сообществ более влажных условий местообитаний второй узел также отвечает за влажность, таким образом, разделяя “влажные” (левая часть) и переувлажненные леса (правая часть) (рис. 1). Среди последних березовая кустарничково-травяно-сфагновая группа (группа 6) распространена в местообитаниях с более кислой реакцией почв (узел 3), также для нее характерна высокая освещенность подчиненных ярусов (рис. 2). Березовую и черноольховую травяно-болотные группы дифференцирует богатство почв (узел 4): черноольховая травяно-болотная (группа 11) встречается в чуть более богатых местообитаниях, чем березовая (группа 4). На схеме ординации (рис. 2) заметно также, что данные

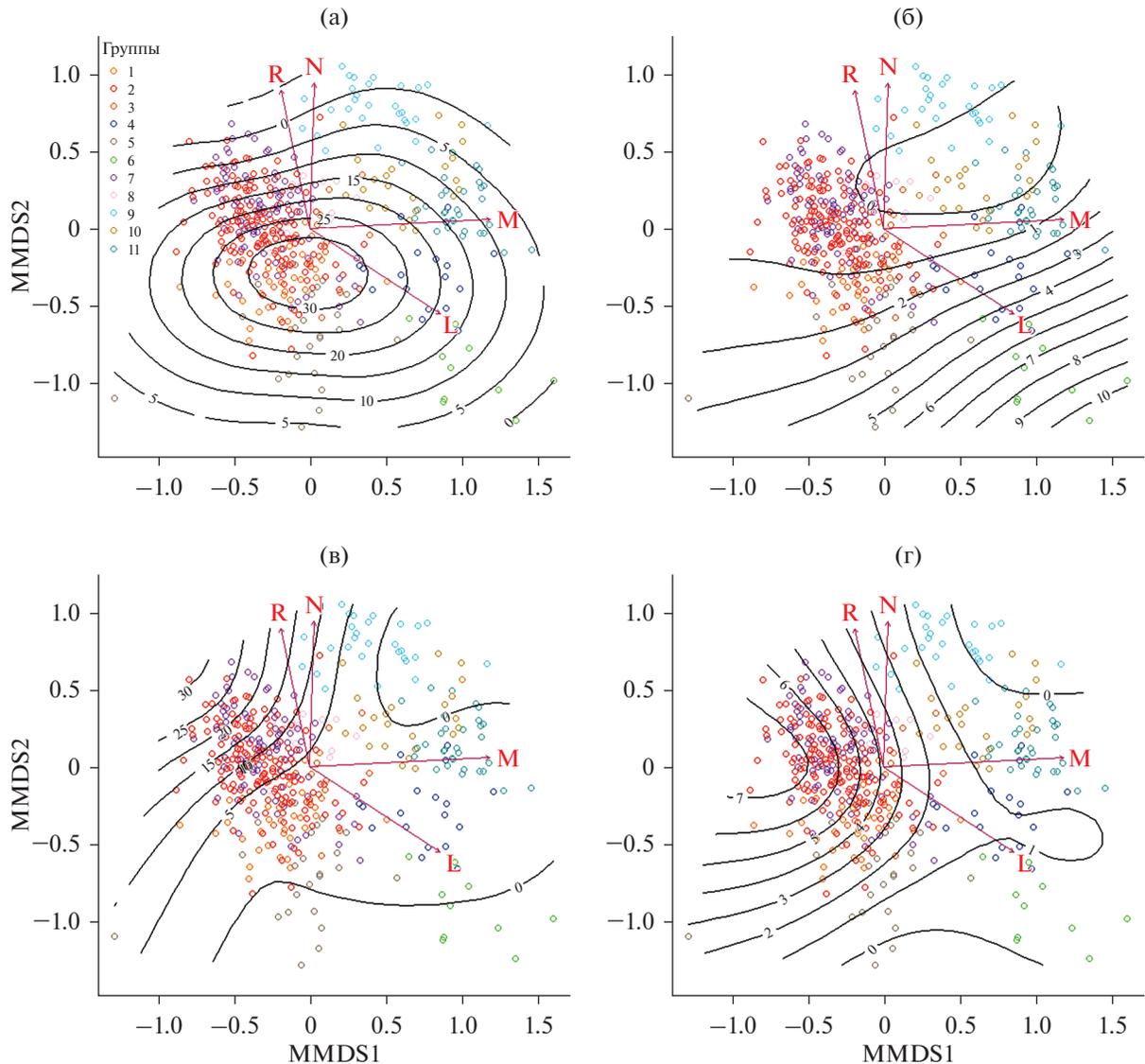


Рис. 3. Распределение в экологическом пространстве мелколиственных лесов основных лесообразующих видов деревьев в составе всех ярусов, а – *Picea abies*; б – *Pinus sylvestris*; в – *Tilia cordata* и г – *Quercus robur*.

сообщества березовой формации встречаются в местообитаниях с более кислой реакцией почв.

Группу “влажных” лесов можно назвать влажнотравно-широколистной, поскольку сюда входят 4 формации со сходным характером травяно-кустарничкового яруса (влажнотравно-широколиственные леса). Их первое разделение происходит по фактору богатства почв (узел 3), – при повышенном богатстве встречаются сероольховые леса (группа 9) (часть сообществ, не попавших в левый кластер более сухих лесов). Данные леса характеризуются максимальным богатством почв, что хорошо видно на ординации (рис. 2). Следующее разделение (узел 4) происходит также по богатству почв: в самых бедных местообитаниях отмечаются березовые влажнотравно-широколиственные леса. Осиновые (группа 8) и черноольховые (группа 10)

влажнотравно-широколиственные леса дифференцирует влажность – в чуть более влажных местообитаниях отмечаются черноольховые сообщества.

В зависимости от конкретных экологических режимов местообитаний в различных типах сообществ участие основных коренных лесообразующих видов деревьев (ель, сосна, дуб, липа) варьирует в широких пределах. Оценка связи эдификаторных древесных видов с основными факторами среды позволяет оценить текущее их распределение и перспективы возобновления.

Наибольшее участие ели отмечается в оптимуме условий существования мелколиственных лесов со смещением в сторону чуть более кислой реакции почв. В наиболее экстремальных экологических условиях по режимам увлажнения и питания участие ели снижается (рис. 3). По на-

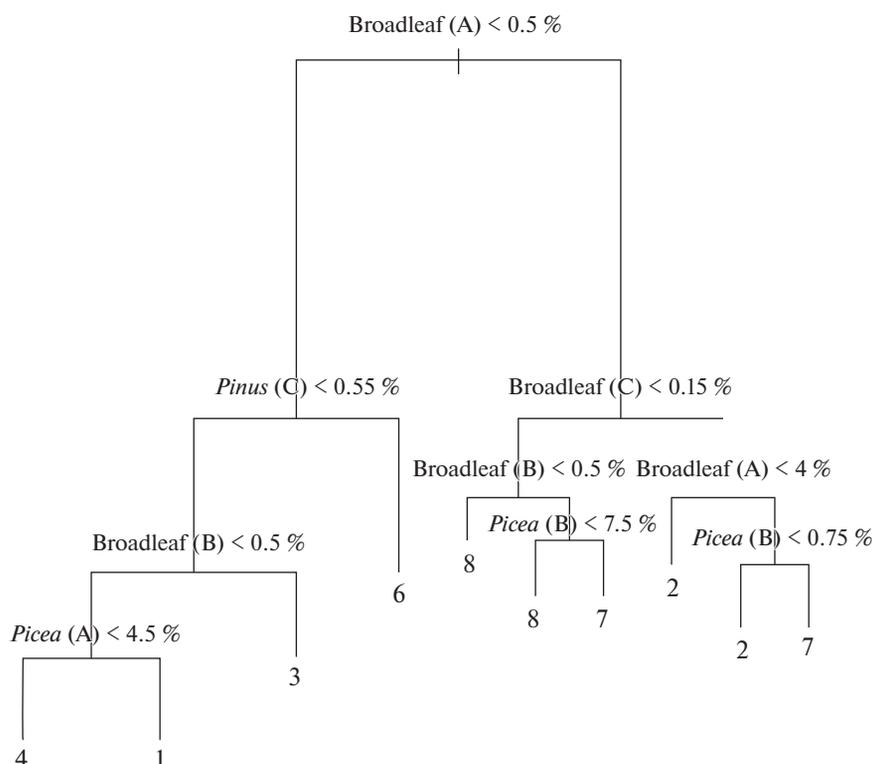


Рис. 4. Дерево решений по проективному покрытию *Picea abies*, *Pinus sylvestris* и основных широколиственных видов (*Tilia cordata*, *Quercus robur*) в разных ярусах производных мелколиственных лесов: А – древостой; В – ярус В (крупный подрост); С – травяно-кустарничковый ярус (мелкий подрост). Расшифровка номеров групп приведена в таблице.

шим данным, участие сосны в большинстве групп не отмечается вовсе. Однако в условиях снижения конкуренции в неблагоприятных режимах питания и переувлажненности и лучшего освещения сосна начинает встречаться во всех ярусах. Это заметно на примере березовой кустарничково-травяно-сфагновой группы, где древостой сильно разрежен (рис. 3).

В лесном покрове региона отмечено большое число широколиственных видов деревьев (клен, ясень (*Fraxinus excelsior*), дуб, липа, вязы (*Ulmus glabra* и *Ulmus laevis*) и др.), однако наибольшее участие в сообществах у липы и дуба. Максимальная примесь липы отмечена в широколиственных группах (березовой и осиновой) (рис. 3), где почвенное богатство достаточно высоко и отсутствует переувлажнение, а высокое затенение не является лимитирующим фактором для ее возобновления. По нашим данным, участие дуба в мелколиственных сообществах ниже, чем липы. В целом наличие его примеси и возобновления увеличивается по мере уменьшения влажности, но меньше, в отличие от липы, зависит от богатства почв (рис. 3).

Различия в участии коренных лесообразующих видов деревьев (ели, сосны, липы и дуба) в разных ярусах в производных сообществах (бере-

зовых и осиновых) (группы 1–8) наглядно отслеживаются на графике дерева решений (рис. 4). На первом этапе происходит разделение сообществ по участию широколиственных видов деревьев в древостое. Правая часть дерева включает сообщества с более богатыми местообитаниями: широколиственные группы (осиновую и березовую), а также осиновую влажнотравно-широколистную. Следующий узел в правой части дерева дифференцирует сообщества по участию широколиственных видов деревьев в составе яруса С. Их участие больше в широколиственных группах (2, 7). В древесном ярусе в группе березовых широколиственных лесов (2) участие широколиственных видов может быть как выше 4%, так и ниже, а в осиновой широколиственной оно всегда превышает 4% (узел 3). В группе осиновых широколиственных лесов (узел 4) еще и участие ели в ярусе В выше, чем в березовой. Для части сообществ осиновой широколиственной группы (7) характерно меньшее участие широколиственных пород в ярусе С, но при этом более высокое участие этих видов, а также ели в ярусе В. В осиновой влажнотравно-широколиственной группе (8) ниже участие как широколиственных видов, так и ели.

В левой части дерева в сообществах с меньшим участием широколиственных видов деревьев за сле-

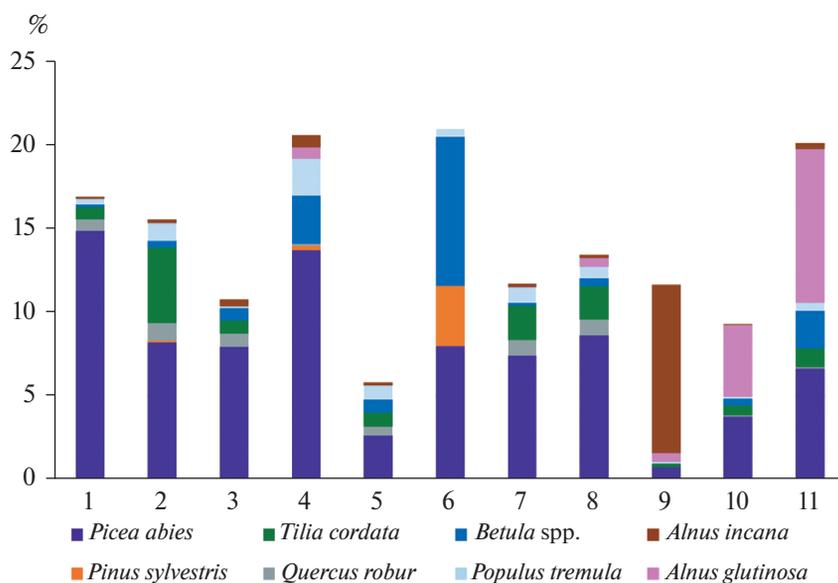


Рис. 5. Среднее проективное покрытие основных древесных видов в ярусе В в группах ассоциаций мелколиственных лесов. Расшифровка номеров групп приведена в табл. 1.

дующий узел разделения сообществ отвечает доля сосны в ярусе С. Ее участие отмечено в березовой травяно-кустарничково-сфагнуовой группе (6) и однозначно ее отделяет от остальных. Следующий узел (узел 3) отделяет березовую влажнотравно-широкотравную группу по признаку более высокого участия широколиственных пород в ярусе В. При условии более низкого участия (узел 4) в березовой травяно-болотной группе (4) наблюдается более низкое участие ели в древостое, в то время как в березовой мелкоотравно-широкотравной группе оно самое высокое из всех рассмотренных групп.

Таким образом, в березовой влажнотравно-широкотравной группе наблюдается наименьшее возобновление коренных пород, в то время как в осиновой широкоотравной оно наибольшее. Березовая травяно-кустарничково-сфагнуоая группа является единственной, где довольно часто отмечается сосна. Березовые разнотравные леса (группа 5) не могут быть выделены в самостоятельную группу вследствие очень низкой выраженности подроста в целом и приблизительно равного участия видов в нем. Среди производных мелколиственных лесов осиновые леса (две группы) и березовые широкоотравные сообщества отличаются более высоким участием широколиственных видов в древостое, в то время как березовая мелкоотравно-широкотравная выделяется по высокому участию ели в древостое.

Состав и обилие подроста позволяют оценить перспективы развития лесов. Если рассматривать все группы лесов по участию в ярусе В основных ранне- и позднесукцессионных видов, то заметно, что практически во всех группах ель составля-

ет большую часть подроста (рис. 5). Участие ели в подросте максимально в березовой мелкоотравно-широкотравной группе (1) (15%), которая является самой бореальной по составу подчиненных ярусов; здесь редко встречаются другие виды деревьев (рис. 3, 4). В березовой широкоотравно-влажнотравной группе (3) ель также составляет практически весь подрост, хотя он характеризуется меньшей величиной проективного покрытия (8%). Также очень высоко участие ели в подросте в березовой травяно-болотной группе (4) (14%). Ель составляет менее 1% только в сероольховой влажнотравно-широкотравной группе (9), где практически весь подрост представлен ольхой серой. Также достаточно низкое участие ели отмечается в березовой разнотравной группе (5), однако в данных сообществах общее проективное покрытие подроста в ярусе В всего около 5% в среднем – самое слабое возобновление деревьев среди всех мелколиственных лесов.

Из широколиственных пород в регионе основной является липа (Курнаев, 1968), больше всего ее в березовой (2) и осиновой широкоотравной (7), а также в осиновой влажнотравно-широкотравной (8) группах (5%, 2% и 2% соответственно). В составе подроста этих трех групп все же преобладает ель, однако в березовой широкоотравной группе соотношение ели и липы близко (8% и 5% соответственно). Дуб встречается практически во всех сообществах, однако его доля в подросте невелика и в среднем составляет лишь 1% и менее. Березовые кустарничково-травяно-сфагнуоые (группа 6) леса отличаются от остальных значительным участием в подросте сосны (4%) и березы (9%), хотя ель и здесь достаточно заметна (8%). В черноольховых

группах (10, 11) в подросте в основном участвуют ель и черная ольха, причем в черноольховой травяно-болотной группе проективное покрытие этих видов выше (7% и 9% соответственно), чем во влажнотравно-широкоотравной (по 4%). Береза, помимо кустарничково-травяно-сфагновых лесов, заметна в травяно-болотных лесах — березовых (группа 4) и черноольховых (группа 11), где ее проективные покрытие составляет чуть менее 3%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Экологические факторы. В зависимости от географического охвата исследования и рассматриваемого набора сообществ на первый план выходят разные экологические факторы, в первую очередь влияющие на видовой состав лесов. Для относительно однородных по составу березовых бореальных лесов Норвегии (Bakkestuen et al., 2010) основным фактором, влияющим на дифференциацию состава сообществ, является изменение значений pH, а также концентрации в почве кальция, калия и серы. Для черноольховых лесов северо-запада России — увлажненность почв (Василевич, Шукина, 2001), а черноольховых лесов Словакии — помимо увлажненности еще и почвенное богатство (Slezák et al., 2011).

Основным экологическим фактором, влияющим на состав мелколиственных лесов центральной части Русской равнины, является влажность — наиболее контрастный из всех рассмотренных факторов. Перераспределение влаги является функцией рельефа. Мелколиственные леса могут произрастать в диапазоне от заболоченных местообитаний в понижениях и долинных элементах рельефа (березовые кустарничково-травяно-сфагновые леса, черноольховые травяно-болотные и др.) до наиболее сухих и дренированных — на моренных холмах и склонах. По увлажненности почв строго дифференцируются мелкотравно-широкоотравные, широкоотравные и разнотравные леса (как менее увлажненные) и влажнотравно-широкоотравные, травяно-болотные и кустарничково-травяно-сфагновые сообщества (как более влажные). Единственной группой, в которой наблюдаются значительные различия по степени увлажнения, является сероольховая влажнотравно-широкоотравная. Т.А. Работнов (1939) отмечает, что для овражно-долинных сероольховых лесов наблюдаются различия увлажнения и, соответственно, состава и доминантов травяного яруса в связи с положением сообщества в рельефе — близостью русла, выровненностью рельефа или склоновым положением. По мере увеличения увлажнения он выделяет леса с доминированием крапивы, крапивы и таволги и таволги. По нашим данным, также отмечается изменение участия более влаголюбивых видов в сообществах этой группы. Так, для части лесов, которые располагаются в более

дренированных склоновых местообитаниях, характерен более неморальный состав подчиненных ярусов с доминированием *Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*. В местообитаниях с худшими условиями дренажа (например, выровненные поймы) существуют леса с доминированием *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Geum rivale*, значительным участием *Chrysosplenium alternifolium*, *Lysimachia nummularia*, *Ranunculus repens*, иногда *Scirpus sylvaticus*. Крапива является одним из доминантов в обоих вариантах сероольховых лесов. Участие более влаголюбивых видов увеличивается плавно, и четко разделить сообщества на две группы невозможно, к тому же большинство видов отмечается во всей группе сероольховых лесов, только с разным соотношением долевого участия.

Возобновление коренных видов деревьев и перспективы развития производных лесов. О перспективах развития производных сообществ можно судить по составу и состоянию подроста. Поселение тех или иных коренных пород деревьев под пологом леса при отсутствии нарушений зависит как от условий местообитаний, так и от возможности заноса семян (Korotkov et al., 2001). В результате при различном спектре видов в подросте прогнозируются и разные по длительности сукцессионные стадии, которые зависят от продолжительности жизни деревьев, выходящих в основной полог (Korotkov et al., 2001). По нашим данным, ель и липа наиболее активно участвуют в составе производных мелколиственных лесов, а участие дуба во всех группах примерно равное и небольшое (не более 1%). Липа чаще отмечается в широкоотравных группах сообществ, где для нее благоприятны условия почвенного богатства и дренажа, а ее теневыносливость позволяет возобновляться при слабом освещении. Доля ели еще выше по сравнению с липой, наибольшее ее участие наблюдается в экологическом оптимуме мелколиственных лесов с небольшим смещением в сторону меньшего почвенного богатства и повышенной кислотности (березовые мелкотравно-широкоотравные леса). Высокое участие ели может объясняться не только ее естественным возобновлением, но и созданием посадок. Из-за надлежащего ухода за культурами посадки еще на ранних этапах развития зарастают мелколиственными видами (особенно березой) и формируются производные мелколиственные леса с участием ели (Chernenkova et al., 2020). Так, треть лесных массивов березовой широкоотравной группы в юго-западном Подмоскovie, по нашим данным, составляют культуры ели и сосны, заросшие березой. Подрост дуба во всех производных сообществах (за исключением березовых кустарничково-травяно-сфагновых лесов) встречается примерно с одинаковым покрытием (около 1%). Таким образом, дуб, во-первых, менее “активен”,

чем липа, в мелколиственных лесах (что может в некоторой степени подтверждать точку зрения С.Ф. Курнаева о коренных липово-еловых лесах региона), а во-вторых, отсутствие варьирования значений его покрытий свидетельствует о меньшей требовательности к богатству почв по сравнению с липой (рис. 3). Клен — еще одна часто отмечаемая широколиственная порода, участие которой в сообществах в последние десятилетия увеличивается (Маслов, 2012). Однако клен не формирует древостой и встречается только в виде примеси. Вязы (вяз голый и вяз гладкий) участвуют в составе лесов довольно редко, хотя и формируют небольшие массивы в богатых и увлажненных местообитаниях.

Березовые (группа 2) и осиновые (группа 7) широколиственные, а также осиновые влажнотравно-широколиственные (группа 8) леса характеризуются максимальным возобновлением липы среди всех типов мелколиственных сообществ региона, они распространены в местообитаниях с высоким богатством почв и достаточным дренажем (за исключением осинового влажнотравно-широколиственной группы). Также эти три группы лесов отличаются от остальных по более высокому участию широколиственных видов в древостое (рис. 5).

Сообщества березовой мелкотравно-широколиственной группы (1) отличаются значительным участием бореальных видов в подчиненных ярусах и абсолютным преобладанием ели в подросте. Для данных сообществ прогнозируется развитие в сторону бореальных и бореально-неморальных ельников.

Березовые влажнотравно-широколиственные (группа 3) и березовые травяно-болотные леса (группа 4) обычно встречаются небольшими массивами в понижениях, слабопроточных ложбинах разной степени переувлажненности. Здесь также в подросте преобладает ель. Широколиственные виды не отмечены в связи с высоким увлажнением местообитаний данных сообществ. Вероятно, коренными сообществами здесь являлись еловые леса с большим количеством влаголюбивых видов.

Березовые кустарничково-травяно-сфагновые леса (группа 6) характеризуются участием в подросте березы наравне с елью, а также только здесь постоянно отмечается сосна. Участие сосны связано с отсутствием конкуренции со стороны других видов деревьев из-за заболоченности местообитаний и хорошими условиями освещенности под разреженным пологом древостоя. Здесь ожидается смена на сосновые и еловые сфагновые и долгомошные леса, однако значительное участие березы в подросте может замедлять смену лесоразующих пород.

Березовые разнотравные леса (группа 5) с высоким покрытием видов лугово-опушечной груп-

пы являются наиболее нарушенными лесами, которые могут развиваться в мезофильных условиях при значительной рекреационной нагрузке, а в прошлом и хозяйственной деятельности (сенокосы, выпас) и обычно встречаются на периферии лесных массивов. В связи с этим, подрост деревьев здесь выражен слабо, и дальнейшее развитие этих сообществ зависит от условий местообитаний и заноса семян. Вероятно, сообщества этой группы дольше остальных будут восстанавливаться до условно-коренных лесов.

Таким образом, широколиственные (березовые и осиновые) и осиновые влажнотравно-широколиственные леса потенциально наиболее быстро по сравнению с другими группами производных мелколиственных лесов могут смениться условно-коренными липово-еловыми лесами. Березовые мелкотравно-широколиственные, влажнотравно-широколиственные и травяно-болотные леса скорее будут заменены еловыми лесами. Однако для прогнозирования смены производных лесов условно-коренными и ее скорости необходима также оценка жизненного состояния подроста. В случае, если оно не удовлетворительное, — смена состава верхнего полога может значительно замедлиться.

Сукцессионный статус групп сообществ мелколиственных лесов. Большинство групп сообществ березовых лесов (березовые мелкотравно-широколиственные, березовые широколиственные, березовые влажнотравно-широколиственные, березовые разнотравные), а также все осиновые (осиновые широколиственные, осиновые влажнотравно-широколиственные) являются однозначно производными, возникшими на месте хвойных, хвойно-широколиственных или широколиственных лесов. Происхождение части сообществ с участием березы не столь очевидно. С одной стороны, существует точка зрения (Ниценко, 1972; Абатуров и др., 1982), что все березовые леса являются производными, при этом березовые кустарничково-травяно-сфагновые возникли на месте долгомошных и сфагновых хвойных лесов (Ниценко, 1972; Абатуров и др., 1982), а также выгоревших переходных болот. С другой стороны, С.Ф. Курнаев (1968) отмечал коренной характер березняков из березы пушистой в замкнутых понижениях (травяно-болотные сообщества). По результатам наших исследований, в большинстве сообществ березовых лесов преобладает подрост не березы, а других видов (преимущественно ели), хотя на бедных почвах и при устойчивом увлажнении ель с возрастом может выпадать. Исключение составляет только березовая кустарничково-травяно-сфагновая группа, где в подросте наряду с елью и сосной достаточно много березы (проективное покрытие 9%), а также березовая травяно-болотная, в которой проективное покрытие подроста мелколиственных видов составляет 5%.

Черноольховые леса, распространенные по долинам водотоков и замкнутым понижениям (влажнотравно-широкотравные и травяно-болотные), мы рассматриваем как условно коренные. В данных лесах в подросте ель и ольха черная возобновляются примерно в равных долях, однако ель, по-видимому, не может успешно существовать в экологическом режиме черноольховых лесов, так как она редко выходит в первый ярус. Сероольховые леса в зависимости от местообитания могут быть как производными, так и коренными. Иногда они являются пионерными сообществами на месте антропогенных нарушений (Ликсакова, 2004). Однако гигрофитные неморальные леса (влажнотравно-широкотравные в рамках принятой классификации) считаются условно-коренными (Работнов, 1939; Коротков, Морозова, 1986; Ellenberg et al., 1992). В сероольховых влажнотравно-широкотравных лесах в подросте отмечается преобладание и высокое участие ольхи серой, другие виды деревьев отмечаются гораздо реже. Основываясь на этом, можно подтвердить условно-коренной характер данных сообществ.

ВЫВОДЫ

1. Мелколиственные леса центральной части Русской равнины разнообразны по типологическому составу. В рамках принятого эколого-фитоценологического подхода выделено 11 групп ассоциаций мелколиственных лесов, относящихся к 4 формациям.

2. Мелколиственные леса произрастают в широком диапазоне экологических условий хвойно-широколиственной зоны. При этом основным фактором, влияющим на варьирование видового состава мелколиственных сообществ, является увлажненность почв. По этому фактору четко разделяются, с одной стороны, более сухие мелкотравно-широкотравные, широкотравные и разнотравные леса, а с другой – влажнотравно-широкотравные, травяно-болотные и кустарничково-травяно-сфагновые сообщества.

3. Леса из ольхи серой и ольхи черной могут быть отнесены к условно-коренным. В сероольховых влажнотравно-широкотравных сообществах основной породой подроста является серая ольха, что подтверждает мнение некоторых исследователей о коренном статусе этих сообществ. В черноольховых лесах подрост черной ольхи и ели находится примерно в равных пропорциях, однако ель редко выходит в первый ярус.

4. Мелколиственные леса из березы и осины создают условия для восстановления условно-коренных сообществ. Ель является основной породой, которая возобновляется в мелколиственных лесах региона. Она отмечается во всех типах сообществ,

причем максимально ее участие в мелкотравно-широкотравных березовых лесах. Отметим, что создание культур могло значительно увеличить участие ели в мелколиственных лесах.

5. В березняках травяно-кустарничково-сфагновых отмечается наибольшая освещенность под пологом древостоя, и наблюдается максимальное участие березы в ярусе В. По этой же причине, а также из-за отсутствия конкуренции сосна встречается здесь во всех ярусах.

6. Березовые и осиновые широкотравные, а также осиново-влажнотравно-широкотравные сообщества, вероятно, скорее остальных сменяются условно-коренными елово-липовыми лесами.

Благодарности. Для хранения и анализа материалов полевых геоботанических описаний использована база данных “FORDIV” (Св. о гос. регистрации № 2014620979). Авторы благодарят коллег, принявших участие в ее наполнении (М.В. Архипову, Н.Г. Кадетова, С.Ю. Попова, Е.В. Тихонову и многих других), а также выражают искреннюю признательность Природоохранному Фонду “Верховье” за многолетнее сотрудничество и предоставленные данные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров А.В.* Из истории лесов Подмосковья / Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 22–32.
- Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Ильющенко А.Ф.* Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М.: Наука, 1982. 155 с.
- Алехин В.В.* Растительность СССР в основных зонах. М.: Советская наука, 1951. 483 с.
- Беляева Н.Г., Попов С.Ю.* Изменение лесистости бывшего Верейского уезда Московской области за последние 200 лет // Лесоведение. 2016. № 1. С. 44–54.
- Бибикова Т.В.* Классификация осинового леса северо-запада России // Ботанический журнал. 1998. Т. 83. № 3. С. 48–57.
- Василевич В.И.* Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Ботанический журнал. 1996. Т. 81. № 11. С. 1–13.
- Василевич В.И.* Сероольшатники Европейской России // Ботанический журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28–42.
- Василевич В.И., Шукина К.В.* Черноольховые леса северо-запада Европейской России // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 3. С. 15–26.
- Ветчинникова Л.В.* Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* Растительность Европейской части СССР. М.: Наука, 1980. 236 с.
- Гульбе Я.И., Гульбе А.Я., Гульбе Т.А., Ермолова Л.С.* Динамика биологической продуктивности молодняков березы на залежи // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2016. № 46. С. 12–16. URL: <https://cyberlen>

- inka.ru/article/n/dinamika-biologicheskoy-produktivnosti-molodnyakov-berezy-na-zalezhi
- Емельянова Л.Г., Огурева Г.Н. Биогеографическое картографирование. М.: Географический факультет МГУ, 2006. 132 с.
- Ермаков Н.Б. Продромус высших единиц растительности России / Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. С. 377–483.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК, 2003. Т. 1–2. 960 с.
- Коротков К.О., Морозова О.В. Класс Quercus–Fagetea. Леса Валдайского лесничества // Классификация растительности СССР с использованием флористических критериев. М.: МГУ, 1986. С. 121–133.
- Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 356 с.
- Лесной план Московской области. Федеральное агентство лесного хозяйства, Федеральное государственное бюджетное учреждение “Рослесинфорг”, Филиал ФГБУ “Рослесинфорг” “Мослеспроект”. М., 2018. Кн. 1. 83 с.
- Ликсакова Н.С. Мелколиственные леса Чудовского района Новгородской области // Ботанический журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1319–1342.
- Маслов А.А. Флуктуации и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1–5. С. 1316–1319.
- Маслов А.А., Баранов О.Ю., Сирин А.А. Идентификация видов берез в заболоченных лесах центра русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187.
- Милов Л.В. Великоорусский пахарь и особенности российского исторического процесса. М.: РОССПЭН, 1998. 568 с.
- Нешатаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
- Ниценко А.А. Типология мелколиственных лесов Европейской части СССР. Л.: ЛГУ, 1972. 140 с.
- Огурева Г.Н., Булдакова Е.В., Архипова М.В. Региональный анализ биоразнообразия лесов Европейской части России / Биогеография в Московском университете. 60 лет кафедре биогеографии. М.: ГЕОС. 2008. С. 36–51.
- Работнов Т.А. Типы сероольховых насаждений северо-западной части Московской области // Ботанический журн. 1939. № 1. С. 15–29.
- Разумовский С.М. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М.: КМК, 2011. 722 с.
- Рахилин В.К. Леса Московского региона в XVIII веке / История изучения, использования и охраны природных ресурсов Москвы и Московского региона. М.: Янус-К. 1997. С. 120–124.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: КМК. 2007. 144 с.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюллетень МОИП. Серия Биологическая. 2006. Т. 111. № 2. С. 36–47.
- Сукачев В.Н. Что такое фитоценоз? // Советская ботаника. 1934. № 5. С. 4–18.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Черенькова Т.В., Морозова О.В. Классификация и картографирование ценотического разнообразия лесов // Лесоведение. 2017. № 4. С. 243–255.
- Atkinson M.D. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh // The J. Ecology. 1992. V. 80. № 4. P. 837–870.
<https://doi.org/10.2307/2260870>
- Bakkestuen V., Aarrestad P.A., Stabbetorp O.E., Erikstad L., Eilertsen O. Vegetation composition, gradients and environmental relationships of birch forest in six reference areas in Norway // Sommerfeltia. 2010. № 34. P. 1–223.
- Blumenthal B. Studies into the occurrence and properties of aspen in Finland (Studied angående aspens förekomst och egenskaper i Finland) // Silva Fennica. 1942. № 56. P. 1–63.
- Brandtberg P.-O., Lundkvist H., Bengtsson J. Changes in forest-floor chemistry caused by a birch admixture in Norway spruce stands // Forest Ecology and Management. 2000. V. 130. № 1–3. P. 253–264.
- Chernenkova T.V., Kotlov I.P., Belyaeva N.G., Suslova E.G., Morozova O.V., Pesterova O.A., Arkhipova M.V. Role of Silviculture in the Formation of Norway Spruce Forests along the Southern Edge of Their Range in the Central Russian Plain // Forests. 2020. V. 11. № 7. 778 p.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. № 18. P. 1–248.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulssen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co KG, 1992. 258 p.
- Ferm A. Birch production and utilization for energy // Biomass and Bioenergy. 1993. V. 4. № 6. P. 391–404.
- Korotkov V.N., Logofet D.O., Loreau M. Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects // Ecological Modelling. 2001. V. 142. № 1–2. P. 25–38.
[https://doi.org/10.1016/s0304-3800\(01\)00247-2](https://doi.org/10.1016/s0304-3800(01)00247-2)
- Mucina L., Grabherr G., Wallnöfer S., Geisselbercht L., Grass V., Gutermann W., Justin Ch., Wirth J. M. Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III. Wälder und Gebüsche. Jena, 1993. 356 p.
- Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD). Consensus Document on the Biology of European White Birch (*Betula pendula* Roth). 2003. № 28. URL: [http://www.oilis.oecd.org/olis/2003doc.nsf/LinkTo/env-jm-mono\(2003\)12](http://www.oilis.oecd.org/olis/2003doc.nsf/LinkTo/env-jm-mono(2003)12)

- Perala D.A., Alm A.A. Reproductive ecology of birch: a review // *Forest Ecology and Management*. 1990. V. 32. № 1. P. 1–38.
- Possen B.J.H.M., Oksanen E., Rousi M., Ruhanen H., Ahonen V., Tervahauta A., Heinonen J., Heiskanen J., Kärenlampi S., Vapaavuori E. Adaptability of birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) genotypes to different soil moisture conditions // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 262. № 8. P. 1387–1399. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.035>
- Potapov P.V., Turubanova S.A., Tyukavina A., Krylov A.M., McCarty J.L., Radeloff V.C., Hansen M.C. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive // *Remote Sensing of Environment*. 2015. V. 159. P. 28–43.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. URL: <https://www.R-project.org/>
- Slezák M., Hrivnák R., Petrášová A. Syntaxonomy and ecology of black alder vegetation in the southern part of central Slovakia // *Hacquetia*. 2011. V. 10. № 2. P. 119–136.
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // *J. Vegetation Science*. 2002. V. 13. P. 451–453.

Small-Leaved Forests of the Centre of the East European Plain: Ecology and Regeneration Perspectives of Native Forests

N. G. Belyaeva¹*, O. V. Morozova¹, T. V. Chernen'kova¹, K. A. Korznikov², and Ye. G. Suslova³

¹*Institute of Geography of the RAS, Staromonetnyy Ln., 29, Moscow, 119017 Russia*

²*Botanical Garden-Institute, Far-East branch of the RAS, Makovskogo st., 142, Vladivostok, 690024 Russia*

³*Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991 Russia*

*E-mail: belyaeva@igras.ru

Small-leaved forests of the centre of the East-European Plain are widespread, and their area continues to increase due to the overgrowing of abandoned agricultural lands. In the Moscow region, they occupy almost half of all forests in the region. The study of the composition, ecology and dynamics of forests dominated by birch (*Betula pendula*), *B. pubescens*, aspen (*Populus tremula*), gray alder (*Alnus incana*) and black alder (*Alnus glutinosa*) in the center of the East-European Plain was carried out on the example of the Moscow region. On the basis of the ecological-phytocenotic classification, 11 groups of associations were identified, of which 8 belong to secondary and 3 to native community types. It was found that the main ecological factor influencing the differences in forest composition is soil moisture. Factors such as light, soil reaction and nutrients differentiate communities further within two main group clusters with different soil moisture. The participation of the main indigenous forest-forming tree species varies with the ecological conditions in the small-leaved forests. The European spruce (*Picea abies*) is most active in the medium range of environmental conditions; while the environmental factors' extreme values decrease its participation in communities. Linden (*Tilia cordata*) and oak (*Quercus robur*) are more often observed in conditions of increased soil richness and good drainage, and pine (*Pinus sylvestris*) – only in good lighting conditions, which are formed in birch forests of the dwarf shrubs–herbal-sphagnum group. In the undergrowth of gray and black alder forests, the share of gray alder and black alder is high, while in the secondary birch and aspen communities, spruce predominates. Probably due to the absence of disturbances, birch broad herb forests, broad herb and broad herb – moist herb aspen forests will most likely be replaced by native coniferous-broad-leaved communities, since against the background of the predominance of spruce in the undergrowth in these groups, linden is showing a good re-growth rate, and an admixture of broad-leaved species in the stand is also noted.

Keywords: small-leaved forests, typological diversity, secondary and native forests, Moscow region, habitats' ecology, decision trees.

Acknowledgements: The research has been carried out within the framework of the Institute of Geography's research theme № 0148-2019-0007.

REFERENCES

- Abaturon A.V., Iz istorii lesov Podmoskov'ya (History of the forests in Moscow Region), In: *Dinamika khvoynykh lesov Podmoskov'ya* (Coniferous forests dynamics in Moscow Region), Moscow: Nauka, 2000, pp. 22–32.
- Abaturon Y.D., Zvorykina K.V., Il'yushenko A.F., *Tipy berezovykh lesov tsentral'noi chasti yuzhnoi taigi* (Types of birch forests in central part of boreal forest domain), Moscow: Nauka, 1982, 156 p.
- Alekhin V.V., *Rastitel'nost' SSSR v osnovnykh zonakh* (The USSR vegetation in the main zones), Moscow: Sovetskaya nauka, 1951, 483 p.
- Atkinson M.D., *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh., *The J. Ecology*, 1992, Vol. 80, No. 4, pp. 837–870. doi 10.2307/2260870
- Bakkestuen V., Aarrestad P.A., Stabbetorp O.E., Erikstad L., Eilertsen O., Vegetation composition, gradients and envi-

- ronment relationships of birch forest in six reference areas in Norway, *Sommerfeltia*, 2010, No. 34, pp. 1–223.
- Belyaeva N.G., Popov S.Y., *Izmenenie lesistosti byvshego Vereiskogo uezda Moskovskoi oblasti za poslednie 200 let (200 years long record of forest cover changes in Vereya Uyezd, Moscow Oblast)*, *Lesovedenie*, 2016, No. 1, pp. 44–54.
- Bibikova T.V., *Klassifikatsiya osinovykh lesov severo-zapada Rossii (Classification of aspen forests in North-West of Russia)*, *Botanicheskii zhurnal*, 1998, Vol. 83, No. 3, pp. 48–57.
- Blumenthal B., *Studies into the occurrence and properties of aspen in Finland (Studied angående aspens förekomst och egenskaper i Finland)*, *Silva Fennica*, 1942, No. 56, pp. 1–63.
- Brandtberg P.-O., Lundkvist H., Bengtsson J., *Changes in forest-floor chemistry caused by a birch admixture in Norway spruce stands*, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 130, No. 1–3, pp. 253–264.
- Chernenkova T.V., Kotlov I.P., Belyaeva N.G., Suslova E.G., Morozova O.V., Pesterova O.A., Arkhipova M.V., *Role of Silviculture in the Formation of Norway Spruce Forests along the Southern Edge of Their Range in the Central Russian Plain*, *Forests*, 2020, Vol. 11, No. 7, 778 p.
- Chernen'kova T.V., Morozova O.V., *Classification and mapping of coenotic diversity of forests*, *Contemporary problems of ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 738–747.
- Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D., *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, *Scripta Geobotanica*, 1991, No. 18, pp. 1–248.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D., *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, 2 Aufl. Göttingen: Verlag Erich Goltze GmbH & Co KG, 1992, 258 p.
- Emel'yanova L.G., Ogureeva G.N., *Biogeograficheskoe kartografirovaniye (Biogeographical mapping)*, Moscow: Izd-vo MGU, 2006, 130 p.
- Ermakov N.B., *Prodromus vysshikh edinitv rastitel'nosti Rossii (Prodromus of higher units of vegetation in Russia)*, In: *Sovremennoe sostoyaniye osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation)*, Ufa: Gilem, 2012, pp. 377–483.
- Ferm A., *Birch production and utilization for energy*, *Bio-mass and Bioenergy*, 1993, Vol. 4, No. 6, pp. 391–404.
- Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M., *Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation of the European part of the USSR)*, Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Gul'be Y.I., Gul'be A.Y., Gul'be T.A., Ermolova L.S., *Dinamika biologicheskoi produktivnosti molodnyakov berezy na zalezhi (Dynamics of biological productivity of young stands of birch on abandoned farmland)*, *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2016, No. 46, pp. 12–16.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., *Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii (Moss flora of the Middle European Russia)*, Moscow: KMK, 2003, Vol. 1–2, 960 p.
- Korotkov K.O., Morozova O.V., *Klass Quercu–Fagetea. Lesa Valdaiskogo lesnichestva (Quercu – Fagetea class. Forests of the Valdai forestry)*, In: *Klassifikatsiya rastitel'nosti SSSR s ispol'zovaniem floristicheskikh kriteriev (Classification of vegetation in the USSR using floristic criteria)*, Moscow: MGU, 1986, pp. 121–133.
- Korotkov V.N., Logofet D.O., Loreau M., *Succession in mixed boreal forest of Russia: Markov models and non-Markov effects*, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 142, No. 1–2, pp. 25–38.
doi 10.1016/s0304-3800(01)00247-2
- Kurnaev S.F., *Lesorastitel'noe raionirovaniye SSSR (Zoning of forest sites in the USSR)*, Moscow: Nauka, 1973, 203 p.
- Kurnaev S.F., *Osnovnye tipy lesa srednei chasti Russkoi ravniny (Primary forest types in the Central part of Russian plain)*, Moscow: Nauka, 1968, 354 p.
- Lesnoi plan Moskovskoi oblasti, (Forest plan of the Moscow region)*, Moscow: Federal'noe agentstvo lesnogo khozyaistva, Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdeniye “Roslesinforg”, Filial FGBU “Roslesinforg” “Moslesproekt”, 2018, Vol. 1, 83 p.
- Liksakova N.S., *Melkolistvennye lesa Chudovskogo raiona Novgorodskoi oblasti (The boreal deciduous forests of Chudovo district of Novgorod region)*, *Botanicheskii zhurnal*, 2004, Vol. 89, No. 8, pp. 1319–1342.
- Maslov A.A., *Fluktuatsii i suksessii v lesnykh soobshchestvakh na fone izmeneniya klimata (Fluctuations and successions in forest communities under climate change)*, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2012, Vol. 14, No. 1–5, pp. 1316–1319.
- Maslov A.A., Sirin A.A., Baranov O.Y., *A molecular genetics study of silver and downy birches in peatland and paludified forest types in the center of the East European Plain*, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 703–710.
- Milov L.V., *Velikorusskii pakhar'i osobennosti Rossiiskogo istoricheskogo protsessa (Great Russian plougher and the specifics of Russian historical process)*, Moscow: ROSSPEN, 2006, 568 p.
- Mucina L., Grabherr G., Wallnöfer S., Geisselbercht L., Grass V., Gutermann W., Justin Ch., Wirth J. M., *Die Pflanzengesellschaften Österreichs, Teil III, Jena: Wälder und Gebüsche*, 1993, 356 p.
- Neshatayev V.Y., *Proekt Vserossiiskogo kodeksa fitotsenologicheskoi nomenklatury (The project of the All-Russian Code of phytosociological nomenclature)*, *Rastitel'nost' Rossii*, 2001, No. 1, pp. 62–70.
- Nitsenko A.A., *Tipologiya melkolistvennykh lesov Evropeiskoi chasti SSSR (Typology of small-leaved forests in the European part of the USSR)*, Leningrad: LGU, 1972, 140 p.
- Ogureeva G.N., Buldakova E.V., Arkhipova M.V., *Regional'nyi analiz bioraznoobraziya lesov Evropeiskoi chasti Rossii (Regional analysis of forest biodiversity in European Russia)*, In: *Biogeografiya v Moskovskom universitete. 60 let kafedre biogeografii (Biogeography at Moscow University. 60 years of the Biogeography Department)*, Moscow: GEOS, 2008, pp. 36–51.
- Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD). Consensus Document on the Biology of European White Birch (Betula pendula Roth)*, 2003, No 28, available at: [http://www.oilis.oecd.org/oilis/2003doc.nsf/LinkTo/env-jm-mono\(2003\)12](http://www.oilis.oecd.org/oilis/2003doc.nsf/LinkTo/env-jm-mono(2003)12)
- Perala D.A., Alm A.A., *Reproductive ecology of birch: a review*, *Forest Ecology and Management*, 1990, Vol. 32, No. 1, pp. 1–38.

- Possen B.J.H.M., Oksanen E., Rousi M., Ruhanen H., Ahonen V., Tervahauta A., Heinonen J., Heiskanen J., Kärenlampi S., Vapaavuori E., Adaptability of birch (*Betula pendula* Roth) and aspen (*Populus tremula* L.) genotypes to different soil moisture conditions, *Forest Ecology and Management*, 2011, Vol. 262, No. 8, pp. 1387–1399. doi 10.1016/j.foreco.2011.06.035
- Potapov P.V., Turubanova S.A., Tyukavina A., Krylov A.M., McCarty J.L., Radeloff V.C., Hansen M.C., Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive, *Remote Sensing of Environment*, 2015, Vol. 159, pp. 28–43.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. Available at: <https://www.R-project.org/>
- Rabotnov T.A., Tipy serool'khovykh nasazhdenii severo-zapadnoi chasti Moskovskoi oblasti (Types of *Alnus incana*-stands in the northwestern Part of Moscow Province), *Botanicheskii zhurnal*, 1939, No. 1, pp. 15–29.
- Rakhilin V.K., Lesa Moskovskogo regiona v XVIII veke (Forests in Moscow Region in 18th century), In: *Istoriya izucheniya, ispol'zovaniya i okhrany prirodnykh resursov Moskvy i Moskovskogo regiona* (History of research, management and conservation of natural resources in Moscow and Moscow Region), Moscow: Yanus-K, 1997, pp. 120–124.
- Razumovskii S.M., *Trudy po ekologii i biogeografii* (Ecological and biogeographical studies), Moscow: KMK, 2011, 722 p.
- Rysin L.P., Savel'eva L.I., *Kadastry tipov lesa i tipov lesnykh biogeotsenozov* (Inventories of forest types and forest ecosystems types), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007, 143 p.
- Slezák M., Hrivnák R., Petrášová A., Syntaxonomy and ecology of black alder vegetation in the southern part of central Slovakia, *Hacquetia*, 2011, Vol. 10, No. 2, pp. 119–136.
- Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Obosnovanie sistemy ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rastenii lesnoi zony Evropeiskoi Rossii na osnove ekologicheskikh shkal, geobotanicheskikh opisaniy i statisticheskogo analiza (Validation of the ecological-coenotical groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation releves and statistical analysis), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2006, Vol. 111, No. 2, pp. 36–47.
- Sukachev V.N., Chto takoe fitotsenoz? (What is phytocenosis?), *Sovetskaya botanika*, 1934, No. 5, pp. 4–18.
- Tichý L., JUICE, software for vegetation classification, *Journal of Vegetation Science*, 2002, Vol. 13, pp. 451–453.
- Vasilevich V.I., Nezabolochennnye berezovye lesa severo-zapada Evropeiskoi Rossii (Upland birch forests in North-West of European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 1996, Vol. 81, No. 11, pp. 1–13.
- Vasilevich V.I., Serool'shatniki Evropeiskoi Rossii (White alder forests in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 1998, Vol. 83, No. 8, pp. 28–42.
- Vasilevich V.I., Shchukina K.V., Chernool'khovye lesa severo-zapada Evropeiskoi Rossii (Black alder forests in North-West of European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2001, Vol. 86, No. 3, pp. 15–26.
- Vetchinnikova L.V., *Bereza. Voprosy izmenchivosti: morfo-fiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty* (Birch. Variability issues: morphophysiological and biochemical aspects), Moscow: Nauka, 2004, 183 p.

УДК 630.421

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВЕТРОВАЛА НА СТРУКТУРУ И ФИТОМАССУ ДРЕВОСТОЕВ КЕДРОВНИКОВ И БЕРЕЗНЯКОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ¹

© 2022 г. А. В. Иванов^{a, b, *}, М. А. Сало^c, С. Н. Бондарчук^c, Д. Г. Замолодчиков^b,
А. В. Могилева^c, Н. А. Кочкарина^{a, d}

^aИнститут геологии и природопользования ДВО РАН, Релочный пер., д. 1, Благовещенск, 675000 Россия

^bЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Профсоюзная ул., д. 84/32, Москва, 117234 Россия

^cСихотэ-Алинский государственный природный биосферный заповедник им. К.Г. Абрамова, п. Терней, 692150 Россия

^dПриморская государственная сельскохозяйственная академия, ул. Блюхера, д. 44, Уссурийск, 692510 Россия

*E-mail: aleksandr86@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2021 г.

После доработки 27.09.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Проведена оценка воздействия ветровала на структуру и фитомассу древостоев кедровников и березняков по материалам обследований постоянных пробных площадей (ППП) на территории Сихотэ-Алинского заповедника, на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, где вследствие тайфуна Lionrock произошло частичное выпадение древостоя. Ветровал 2016 г. — беспрецедентное в истории заповедника катастрофическое явление. Более 9% лесного покрова особо охраняемой природной территории перешло в сплошные ветровалы. Исходными материалами для анализа послужили ревизии пробных площадей, выполненные до и после ветровала. Межревизионный период у разных объектов составляет 8–18 лет. Запас надземной фитомассы определен по таксационным данным с использованием региональных аллометрических уравнений. Средний запас кедровников вследствие ветровала уменьшился с 552 до 298 м³ га⁻¹, а березняков с 253 до 163 м³ га⁻¹. Общий прирост для кедровников и березняков составил 6.2 и 5.5 м³ га⁻¹ год⁻¹ соответственно, а отпад 13.6 и 9.8 м³ га⁻¹ год⁻¹ соответственно. Средние значения запаса фитомассы кедровых насаждений — 291 т га⁻¹, березовых насаждений — 210 т га⁻¹. Запасы фитомассы березняков уменьшились в результате ветровала на 35%, а кедровников — на 44%. Запас углерода 150 т С га⁻¹ можно считать максимальной углеродной емкостью фитомассы для кедровников среднего и верхнего высотного пояса, относительно которой следует вычислять депонирующий потенциал нарушенных лесов этой формации. Из хвойных пород менее устойчивы к ветровалу ель, пихта и кедр. Для осины и березы плосколистной действие тайфуна усиливает их естественное выпадение из состава древостоя. Наиболее устойчивыми породами оказались клены, липа амурская и лиственница.

Ключевые слова: запас древесины, прирост, продуктивность, тайфун Lionrock, фитомасса.

DOI: 10.31857/S0024114822020061

Лесные экосистемы, являясь ключевым звеном в биогенных циклах вещества и энергии, служат важным экономическим и социальным ресурсом. Управление лесами преследует цели непрерывного, неистощительного, многоцелевого лесопользования и традиционно базируется на достижениях лесоведения. Новым вызовом системе лесопользования являются учащающиеся на фоне климатических изменений масштабные деструктивные явления, ведущие к деградации лес-

ного покрова: пожары, ветровалы и прочие климатогенные нарушения, вспышки и инвазии вредителей (Eriksson et al., 2005; Norden et al., 2015; Apyomi et al., 2017; Chirici et al., 2017; и др.). Согласно прогнозам, опасные погодные явления в России будут учащаться (Доклад ..., 2020). Рано или поздно будет необходима разработка лесохозяйственных мероприятий, направленных на формирование более устойчивых лесов — территорий особого климатического риска, к которым можно отнести восточный склон Сихотэ-Алиня. Лесоводственные исследования последствий масштабных ветровалов в настоящее время немногочисленны, а на Дальнем Востоке России единичны (Громыко, 2017; Vozmishcheva et al., 2019). Таким

¹ Работа при финансовой поддержке гранта РФФИ 19–77–30015 (обобщение и анализ данных) и госзадания АААА–А18–118052400130–7 Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (полевые исследования).

образом, особую важность приобретает задача корректной оценки последствий этих нарушений и обоснования возможных мер адаптивного характера (Kramer et al., 2001).

Важной экосистемной характеристикой лесов является фитомасса. Фитомасса наряду с первичной продукцией (*NPP*) характеризует биологическую продуктивность экосистемы (Усольцев, 2007), которая изменяется под действием множества факторов как природного, так и антропогенного характера. Этот показатель используется при оценке многих экологических процессов — фотосинтеза, транспирации, биологического разнообразия (Eisfelder et al., 2017).

В лесах мира аккумулируется около 1200 Гт С, что составляет 60–80% запасов углерода суши (Perruchoud, Fischlin 1995; Bradford et al., 2012). Примерно половина этого запаса приходится на фитомассу. Запас углерода в лесах России, рассчитанный по материалам государственного учета лесного фонда в системе региональной оценки бюджета углерода лесов (РОБУЛ), составил 123.77 ± 18.93 Гт С, из которых в фитомассе запасено 32.03 ± 2.54 Гт С или 26% (Замолодчиков и др., 2018). Аналогичный расчет был выполнен для лесов Приморского края: 2.26 ± 0.36 Гт С — общий запас, 0.71 ± 0.07 Гт С — запас фитомассы (Замолодчиков и др., 2018).

Увеличение силы и частоты нарушений приводит к уменьшению резервуаров углерода лесных экосистем, в частности запасов фитомассы. Каждый тип естественного леса характеризуется максимально возможным запасом углерода, который, как правило, достигается при длительном отсутствии нарушений (Keith et al., 2009). Однако под действием изменения климата и антропогенных преобразований углеродная емкость может изменяться. Разница между фактическим запасом углерода какого-либо насаждения из формации и максимальным зафиксированным запасом на единице площади характеризует депонирующий потенциал лесов, который необходимо учитывать при прогнозировании углеродного бюджета. Коренные леса предоставляют возможность оценки максимальных возможных резервуаров углерода для различных лесных формаций. Однако такие нарушения, как ветровалы и пожары, могут разрушать лесные насаждения и в границах особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Масштабные ветровалы приводят к следующим изменениям: уменьшению биологического разнообразия, увеличению пожарной опасности, изменению режима температуры и влажности.

Для изучения влияния нарушающих воздействий и изменяющихся условий среды на лесные насаждения применяется два альтернативных подхода (Сукачев, Зонн, 1961): 1) метод хронологических последовательностей, когда для кон-

кретного типа лесного насаждения подбирается ряд участков, находящихся на разных стадиях лесовосстановительной смены; 2) многолетний мониторинг лесных растительных сообществ на постоянных пробных площадях (ППП), когда с шагом в несколько лет повторяется описание одного участка леса.

На территории ФГБУ “Сихотэ-Алинский государственный заповедник” сеть постоянных пробных площадей используется для многолетнего мониторинга динамики лесных растительных сообществ (Галанин и др., 2000). В августе 2016 г. после супертайфуна Lionrock около 9% территории заповедника (33.9 тыс. га) было трансформировано в сплошные ветровалы (Громыко, 2017). Некоторые пробные площади заповедника были затронуты тайфуном, часть фитомассы древостоя перешла в пул мертвой древесины в форме валежа. Таким образом, имеющиеся материалы последовательных инвентаризаций постоянных пробных площадей дают возможность оценить запасы фитомассы древостоев до и после тайфуна.

Цель работы — описать изменения в структуре лесных насаждений, вызванные ветровалом, оценить снижение запасов надземной фитомассы лесов в кедровых и березовых лесах центрального Сихотэ-Алиня.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объект исследования. ФГБУ “Сихотэ-Алинский государственный заповедник” расположен в северной части Приморского края в средней части горной системы Сихотэ-Алинь (рис. 1). Площадь заповедника составляет 402600 га, из которых 96.14% покрыто лесом. Климат заповедника носит муссонный характер и довольно разнообразен в его отдельных частях по причине сложности рельефа и других физико-географических особенностей. Больше всего различия проявляются на восточном и западном макросклонах Сихотэ-Алиня. Восточный склон находится под постоянным влиянием Японского моря и Тихого океана, поэтому здесь характерны повышенная влажность и сглаженность большинства метеорологических явлений. По данным метеостанции “Терней”, среднегодовая температура воздуха за последние 10 лет составила 4.1°C . Отмечается явный тренд потепления: за период 1941–2017 гг. увеличение средней температуры воздуха составило 0.027°C год⁻¹ (рис. 2). Среднегодовое количество осадков за указанный период составляет 825.5 ± 21.9 мм. Осадки выпадают крайне неравномерно, что приводит к появлению периодов засух и наводнений. Так, например, согласно летописи природы заповедника, в 2016 г. только за август, накануне тайфуна Lionrock, выпало 238 мм осадков. Большая часть территории заповедника имеет высоты над уровнем моря 600–800 м, от-



Рис. 1. Сихотэ-Алинский заповедник на карте Дальнего Востока.

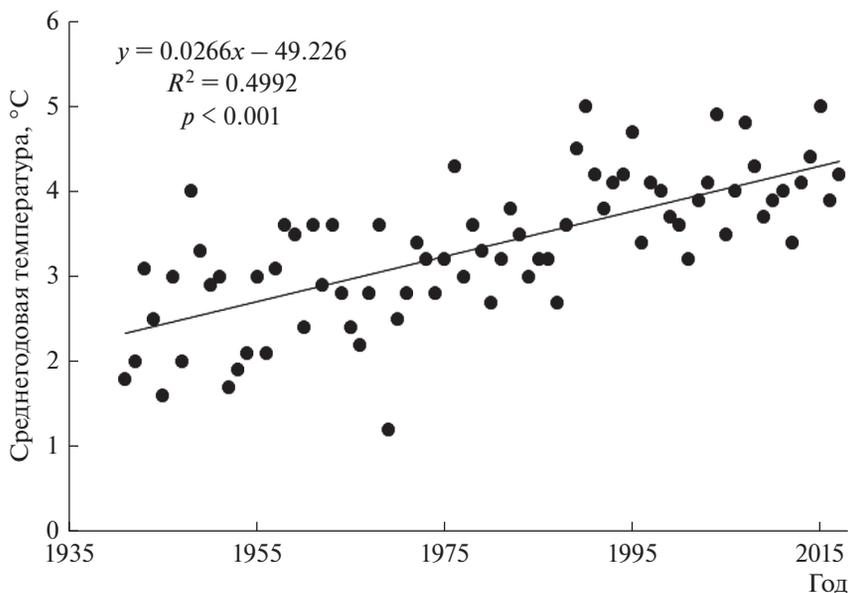


Рис. 2. Среднегодовые температуры воздуха по метеостанции “Терней”.

дельные хребты — до 1600 м. Почвы на склонах и террасах относятся к группе буроземов (Cambisols). Наиболее распространенным типом растительности являются леса кедрово-широколиственной формации с доминированием кедра (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc).

Работа выполнена на 4-х постоянных пробных площадях (ППП). Основные таксационные пока-

затели насаждений до и после ветровала представлены в табл. 1. Ниже приводятся дополнительные сведения из материалов летописей природы САБЗ.

ПП 4, 1958 г. Координаты: N45.13681, E136.31553. Расположена на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, в бассейне р. Серебрянки, на первой пологой надпойменной террасе ручья Зи-

Таблица 1. Таксационные показатели древостоев постоянных пробных площадей до и после ветровала 2016 г.

Показатель	ПП 8		ПП 4		ПП 5		ПП 16	
	2009	2017	2004	2019	2001	2019	2006	2018
Состав	4Б62Д1К1Л1Лп1П + + Ос, Е, Бж, Клм	3Д2Б62Л1К1Лп1П + + Бж, Клм, Е	5Б62Ос2П1Лц + + Д, Лп, Е, Ивк, Олх, Бж	5Б61Ос2П1ЛД + + Лп, Е, Олх	8К1Бж1П + Лп, Е, Клм, Клж, Клз, Ос, Д, В	8К1Бж1П + + Лп, Д, Клм, Клж, Е, В	5К4Л1П + + Д, Лп, Е	5К4Л1П + + Д, Клж, Лп, Е, В
$D_{ср}$, см	23.9	20.2	19.9	23.3	46.1	44.2	32.2	34.2
M , м ³ га ⁻¹	251.9	159.3	254.3	167.3	569.9	93.7	533.8	502.1
M_M , м ³ га ⁻¹	33.0	128.8	15.0	179.7	57.1	602.1	65.6	98.5
G , м ² га ⁻¹	31.7	20.4	32.2	19.9	48.4	8.9	48.7	46.6
P	1.3	0.8	1.4	0.9	0.9	0.2	1.2	1.1
N , шт. га ⁻¹	1390	894	1932	776	935.4	292	900	1000

Обозначения: $D_{ср}$ – средний диаметр главной породы, M – запас древостоя, M_M – запас крупных древесных остатков (валеж, сухостой), G – абсолютная полнота (сумма площадей сечений стволов на высоте 1,3 м), P – относительная полнота, N – густота древостоя; обозначения пород см. в табл. 2); породы деревьев: Б6 – береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew), Д – дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), К – кедр корейский (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), Л – лиственница даурская (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.), Лп – липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.), П – пихта белокорая (*Abies nephrolepis* Maxim.), Ос – осина (*Populus tremula* L.), Клм – клен моно (мелколистный) (*Acer mono* Maxim.), Е – ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch. ex. Sagr.), Бж – береза желтая (*Betula costata* Trautv.), Ивк – ива козья (*Salix caprea* L.), Олх – ольха волосистая (*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr.), В – черемуха (вишня) Максимовича (*Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom.), Бх – бархат амурский (*Phellodendron amurense* Rupr.), Клж – клен желтый (*Acer ukurundense* Trautv. & С.А. Mey.), Клз – клен зеленокорый (*Acer tegmentosum* (Maxim.) Maxim.).

мостейного. Из лесоустроительного отчета 1913 г. установлено, что в урочище Зимовейный на месте пробной площади произрастали кедровые леса с елью и березой желтой и покровом из папоротников. Опустошительные поавальные пожары по свидетельству Б.П. Колесникова (1938) уничтожили коренную растительность в бассейне р. Серебрянки в период 1917–1924 гг. В дальнейшем были повторные пожары. К моменту закладки постоянной пробной площади в 1958 г. гарь обильно заросла березой и осиной. За ревизионный период доля березы плосколистной увеличилась до 7 единиц состава насаждения. Размер 40×62.5 м (0.25 га).

ПП 5, 1975 г. Координаты: N45.49938, E136.53353. Расположена на восточном макросклоне, бассейн среднего течения р. Таежной, вершина пологого водораздела (высота 510 м над ур. м). Почва каменистая с небольшим количеством скелета, на поверхности иногда встречаются камни. Древоостой перестойный, сложный по строению. Доминирует кедр корейский с небольшой примесью березы ребристой (желтой). Размер 130×50 м (0.65 га).

ПП 8, 1967 г. Координаты: N45.23436, E136.50941. Расположена на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, в долине р. Заболоченной, на второй надпойменной террасе. В растительном сообществе происходит восстановительная смена после лесного пожара. В составе древесного полога преобладает береза плосколистная с примесью дуба и лиственницы. Возобновление кедром очень обильное – 3.5 тыс. шт. га⁻¹, преимущественно группового характера. Смену данного типа можно считать коротковосстановительной, так как выход кедра в господствующий полог возможен уже при жизни первого поколения. Размер площади – 50×100 м (0.5 га).

ПП 16, 1967 г. Координаты: N45.31885, E136.47709. Расположена на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, в среднем течении р. Заболоченной, на высокой надпойменной террасе. Крутизна склона 8°. Высота над уровнем моря 290 м. Насаждение – перестойный кедрово-лиственничный высокополнотный лес III класса бонитета, возникший после пожара в 19 в., в почвенном профиле встречаются прослойки угля. Размер 50×100 м (0.5 га).

Учету на ПП подлежали все деревья с диаметром на высоте 1.3 м 5 см и более (древостой). Каждое дерево пронумеровано краской, что дает возможность длительного наблюдения за динамикой роста элементов леса, насаждения в целом и отдельных деревьев. При ревизии пробную площадь размечали рулетками, измеряли диаметр и высоту у каждого дерева и маркировали новые деревья, перешедшие из подростка в древостой. Стоящие деревья разделяли на живые и сухостойные.

Для определения объемов стволов деревьев и запасов насаждений использовали действующий Справочник учета лесных ресурсов Дальнего Востока (Справочник ..., 2010). По стандартным алгоритмам таксационных расчетов для каждой породы определяли средний диаметр, разряд высоты, запасы древесины, абсолютную и относительную полноту, густоту стояния древостоя, а также прирост и отпад (Анучин, 1982).

Для определения фитомассы древостоев лесных насаждений использовали метод аллометрических уравнений. Уравнения зависимости фитомассы дерева от диаметра для 18-ти пород лесобразователей были опубликованы ранее (Иванов и др., 2018).

Мертвую древесину учитывали по материалам ревизии, где для каждого дерева указывается состояние – здоровое, сухостой, валеж. Поскольку каждое дерево имеет номер, то проведение последовательных ревизий дает возможность выделить новообразованный за межревизионный период запас мортмассы, которую не разделяли на валеж и сухостой.

Общий прирост (Δ) и отпад (F) вычисляли по формулам:

$$\Delta = \frac{M_i^3 + M_i^c - M_{i-1}^3}{n_i - n_{i-1}}, \quad F = \frac{M_i^c}{n_i - n_{i-1}}, \quad (1, 2)$$

где M^3 – запас сырораствующей древесины, M^c – запас сухостоя и валежа, образованный за время между ревизиями, n – год ревизии, i – номер ревизии.

Значимость различий в доле сохранившихся деревьев оценивали с использованием критерия Фишера о равенстве дисперсий (F-test) и критерия Стьюдента (t-test).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура древостоев. На четырех представленных постоянных пробных площадях межревизионные периоды составляют 8, 12, 15, и 18 лет (табл. 1). Воздействие тайфуна Lionrock на рассматриваемые древостои различно: ПП 16 осталась нетронутой ветровалом, в березняках (ПП 8 и ПП 4) выпало соответственно 37 и 34% запаса древостоя, старовозрастный кедровник на ПП 5, имевший в 2001 г. очень высокий запас древесины – 569.9 м³ га⁻¹, почти полностью выпал. Значения относительной полноты кедровников, близкие к 1, указывают на их соответствие нормальным лесным насаждениям.

Состав насаждений до и после ветровала существенно не меняется. Постпирогенные березняки находятся в стадии естественного изреживания полога пород-“пионеров” – березы плосколистной и осины. Ветровое воздействие ускорило этот процесс: доля указанных пород в составах насаж-

дения уменьшается на 1–2 единицы (1 единица – 10% запаса древесины).

Годичные изменения запаса древесины характеризуют приростами. Различают чистый прирост, показывающий изменение запаса растущих деревьев и общий прирост, складывающийся из чистого прироста и отпада. На рис. 3 показано соотношение между общим приростом и отпадом на пробных площадях.

Производительность четырех рассматриваемых древостоев характеризуется общим приростом $4.8\text{--}7.0\text{ м}^3\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$. При этом средняя за период между ревизиями величина отпада сильно различается по пробным площадям: отпад в березовых лесах – 16.1 и $12.0\text{ м}^3\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$ (ПП 8- и ПП-4), в относительно нетронутым кедровнике – $8.2\text{ м}^3\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$ и в сильно нарушенном кедровнике – $33.5\text{ м}^3\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$. На всех четырех пробных площадях отпад превышает общий прирост, то есть чистый прирост древесины отрицательный вследствие ветровала.

Запасы надземной фитомассы. В табл. 2 и 3 приведены значения запасов надземной фитомассы древостоев (P) четырех насаждений по материалам двух ревизий, а также запасы мортмассы (валеж и сухостой) (P_M). До ветровала запасы фитомассы березняков (ПП 8 и ПП 4) составляли 242 и 178 т га^{-1} , при этом насаждения имели близкие запасы древесины (табл. 1). Разница объясняется различиями в породном составе насаждений: 20% запаса на ПП 8 приходится на дуб монгольский с высокой базисной плотностью древесины, а на ПП-4 такая же доля приходится на пихту и осину, то есть породы со значительно меньшей базисной плотностью. Базисная плотность древесины кедра корейского (370 кг м^{-3}) также меньше, чем у березы плосколистной (510 кг м^{-3}) (Касаткин и др. 2015а; Касаткин и др., 2016), однако запасы надземной фитомассы в кедровниках (ПП-5 и ПП-16) до нарушения выше, чем в березняках, в среднем на 38%. Это объясняется большими размерами деревьев в кедровниках: средняя высота березы $18\text{--}20\text{ м}$, в то время как средняя высота кедра $25\text{--}27\text{ м}$, по среднему диаметру главной породы различие двукратное (табл. 1). Таким образом, кедровые насаждения, существующие без нарушений длительное время в условиях Центрального Сихотэ-Алиня, являются значительно более емким резервуаром углерода по сравнению с вторичными производными насаждениями с доминированием березы плосколистной. Вероятно, запас надземной фитомассы 300 т га^{-1} (что эквивалентно запасу углерода 150 т С га^{-1}) можно считать максимальной углеродной емкостью для лесов кедровой формации восточного макросклона Центрального Сихотэ-Алиня в пределах высот $300\text{--}500\text{ м}$ над уровнем моря. Распределение фитомассы по породам не соответствует рас-

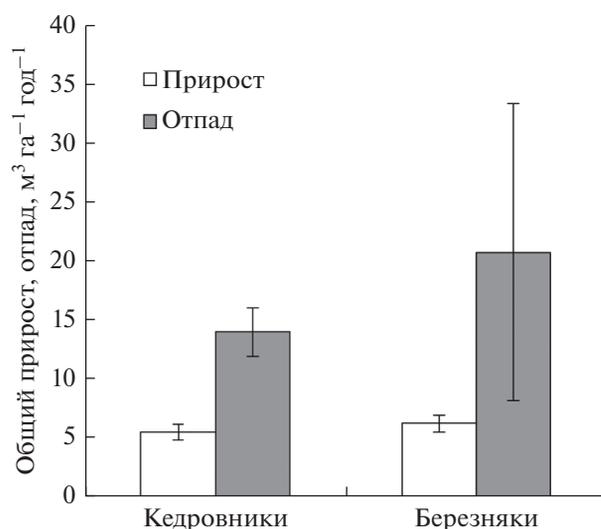


Рис. 3. Общий прирост и отпад на постоянных пробных площадях за период между ревизиями до и после ветровала (планками показан диапазон изменчивости показателей).

пределению запаса по причине различий в плотности древесины у разных видов деревьев, соотношения масс ствола и ветвей, а также в связи с неодинаковыми зависимостями запаса и фитомассы от диаметра дерева. Запасы фитомассы березняков уменьшились после ветровала в среднем на 74 т га^{-1} , а кедровников – на 131 т га^{-1} .

Для насаждений, пострадавших от ветровала, была рассчитана доля по фитомассе сохранившихся деревьев (рис. 4). Этот показатель связан с устойчивостью видов деревьев к ветровому воздействию. Видовая принадлежность деревьев отнюдь не главный фактор, определяющий выпадение деревьев при сильных тайфунах. При скорости вестра 40 м с^{-1} и более падают любые деревья, независимо от вида, размера, возраста (Apuomi et al., 2017). Вопрос об устойчивости видов к ветру требует отдельного изучения на имеющемся в Сихотэ-Алинском заповеднике материале. Здесь мы лишь представляем фактические данные о соотношении устоявших/выпавших деревьев, которые в дальнейшем могут быть включены в более детальный анализ.

Из хвойных пород менее устойчивы к ветровалу ель (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.)), пихта (*Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.)) и кедр (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.). В лесорастительных условиях рассматриваемых пробных площадей лиственница (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.) является наиболее устойчивым видом хвойных, что, вероятно, связано с более редкой кроной, уменьшающей парусность. Для осины (*Populus tremula* L.) и березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukaczew) действие тайфуна ускоряет их естественное выпадение из состава древостоя. Наиболее устой-

Таблица 2. Запасы надземной фитомассы (P) и мортмассы (P_M) (т га^{-1} , абсолютно сухая масса) в березняках до и после ветровала по породам

	ПП 8				ПП 4			
	2009		2017		2004		2019	
	P	P_M	P	P_M	P	P_M	P	P_M
Бб	106.7	28.2	43.7	78.8	92.4	5.1	63.0	53.2
Бж	1.6	1.2	1.8	0	0.2	0	0	0.3
Бх	0	0	0	0	0	1.0	0	1.0
В	0	0.1	0	0	0.3	0	0	0.3
Д	61.5	1.0	52.5	26.3	5.1	0	6.6	2.8
Е	0.3	0	0.3	0.2	3.3	0.3	2.2	2.3
Л	16.7	0.7	13.7	6.5	6.9	0.1	5.6	5.4
Лп	18.3	0.9	18.1	5.0	4.7	0.7	5.0	2.9
Ос	3.0	0.8	0	3.0	30.2	1.8	15.8	27.3
П	8.2	0.2	6.6	4.8	33.4	0.2	21.0	30.9
К	21.5	0.1	11.2	9.4				
Клм	4.0	0.5	4.6	0.9				
Олх					1.9	1	1.3	0.9
Всего	241.8	33.7	152.5	134.9	178.4	10.2	120.5	127.3

Таблица 3. Запасы надземной фитомассы (P) и мортмассы (P_M) (т га^{-1} , абсолютно сухая масса) в кедровниках до и после ветровала по породам

Порода	ПП 5				ПП 16			
	2001		2019		2006		2018	
	P	P_M	P	P_M	P	P_M	P	P_M
Бж	28.7	11.0	0.8	38.2	0.1	0.1	0.3	0
В	1.5	0	0.1	1.8	0	0	1.2	0
Д	5.7	0	4.8	3.5	10.7	7.2	4.4	7.2
Е	4.9	6.7	3.0	6.3	3.4	0.3	3.1	1.4
К	212.8	12.9	29.4	221.3	141.7	9.8	145.1	11.6
Клж	4.1	1.3	0.7	5.1	0	0	0.6	0
Лп	19.7	0.8	10.4	15.7	2.1	0	2.9	0.4
П	17.9	3.3	3.1	25.8	22.1	3.4	23.1	9.3
Клз	0.5	0.1	0	0.7				
Клм	2.1	0.5	1.0	1.9				
Л					101.6	15.7	84.1	23.4
Ос	1.3	0	0	2				
Всего	299.2	36.6	53.3	322.3	281.7	36.5	264.8	53.3

чивыми породами оказались дуб (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), клены, липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.) и лиственница. К массивам данных (рис. 4) был применен F-test, подтвердивший отсутствие значимых отличий в дисперсиях доли сохранившихся деревьев. Для большинства пар различия в среднем значении доли сохранившихся де-

ревьев не значимы, однако t-критерий Стьюдента подтвердил значимость отличий в этом показателе для следующих пар видов: клен–береза, клен–осина, лиственница–ель, дуб–осина ($p < 0.05$), т.е. между наиболее и наименее устойчивыми видами.

Кедровые леса, благодаря экологической пластичности кедра корейского, занимают обшир-

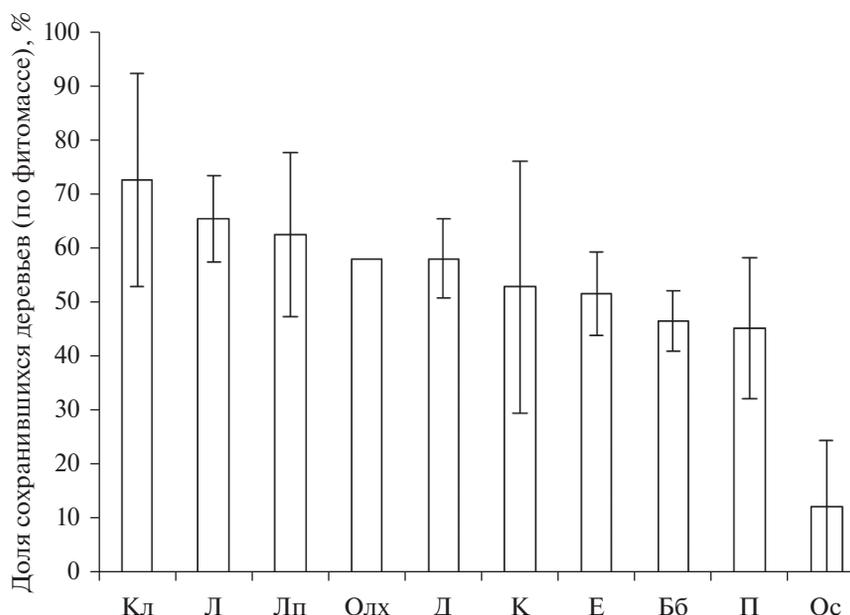


Рис. 4. Доля сохранившихся вследствие тайфуна деревьев по всему массиву данных, планки — ошибка среднего, обозначения как в табл. 2.

ные площади и формируют очень разнообразный ряд типов леса. В настоящей работе рассматриваются кедровники среднего высотного пояса, один из которых достоверно возник после пожара приблизительно 200-летней давности. Максимальные запасы таких кедровников в Сихотэ-Алинском заповеднике оцениваются в $500 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (Флягина, 1982). Близкие значения ($400\text{--}600 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) приводятся для пробных площадей в Уссурийском заповеднике (Манько и др., 2010). Более высокий запас $724.2 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ зафиксирован в 2003 г. на ППП 1-1946 в Уссурийском заповеднике, в насаждении, которое авторы называют кедровым бором и относят к фитоценозам с первым посткатастрофическим поколением кедров (там же). Похожий по состоянию и по генезису древостой с запасом $642.5 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ описан нами в национальном парке “Бикин” (Иванов и др., 2018). В базе данных о фитомассе лесов Евразии, составленной В.А. Усольцевым (2010), максимальное значение запаса углерода надземной фитомассы для кедровников Приморья составляет $150.5 \text{ т С га}^{-1}$ (данные по Среднему Сихотэ-Алиню). Таким образом, наше предложение считать запас древесины $500 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ и запас углерода 150 т С га^{-1} максимальной углеродной емкостью для фитомассы кедровников в районе исследования вполне обоснован.

В 1980-е г. для некоторых пробных площадей Сихотэ-Алинского заповедника были определены показатели продукционного процесса, в частности запас углерода надземной фитомассы, которая составила 133 т С га^{-1} (при использовании

для пересчета в запас углерода коэффициента 0.5) у кедровника с дубом (6К4Д, 180 лет) (Утенкова, Громыко 1990), что близко к нашей оценке. В дубняке рододендроновом, по данным тех же авторов, углерод фитомассы составил 127 т С га^{-1} , а в дубовом криволесье на низкой морской террасе — 27 т С га^{-1} .

Общий прирост в четырех рассматриваемых насаждениях составил $4.8\text{--}7.0 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. А.И. Кудинов (2004) приводит значения общего прироста для кедровых лесов южного Приморья в диапазоне $3.3\text{--}6.2 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. По его же данным, на трех постоянных пробных площадях в послерубочно-пирогенных березняках общий прирост составляет $5.69, 8.12$ и $3.52 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, причем значение $8.12 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ найдено для березняка, в котором присутствуют деревья как семенного, так и порослевого происхождения (Кудинов, 2012). Полученные в настоящей работе значения прироста фитомассы сопоставимы с аналогичными для ельников республики Коми, где общий прирост надземной фитомассы в разных типах зеленомошной формации оценивается в $3.5\text{--}9.0 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ (Бобкова и др., 2014).

Большая уязвимость хвойных пород деревьев показана в ряде исследований, посвященных ветровалам (Anyomi et al., 2017), что согласуется с нашими данными об относительной устойчивости видов (рис. 6).

Натурные и дистанционные обследования ветровальных площадей на территории заповедника указывают на мало предсказуемые послед-

ствия ветрового удара, когда в пределах одного лесотаксационного выдела (одинаковых условиях растительности и рельефа) полностью выпадает древостой на десятках га, но часть площади остается ненарушенной. На конкретной пробной площади сильный продолжительный порыв ветра может перевести из растущего древостоя в валеж от 0 до 100% запаса насаждений. Продолжение мониторинга лесных растительных сообществ на постоянных пробных площадях в Сихотэ-Алинском заповеднике, так или иначе затронутых действием тайфуна Liongock, позволит описать закономерности восстановительного процесса после этого беспрецедентного явления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ветровал 2016 г., вызванный тайфуном Liongock, оказал сильное негативное воздействие на древостой лесов центрального Сихотэ-Алиня. На участках несплошного выпадения деревьев наиболее уязвимыми оказались хвойные породы (ель, пихта, кедр) – образователи коренных лесов в районе исследования, а также береза и осина – доминанты вторичных лесов, находящиеся на стадии естественного распада. Относительно более устойчивыми к ветровалу оказались твердолиственные породы (клены, дуб) и липа. На всех обследованных участках выявлен отрицательный баланс фитомассы – отпад в межревизионный период существенно превышает прирост. Ветровал привел к уменьшению запаса фитомассы березняков и кедровников на 74 и 131 т га⁻¹ соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н.П.* Лесная таксация. Учебник для ВУЗов. М.: Лесная промышленность, 1982. 552 с.
- Бобкова К.С., Машика А.В., Смагин А.В.* Динамика содержания углерода органического вещества в средне-таежных ельниках на автоморфных почвах. СПб.: Наука, 2014. 270 с.
- Бондарчук С.Н., Возмищева А.С., Громыко М.Н., Пименова Е.А.* Изменение структуры растительного покрова кедровников, вызванное тайфуном Лайонрок // Растения в муссонном климате: антропогенная и климатогенная трансформация флоры и растительности: матер. всерос. конф. Благовещенск: Дальневосточный ГАУ, 2018. С. 21–26.
- Галанин А.В., Беликович А.В., Богачева А.В. и др.* Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. 373 с.
- Громыко М.Н.* Первые результаты изучения катастрофического влияния тайфуна Лайонрок на лесные экосистемы Сихотэ-Алинского заповедника // XII дальневосточная конференция по заповедному делу. Биробиджан, 10–13 октября 2017 г. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2017. С. 35–37.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 г. М.: Росгидромет, 2020. 97 с.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Честных О.В.* Динамика баланса углерода в лесах федеральных округов Российской Федерации // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. С. 1–24.
- Замолодчиков Д.Г., Иванов А.В., Мудрак В.П.* Запасы и потоки углерода на землях лесного фонда Приморского края при оценке по системе РОБУЛ // Аграрный вестник Приморья. 2018. № 2(10). С. 46–50.
- Иванов А.В., Касаткин А.С., Мудрак В.П., Замолодчиков Д.Г.* Надземная фитомасса древостоев хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // Лесоведение. 2018. № 6. С. 454–463.
- Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Акимов Р.Ю., Пауков Д.В., Мудрак В.П.* Надземная фитомасса и квалитетрия некоторых древесных пород южного Сихотэ-Алиня // Эко-потенциал. 2015а. № 1(9). С. 41–50.
- Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Иванов А.В., Пауков Д.В., Акимов Р.Ю.* Надземная фитомасса деревьев в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Сообщение 3 // Эко-потенциал. 2016. № 1(13). С. 32–36.
- Колесников Б.П.* Растительность восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сих.-Алинского заповедника. 1938. Вып. 1. С. 25–207.
- Кудинов А.И.* Динамика производных фитоценозов на юге Приморского края. Владивосток: Дальнаука, 2012. 140 с.
- Кудинов А.И.* Широколиственно-кедровые леса южного Приморья и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 2004. 367 с.
- Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Жабыко Е.В., Бутовец Г.Н., Орехова Т.П.* Леса заповедника “Уссурийский” (мониторинг динамики). Владивосток: Дальнаука, 2010. 224 с.
- Справочник для учета лесных ресурсов Дальнего Востока / Под ред. В.Н. Корякина. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2010. 525 с.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР, 1961. 144 с.
- Усольцев В.А.* Некоторые методические и концептуальные неопределенности при оценке приходной части углеродного цикла лесов // Экология. 2007. № 1. С. 3–12.
- Усольцев В.А.* Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с.
- Усольцев В.А., Залесов С.В.* Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: УГЛТУ, 2005. 147 с.
- Утенкова А.П., Громыко Л.Т.* Характеристика продукционно-деструкционного процесса в экосистемах пояса дубовых лесов // Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике. М., 1990. С. 25–44.
- Флягина И.А.* Лесовосстановление в кедрово-широколиственных лесах на восточных склонах Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1982. 176 с.
- Anyomi K.A., Mitchell S.J., Perera A.H., Ruel J.* Windthrow Dynamics in Boreal Ontario: A Simulation of the Vulnerability

of Several Stand Types across a Range of Wind Speeds // *Forests*, 2017. № 8. P. 1–15.

Bradford J.B., Fraver S., Milo A.M., D'Amato A.W.D., Palik B., Shinneman D.J. Effects of multiple interacting disturbances and salvage logging on forest carbon stocks // *Forest Ecology and Management*. 2012. № 267. P. 209–214.

Chirici G., Botalico F., Giannetti F., Del Perugia B., Travaglini D., Nocentini S., Kutchartt E. et al. // Assessing forest windthrow damage using single-date, post-event airborne laser scanning data. *Forestry*. 2017. № 2. P. 1–11.

Eisfelder Ch., Klein I., Bekkuliyeva A., Kuenzer C., Buchroithner M. F., Dech S. Above-ground biomass estimation based on NPP time-series – A novel approach for biomass estimation in semi-arid Kazakhstan // *Ecological Indicators*. 2017. V. 72. P. 13–22.

Eriksson M., Pouttu A., Roininen H. The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.) // *Forest Ecology and Management*. 2005. № 216. P. 105–116.

Keith H., Mackey B.G., Lindenmayer D.B. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's

most carbon-dense forests // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. № 106. P. 11635–11640.

Kramer M.G., Hansen A.J., Taper M.L., Kissinger E.J. Abiotic controls on long-term windthrow disturbance and temperate rain forest dynamics in southeast Alaska // *Ecology*. 2001. № 82. P. 2749–2768.

Norden N., Angarita H.A., Bongers F., Martinez-Ramos M., Granzow-de la Cerdae I., Breugel M. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015. № 112(26). P. 8013–8018.

Perruchoud D.O., Fischlin A. The response of the carbon cycle in undisturbed forest ecosystems to climate change: a review of plant-soil models // *J. Biogeography*. 1995. № 22. P. 759–774.

Vozmishcheva A.S., Bondarchuk S.N., Gromyko M.N., Kislov D.E., Pimenova E.A., Salo M.A., Korznikov K.A. Strong Disturbance Impact of Tropical Cyclone Lionrock (2016) on Korean Pine-Broadleaved Forest in the Middle Sikhote-Alin Mountain Range, Russian Far East // *Forests*. 2019. № 10. P. 10–17.

Windfall's Impact on Structure and Phytomass of the Siberian Pine and Birch Forests of the Central Sikhote-Alin

A. V. Ivanov^{1, 2, *}, M. A. Salo³, S. N. Bondarchuk³, D. G. Zamolodchikov²,
A. V. Mogileva³, and N. A. Kochkarina⁴

¹*Institute of geology and environmental management of the Far East Branch of the RAS, Relochniy ln. 1, Blagoveshchensk, 675000 Russia*

²*Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia*

³*Sikhote-Alin Biosphere Reserve, Terney st., 692150 Russia*

⁴*Primorskaya State Agricultural Academy, Bluhera st., 44, Ussuriisk, 692510 Russia*

*E-mail: aleksandrgrg86@mail.ru

An assessment of the windfall impact on the structure and phytomass of Siberian pine and birch forests stands was carried out based on the materials of surveys from permanent sample plots (PSP) on the territory of the Sikhote-Alin biosphere reserve, on the eastern macroslope of the Sikhote-Alin mountain range, where, due to the impact of the Lionrock typhoon, the forest stand got damaged. The 2016 windfall is a catastrophic phenomenon unprecedented in the history of the reserve. More than 9% of the forest cover of the special protected area has been transformed into windfall areas. The initial materials for the analysis were obtained during the inspections of the test plots performed before and after the windfall. The inter-inspection period for different objects is 8–18 years. The stock of aboveground phytomass was determined using the forest inventory data and the regional allometric equations. As a result of the windfall, the average stock of Siberian pine forests decreased from 552 to 298 m³ ha⁻¹, while the birch forests' area decreased from 253 to 163 m³ ha⁻¹. The total growth rate for Siberian pine and birch forests was 6.2 and 5.5 m³ ha⁻¹ year⁻¹, respectively, and the loss was 13.6 and 9.8 m³ ha⁻¹ year⁻¹, respectively. The average phytomass stock of the pine stands is 291 t ha⁻¹, the birch stands – 210 t ha⁻¹. The phytomass reserves of the birch forests decreased as a result of windfall by 35%, and the pine forests – by 44%. The carbon stock of 150 t C ha⁻¹ can be considered the maximum carbon capacity of the phytomass for pine forests of the middle and upper altitudinal belt, which can be used to assess the depositing potential of disturbed forests of this formation. Of the conifers, spruce, fir and Siberian pine are less resistant to windfall. For aspen and flat-leaved birch, the impact of the typhoon enhances their natural loss from the stand composition. The most resistant species were maples, Amur linden and larch.

Keywords: timber stock, growth, productivity, Lionrock typhoon, phytomass.

Acknowledgements: The study has been carried out with the financial support from RSF 19–77–30015 (data analysis and generalisation) and the State contract with the Centre for Forest Ecology and Productivity AAAA–A18–118052400130–7 (field research).

REFERENCES

- Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.
- Anyomi K.A., Mitchell S.J., Perera A.H., Ruel J., Windthrow Dynamics in Boreal Ontario: A Simulation of the Vulnerability of Several Stand Types across a Range of Wind Speeds, *Forests*, 2017, No. 8, pp. 1–15.
- Bobkova K.S., Mashika A.V., Smagin A.V., *Dinamika sodержaniya ugleroda organicheskogo veshchestva v srednetaezhnykh el'nikakh na avtomorfnykh pochvakh* (Dynamics of carbon contents in organic matter of spruce forests growing on automorphous soils in the Middle Taiga), Saint-Petersburg: Nauka, 2014, 202 p.
- Bondarchuk S.N., Vozmishcheva A.S., Gromyko M.N., Pimenova E.A., *Izmenenie struktury rastitel'nogo pokrova kedrovnikov, vyzvannoe taifunom Laionrok* (Changes in the structure of the vegetation cover of stone pine forests caused by typhoon Lionrock), *Rasteniya v mussonnom klimate: antropogennaya i klimatogennaya transformatsiya flory i rastitel'nosti* (Plants in a monsoon climate: anthropogenic and climatogenic transformation of flora and vegetation), Proc. of All-Russian Conf., Blagoveshchensk: Dal'nevostochnyi GAU, pp. 21–26.
- Bradford J.B., Fraver S., Milo A.M., D'Amato A.W., Palik B., Shinneman D.J., Effects of multiple interacting disturbances and salvage logging on forest carbon stocks, *Forest Ecology and Management*, 2012, No. 267, pp. 209–214.
- Chirici G., Bottalico F., Giannetti F., Del Perugia B., Travaglini D., Nocentini S., Kutchartt E. et al., Assessing forest windthrow damage using single-date, post-event airborne laser scanning data, *Forestry*, 2017, No. 2, pp. 1–11.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2019 god*, (Report on the peculiarities of the climate in the territory of the Russian Federation for 2019), Moscow: Rosgidromet, 2020, 97 p.
- Eisfelder Ch., Klein I., Bekkulyeva A., Kuenzer C., Buchroithner M. F., Dech S., Above-ground biomass estimation based on NPP time-series – A novel approach for biomass estimation in semi-arid Kazakhstan, *Ecological Indicators*, 2017, Vol. 72, pp. 13–22.
- Eriksson M., Pouttu A., Roininen H., The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.), *Forest Ecology and Management*, 2005, No. 216, pp. 105–116.
- Flyagina I.A., *Lesovozobnovlenie v kedrovyykh lesakh na vostochnykh sklonakh Sikhote-Alinya* (Reforestation of montane pine forests on the eastern slopes of Sikhote-Alin), Vladivostok: Dal'nevostochnoe knizhnoe izdatel'stvo, 1982, 177 p.
- Galanin A.V., Belikovich A.V., Bogacheva A.V. i dr, *Rastitel'nyi mir Sikhote-Alinskogo biosfernogo zapovednika: raznoobrazie, dinamika, monitoring* (The flora of the Sikhote-Alin biosphere reserve: diversity, dynamics, monitoring), Vladivostok: BPI DVO RAN, 2000, 373 p.
- Gromyko M.N., *Pervye rezul'taty izucheniya katastroficheskogo vliyaniya taifuna Laionrok na lesnye ekosistemy Sikhote-Alinskogo zapovednika, XII Far Eastern conference on reserve management*, Proc. Conf, Birobidzhan, 10–13 October, 2017, Birobidzhan: Institut kompleksnogo analiza regional'nykh problem DVO RAN, 2017, pp. 35–37.
- Ivanov A.V., Kasatkin A.S., Mudrak V.P., Zamolodchikov D.G., *Nadzemnaya fitomassa drevostoev khvoino-shirokolistvennykh lesov yuzhnogo Primor'ya* (Aboveground phytomass of mixed forests of southern Primorye), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 454–463.
- Kasatkin A.S., Zhanabaeva A.S., Akimov R.Y., Paukov D.V., Mudrak V.P., *Nadzemnaya fitomassa i kvalimetriya nekotorykh drevesnykh porod yuzhnogo Sikhote-Alinya* (Aboveground phytomass and qualimetry of tree species in southern Sikhote-Alin), *Eko-potentsial*, 2015a, No. 1(9), pp. 41–50.
- Kasatkin A.S., Zhanabaeva A.S., Ivanov A.V., Paukov D.V., Akimov R.Y., *Nadzemnaya fitomassa derev'ev v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya. Soobshchenie 3* (Tree aboveground biomass in forests of the southern Sikhote-Alin' mountains. Report 3), *Eko-potentsial*, 2016, No. 1(13), pp. 32–36.
- Kasatkin A.S., Zhanabaeva A.S., Paukov D.V., Akimov R.Y., Tataurov V.A., *Nadzemnaya fitomassa derev'ev v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya. Soobshchenie 2* (Tree aboveground biomass in forests of the southern Sikhote-Alin' mountains. Report 2), *Eko-potentsial*, 2015b, No. 4(12), pp. 28–31.
- Keith H., Mackey B.G., Lindenmayer D.B., Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, No. 106, pp. 11635–11640.
- Kolesnikov B.P., *Rastitel'nost' vostochnykh sklonov Srednego Sikhote-Alinya* (Vegetation of eastern slopes of Central Sikhote-Alin), In: *Trudy Sikhote-Alinskogo gosudarstvennogo zapovednika* (Proceedings of Sikhote-Alin State Nature Reserve), Vladivostok: Izd-vo DVF AN SSSR, 1938, Vol. 1, pp. 25–207.
- Kramer M.G., Hansen A.J., Taper M.L., Kissinger E.J., Abiotic controls on long-term windthrow disturbance and temperate rain forest dynamics in southeast Alaska, *Ecology*, 2001, No. 82, pp. 2749–2768.
- Kudinov A.I., *Dinamika proizvodnykh fitosenozov na yuge Primorskogo kraya* (Dynamics of derivatives of phytocenoses in the south of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'nauka, 2012, 140 p.
- Kudinov A.I., *Shirokolistvenno-kedrovye lesa Yuzhnogo Primor'ya i ikh dinamika* (Broadleaf siberian pine forests of the southern Primorski Krai and the dynamics), Vladivostok: Dal'nauka, 2004, 379 p.
- Man'ko Y.I., *Les zapovednika "Ussuriiskii"* (Forests of Ussuri nature reserve), Vladivostok: Dal'nauka, 2010, 224 p.
- Norden N., Angarita H.A., Bongers F., Martinez-Ramos M., Granzow-de la Cerdae I., Breugel M. et al., Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, No. 112(26), pp. 8013–8018.
- Perruchoud D.O., Fischlin A., The response of the carbon cycle in undisturbed forest ecosystems to climate change: a review of plant-soil models, *Journal of Biogeography*, 1995, No. 22, pp. 759–774.
- Spravochnik dlya ucheta lesnykh resursov Dal'nego Vostoka* (Handbook on inventory of forest resources in the Far East), Khabarovsk: Izd-vo Dal'NIILKh, 2010, 526 p.
- Sukachev V.N., Zonn S.V., *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* (Guidelines for the forest types study), Moscow: Izd. AN SSSR, 1961, 144 p.

- Usol'tsev V.A., *Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Evrazii (Eurasian forest biomass and primary production data)*, Ekaterinburg: UrO RAN, 2010, 570 p
- Usol'tsev V.A., Some methodological and conceptual uncertainties in estimating the income component of the forest carbon cycle, *Russian J. Ecology*, 2007, Vol. 38, No. 1, pp. 1–10.
- Usol'tsev V.A., Zalesov S.V., *Metody opredeleniya biologicheskoi produktivnosti nasazhdenii (Methods of assessment of bioproductivity of forests)*, Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2005, 146 p.
- Utenkova A.P., Gromyko L.T., *Kharakteristika produktsionno-destruktsionnogo protsessa v ekosistemakh poyasa dubovykh lesov (Characteristics of the production-destruction process in the ecosystems of the oak forest belt)*, In: *Ekologicheskie issledovaniya v Sikhote-Alinskom zapovednike (Ecological research in the Sikhote-Alin nature reserve)*, Moscow, 1990, pp. 25–44.
- Vozmishcheva A.S., Bondarchuk S.N., Gromyko M.N., Kislov D.E., Pimenova E.A., Salo M.A., Korznikov K.A., *Strong Disturbance Impact of Tropical Cyclone Lionrock (2016) on Korean Pine-Broadleaved Forest in the Middle Sikhote-Alin Mountain Range, Russian Far East*, *Forests*, 2019, No. 10, pp. 10–17.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Chestnykh O.V., *Dinamika balansa ugleroda v lesakh federal'nykh okrugov Rossiiskoi Federatsii (Dynamic pattern of carbon balance in the forests of federal districts of the Russian Federation)*, *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, Vol. 1, No. 1.
- Zamolodchikov D.G., Ivanov A.V., Mudrak V.P., *Zapasy i potoki ugleroda na zemlyakh lesnogo fonda Primorskogo kraia pri otsenke po sisteme ROBUL (Carbon stocks and fluxes on the forest lands of the Primorsky Territory assessed using the ROBUL system)*, *Agrarnyi vestnik Primor'ya*, 2018, No. 2(10), pp. 46–50.

УДК 630*43:630*182.42

ФОРМИРОВАНИЕ МОЛОДНЯКОВ ПОСЛЕ РУБОК И ПОЖАРОВ В ТЕМНОХВОЙНЫХ ОСОКОВО-ПАПОРОТНИКОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2022 г. С. Г. Глушко^а, *, Т. А. Комарова^б, Н. Б. Прохоренко^с^аКазанский государственный аграрный университет,
ул. К. Маркса, Казань, Республика Татарстан, 420015 Россия^бФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр-т 100-летия Владивостока, 159/1, Владивосток, 690022 Россия^сКазанский (Приволжский) федеральный университет,
ул. Кремлевская, 18, Казань, Республика Татарстан, 420008 Россия

*E-mail: glushkosg@mail.ru

Поступила в редакцию 28.03.2021 г.

После доработки 30.06.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Проведен сравнительный анализ формирования и естественного хода развития молодого поколения древесных пород после разных способов рубки и устойчивого низового пожара в зоне контакта пихтово-еловых и кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня. Рассмотрены особенности естественного возобновления, роста, развития, самоизреживания и динамики численности молодого поколения древесных пород в течение 33 лет на трех различных вырубках и на гари кедрово-темнохвойных осокво-папоротниковых лесов. Установлено, что при проведении рубок леса разными способами в кедрово-темнохвойных осокво-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня наиболее быстрый и успешный лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществлялся после зимней выборочной рубки. При сплошных рубках леса и низовых пожарах восстановление лесов идет через смену хвойных пород на быстрорастущие серийные лиственные породы. Наиболее длительный процесс восстановления кедрово-темнохвойных лесов происходит после сплошных рубок с использованием тяжелой техники, нарушающей напочвенный покров и подстилку, а также повреждающей подрост хвойных пород. Успешность лесовосстановительного процесса на обследованных участках связана с незначительной площадью рубок и гари (каждая менее 1 га), сохранностью в той или иной степени подроста предварительной генерации, наличием на площадях семенников хвойных пород и близостью массивов коренных лесов. Практика проведения выборочных рубок в лесах Южного Сихотэ-Алиня при условии сохранения подроста предварительной генерации обеспечивает успешное формирование молодняков. Материалами наших исследований подтверждается успешный характер формирования молодняков на участках, пройденных выборочными рубками.

Ключевые слова: лесовосстановительный процесс, рубки, гари, древесный молодняк, подрост, древо-стой, скорость роста.

DOI: 10.31857/S002411482202005X

Лесообразовательный процесс в горных районах Приморского края протекает под влиянием периодически возникающих пожаров и возрастающих рубок главного пользования. После запрета рубок главного пользования в лесах, образованных сосной корейской, или кедром корейским (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), главным объектом рубок в Приморском крае стали темнохвойные пихтово-еловые леса. Лесные пожары и промышленные рубки привели к значительному уменьшению площади пихтово-еловых лесов. К настоящему времени все промышленно и технически значимые лесные ресурсы сильно истоще-

ны, а неосвоенные лесные массивы незначительны, приурочены к крутосклонам и сосредоточены на севере края (Ковалев, Алексеенко, 2018).

В связи с интенсивным процессом лесозаготовки и часто возникающими пожарами вопросы воспроизводства лесов и сохранения биоразнообразия лесных экосистем остаются актуальными в настоящее время (Современное состояние лесов ..., 2009; Лукина и др., 2015; Ковалев и др., 2019; Kuuluvainen et al., 2019; и др.).

Сведения о естественном возобновлении пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке после рубок и пожаров содержатся во многих публикаци-

ях (Соловьев, 1963; Манько, Ворошилов, 1967; Ворошилов, 1972; Ворошилов, 1975; Чумин и др., 1981; и др.). Несмотря на общую разработанность естественного хода восстановления лесов Дальнего Востока, недостаточно изучены особенности формирования и последовательного хода развития молодого поколения древесных пород после разных способов рубки и пожаров.

Цель наших исследований – провести сравнительный анализ характера и темпов восстановления древесных молодняков в первые 32–33 г. их развития после разных способов рубки и воздействия пожара в кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Сообщества кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесов распространены в Южном и Среднем Сихотэ-Алине в зоне контакта широколиственно-кедровых и темнохвойных пихтово-еловых лесов. Встречаются они на пологих и среднекрутых склонах, а также на плоских водоразделах в пределах высотных отметок от 600 до 1000 м над ур. м. Произрастают на влажных горно-таежных иллювиально-гумусовых почвах, для которых характерна глубокая гумусированность всего почвенного профиля, высокая кислотность (рН 4.2–5.2) и насыщенность основаниями. На поверхности почвы накапливается достаточно мощный слой грубогумусной подстилки, что свидетельствует о замедленном темпе круговорота веществ в этих лесах.

Коренные насаждения кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового типа леса отвечают природе южно-таежных темнохвойных лесов с участием сосны корейской и характеризуются простым строением и однообразным составом во всех ярусах. В коренных древостоях обычно доминируют ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch. Ex Carr.) и пихта белокорая (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.). Единичные, но крупные деревья сосны корейской в коренных лесах мало уступают по запасам древесины темнохвойным породам. Незначительное участие в древостое принимают широколиственные породы – липа Таке, клены желтый и зеленокорый (*Tilia taquetii* C.K. Schneid., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *A. tegmentosum* Maxim.). Древостои обычно развиваются по III классу бонитета, имеют относительную полноту в среднем 0.9–1.0 и достигают запасов древесины до 450 м³ га⁻¹.

В естественном возобновлении древесных пород обычно преобладает подрост ели аянской и пихты белокорой, на долю которых приходится от 40 до 80%.

Кустарниковый ярус в коренных лесах преимущественно сформирован слабо, и общее по-

крытие его не превышает 30%. В нем встречаются единичные экземпляры бересклета большекрылого (*Euonymus macroptera* Rupr.), жимолости Максимовича (*Lonicera maximowiczii* (Rupr.) Regel), спиреи березолистной (*Spiraea betulifolia* Pall.) и других видов. В первые 5–7 лет после рубок и пожаров обильно вырастает бузина кистистая (*Sambucus racemosa* L.). Сравнительно успешно развиваются растения деревянистой лианы актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta* Maxim.), образующие густые заросли в первые 20–30 лет после пожара. В дальнейшем большая часть скелетных осей актинидии не превышает 50–100 см длины, а проективное покрытие их надземных частей достигает 3–5%.

Кустарничково-травяной ярус хорошо развит, в коренных сообществах общее проективное покрытие его составляет в среднем 80–90%. В нем преобладают мезогигрофитные папоротники (*Leptorumohra amurensis* (Christ) Tzvel., *Dryopteris expansa* (C.Presl) Fras и др.) и осока мечевидная (*Carex xuphium* Kom.). Моховой покров редкий, образован небольшими пятнами из мезогигрофитных зеленых мхов (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и др.), приуроченных к приствольным микроповышениям и полуразложившемуся валежу.

Исследования проводили на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, образованного в 1973 г. сотрудниками Отдела леса Биолого-почвенного института (БПИ) ДВНЦ АН СССР. Стационар занимает площадь около 4.5 тыс. га и расположен в бассейне р. Правая Соколовка (приток р. Усури) на западном макросклоне Южного Сихотэ-Алиня в пределах высотных отметок от 440 до 1100 м над ур. м (44°03'55" с.ш., 134°20'29" в.д.).

Для сравнительного анализа особенностей развития и темпов роста древесных молодняков после разных способов рубки и воздействия пожара в кедрово-темнохвойных лесах нами были использованы материалы, собранные на четырех пробных площадях (пр. пл.), лесовосстановительный процесс на которых осуществлялся в течение 32–33 лет.

Согласно “Правилам рубок главного пользования” (1970) в конце двадцатого столетия на территории Приморского края основными способами рубок главного пользования были приняты подневольные-выборочные и условно-сплошные. До организации Верхнеуссурийского стационара на этой территории активно проводились подневольные-выборочные рубки с удалением крупных стволов хвойных деревьев. Для максимального сбережения хвойного подроста в процессе лесозаготовок применялась Приморская узкопосечная технология, позволяющая сохранять подрост до 80% при зимних и 60% – при лет-

них лесозаготовках. На узких волоках (шириной 25–35 м) вырубались все деревья, и по ним проводились трелевочные работы с помощью тракторов или лебедок. Между трелевочными волоками с помощью бензопил вырубались крупномерные деревья. В период зимних заготовок травмированных почвенного покрова и площадь минерализованных участков на волоках была минимальна.

Такая зимняя подневольно-выборочная рубка кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса была проведена в 1970 г. на пологой надпойменной террасе ручья Медвежьего на высоте 650 м над ур. м. Всего здесь на площади 1 га было удалено 48 деревьев ели аянской от 60 до 85 см диаметром в основании ствола, а также 12 стволов сосны корейской 52–110 см диаметром и 4 ствола березы желтой, или ребристой (*Betula costata* Trautv.) 96–120 см диаметром. В центральной части заложеной здесь в 1987 г. пр. пл. 54-1987 размером 50 × 50 м² сохранились следы трелевочного волока, по которому удалялись стволы срубленных деревьев. Последующие ревизии на этом участке были проведены в 2003 и 2007 гг.

Лесовосстановительный процесс изучался также после условно-сплошной рубки кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса, проведенной в 1973 г. на плоском водоразделе, на высоте 860 м над ур. м. Здесь в 1988 г. была заложена пр. пл. 5-1988 размером 50 × 50 м², которая соответствовала возрасту 15-летней рубки. Во время рубки на площади 0.25 га сохранили жизнедеятельность 3 дерева ели аянской, 1 дерево сосны корейской и 7 деревьев пихты белокорой. Ревизии на этом участке были проведены нами в 2006 и 2011 гг.

Кроме того, процесс лесовосстановления в рассматриваемом типе леса изучался после сплошной экспериментальной рубки на площади 0.39 га в бассейне ключа Елового в верхней части северо-западного склона 10°–20° крутизной и на высоте 750–770 м над ур. м. Экспериментальная рубка была проведена летом 1976 г. сотрудниками Отдела леса БПИ ДВНЦ АН СССР без применения тяжелой техники. Валка деревьев производилась, начиная с 12 см ступени толщины, бензопилами “Дружба”, раскряжевка и обрубка сучьев проводилась на месте. Все операции выполнялись с максимальной предосторожностью для сохранения тонкомера и подроста хвойных пород от повреждений. Здесь была заложена постоянная пр. пл. 10-1976 размером 50 × 50 м². В дальнейшем мы проводили ревизии в течение 7 лет ежегодно, а затем через различные интервалы. При обсуждении результатов исследования использованы материалы 2008 г., на 32 год после рубки.

Для сравнительного анализа характера развития и хода роста древесного молодняка, формирующегося не только на вырубках, но и после воз-

действия пожара в насаждениях рассматриваемого типа леса, нами были использованы материалы, собранные на послепожарном участке, образовавшемся после устойчивого низового пожара летом 1973 г. в верхней сравнительно плоской части в верховьях ручья Березового. По характеру и степени повреждения огнем образовавшаяся гарь соответствовала типу мелких гарей (Шешуков, 1967) и относилась к типу гарей с отмершими нижними ярусами и частично сохранившимся жизнедеятельным древостоем, полнота которого ниже 0.4 (Соловьев, Солодухин, 1975). На заложеной здесь постоянной пр. пл. 11-1975 площадью 0.25 га в древостое сохранили жизнедеятельность около 18% деревьев, главным образом ели аянской, пихты белокорой и липы Таке. Мелкий и средний подрост полностью сгорел, но сохранились 1.16 тыс. экз. га⁻¹ растений крупного подроста, в котором преобладали растения пихты белокорой, ели аянской и липы Таке. Ревизии на пр.пл. 11-1975 проводили ежегодно в течение первых 14 лет, а затем продолжали с разными интервалами. Для сравнительного анализа были использованы материалы ревизии 2006 г., который соответствовал 33 г. после пожара.

При характеристике растительных сообществ были использованы общепринятые геоботанические и лесоводственные методики (Сукачев, Зонн, 1961; Корчагин, 1976; Мелехов, 1980; и др.). На всех сравниваемых участках проводили детальные геоботанические описания, устанавливали видовой состав и определяли количественное участие у каждого вида. Для оценки древостоя проводили сплошной пересчет деревьев на всей площади по одно- двух- и четырехсантиметровым ступеням толщины. Определение высоты, возраста и хода роста древесных растений осуществляли по моделям разных ступеней толщины за пределами пробных площадей.

Учет подроста проводили на двух ленточных площадках (50 × 4 м), расположенных по диагоналям пробных площадей, по различным ступеням высоты: до 50 см (мелкий), от 51 до 150 (средний) и от 151 до 200 см (крупный). Всходы учитывались отдельно. Деревья высотой более 2 м и диаметром менее 12 см относили к тонкомеру, а диаметром более 12 см – к крупным деревьям.

Расчет таксационных показателей выполнен с использованием Справочника лесоустроителя Дальнего Востока (1973).

Для краткого обозначения древесных растений нами были использованы следующие обозначения: **Бж** – береза желтая, или ребристая, **Бп** – береза плосколистная, **Бш** – береза шерстистая, **Вм** – вишня Максимовича, **Еа** – ель аянская, **Ивк** – ива козья, **Ивп** – ива поронайская, **Ил** – ильм лопастный, **К** – сосна корейская, или кедр, **Клж** – клен желтый, **Клз** – клен зеленокорый, **Клм** – клен

мелколистный, **Лт** – липа Таке, **Ос** – осина, **П** – пихта белокорая, **Рс** – рябина сибирская, **Тс** – тис остроконечный, **Тк** – тополь корейский, **Чм** – черемуха Маака, **Я** – ясень маньчжурский.

Названия растений приведены по сводке “Сосудистые растения Советского Дальнего Востока” (1985–1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Лесовосстановительный процесс после рубок и пожаров зависит от степени нарушения растительности и почвы, площади вырубки и гари, а также определяется численностью сохранившихся деревьев, подросту и близостью обсеменителей. Состав формирующихся сообществ определяется видовым составом исходных фитоценозов, поступлением диаспор с соседних участков и наличием жизнеспособных семян в почве, на что указывали многие исследователи (Соловьев, 1963; Манько, Ворошилов, 1967; Комарова и др., 2017; и др.).

В формировании разных видов берез важное место принадлежит всхожим семенам, покоящимся в почве и выполняющим роль резерва, который активизируется при нарушении растительного покрова и подстилки. Согласно ранее проведенным исследованиям по проращиванию всхожих семян в почвенных образцах, взятых в кедрово-темнохвойном осокново-папоротниковом лесу в возрасте около 200 лет, было отмечено на 1 м^2 100 всхожих семян березы шерстистой (*Betula lanata* (Regel) V.Vassil.), 59 семян березы желтой и 28 всхожих семян березы плосколистной (Комарова и др., 2017, с. 336).

Виды растений с ускоренным развитием на первых этапах онтогенеза мы относим вслед за Ф. Клементсом (Clements, 1928) к группе серийных видов. Высокие темпы роста серийных видов и быстрое достижение генеративного периода обеспечивают их первому поколению устойчивые позиции и возможность доминировать в производных сообществах. Последующие поколения не развиваются активно без отсутствия очередных нарушений в растительном покрове и присутствуют только в виде примеси. Среди серийных видов обычно первыми заселяют освободившиеся участки после рубки и пожаров разные виды берез. Березы желтая и шерстистая, отличающаяся большей теневыносливостью по сравнению с березой плосколистной и другими серийными видами, обладают способностью возобновляться семенным путем под пологом древостоя преимущественно на разлагающемся валеже, но основная их часть погибает на 2–4 годы развития. Быстро заселяют гари и вырубки представители семейства Ивовые (осина обыкновенная *Populus tremula* L., тополь корейский *Populus koreana* Reh-

der, ива козья *Salix caprea* L., ива тарайкинская *Salix taraikensis* Kimura и др.). благодаря массовому распространению мелких и легких семян с помощью ветра и быстрому прорастанию. При наличии достаточной влаги в почве семена могут прорасти уже на 2-й день.

Анализ годовых приростов по высоте у молодых растений серийных и климаксовых (хвойных и лиственных) пород в первые годы их развития на гари (пр. пл. 11-1975) и экспериментальной вырубке (пр. пл. 10-1976) показал значительные различия по темпам роста (рис. 1).

Средний прирост по высоте у растений серийных видов (береза желтая, осина, ива козья, черемуха Маака *Padus maackii* (Rupr.) Kom. & Aliss.) в первые 6 лет их развития составил на послепожарном участке от 46 до 72 см год⁻¹, а на – вырубке – от 43 до 67 см год⁻¹. У семенных растений климаксовых широколиственных пород (липа Таке и клен мелколистный) годичный прирост на гари составил 9–18 см год⁻¹, а на вырубке – 7–15 см год⁻¹. У хвойных растений (ель аянская, пихта белокорая и сосна корейская) отмечались самые низкие темпы роста – от 1.8 до 4.5 см год⁻¹ на послепожарном участке и от 1.6 до 4.0 см год⁻¹ на вырубке. Среди хвойных видов наиболее высокие показатели годичного прироста были у растений сосны корейской, а самые низкие – у ели аянской как на гари, так и на вырубке. При этом пихта белокорая превышает ель аянскую не только в приросте по высоте, но и по радиальному приросту до начала генеративного периода (Трофимова, 2012).

Все молодые древесные растения, произраставшие на гари, имели более высокие показатели роста по сравнению с растениями, росшими на вырубках, что было связано с обогащением почвы зольными веществами после сгорания растений, валежа и подстилки, а также увеличением рН и концентрации минеральных и органических соединений (Algrren, Algrren, 1960; Viro, 1974; Сапожников и др., 2001; и др.). На вырубках же изъятие значительной части зеленой массы и стволовой древесины, наоборот, снижает поступление органических веществ в почву.

Семенное возобновление древесных растений активно происходит преимущественно в первые 2 г. после рубки и пожаров (Манько, Ворошилов, 1967; Ворошилов, 1975; Комарова, 1986; и др.). Вместе с тем, на прорастание семян ели и пихты неблагоприятное влияние оказывает высокая зольность почвы, возникающая сразу же после пожаров (Сысоев, 1959; Данилик, 1965; Комарова, Ильина, 2002; и др.). Согласно исследованиям Е. Сысоева (1959) всхожесть семян ели сохраняется при содержании золы в почве не более 2 кг на 1 м^2 . Согласно нашим исследованиям (Комарова, Ильина, 2002), на однолетней гари темнохвойно-

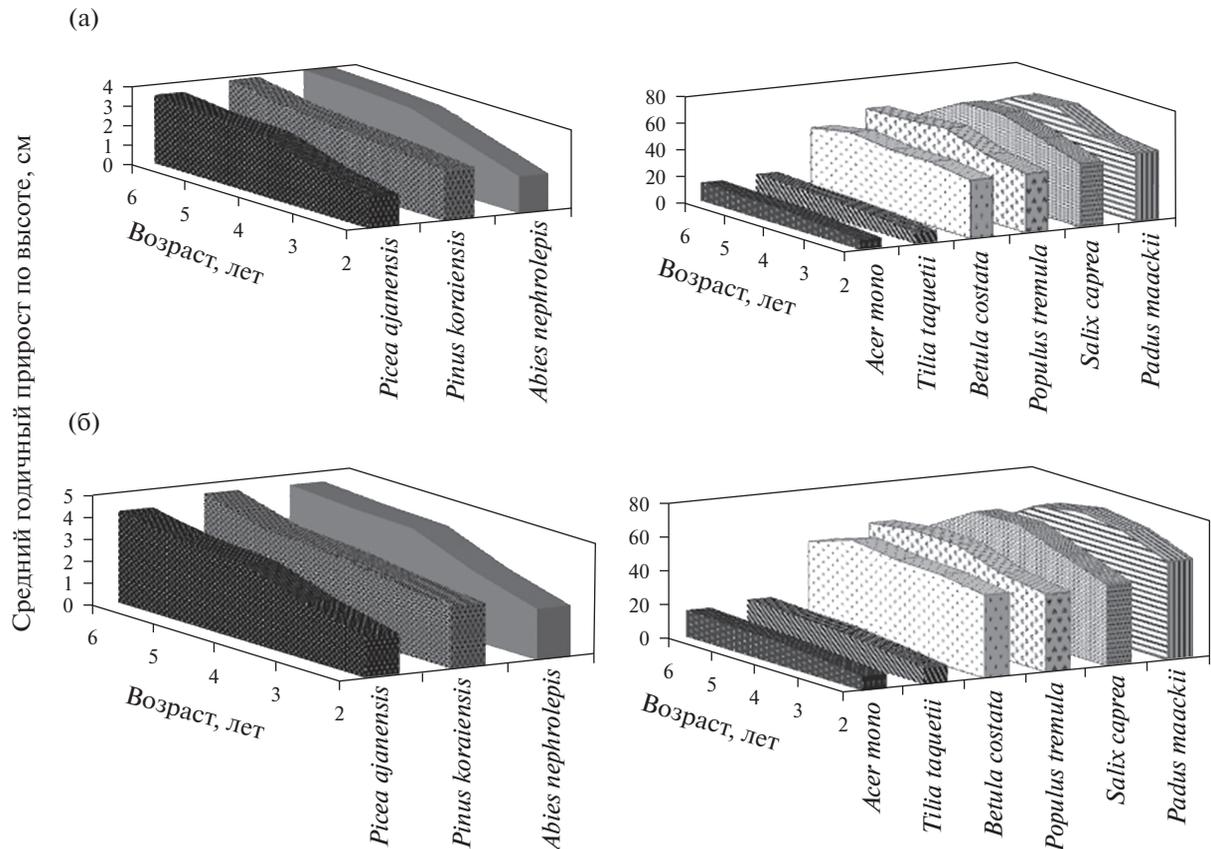


Рис. 1. Изменение среднего годовичного прироста в высоту у молодых древесных растений в первые 6 лет их развития на экспериментальной вырубке (пр. пл. 10-1976; а) и после устойчивого низового пожара (пр. пл. 11-1975; б) кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса.

кедрового леса не сформировалось ни одного проростка ели аянской и пихты белокорой, но на второй год после пожара началось массовое и обильное их прорастание.

На второй год зарастания гари (пр. пл. 11-1975) численность всходов у быстрорастущих деревьев березы шерстистой составила 130 экземпляров, у березы желтой – 2079, а у березы плосколистной – 2132 на площади 50 м² (Комарова, 1986). Молодые растения быстрорастущих серийных видов к 5–7 гг. после пожара сформировали сравнительно сомкнутые биогруппы, в которых преобладали растения березы желтой. При этом 60% молодых растений этого вида (из общего числа 11,8 тыс. экз. га⁻¹) принадлежали группе замедленного роста, высота которых не превышала 1,5 м, в то время как растения усиленного роста, составлявшие 20%, достигали высоты 3,0–3,5 м. У других серийных видов также преобладали растения с замедленным ростом.

По мере смыкания крон древесного молодняка серийных видов усиливалась интенсивность конкуренции между растениями за жизненное пространство – свет, влагу, элементы минераль-

ного питания. Слабые растения, отстававшие в росте, подавлялись более крупными и погибали. Процессы самоизреживания древесных молодняков изучали многие исследователи (Гулисашвили, 1974; Мелехов, 1980; и др.), однако большая часть их данных связана с отпадом молодых деревьев, начиная с 20–40-летнего возраста насаждений. Нами проводился учет численности древесных растений за 32-летний период на опытной вырубке кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 10-1976, рис. 2а) и в течение первых 33 лет на послепожарном участке (пр. пл. 11-1975, рис. 2б).

По мере роста серийных видов на гари происходило значительное снижение численности молодых растений, и на 15-й год после пожара сохранили жизнедеятельность только 23,5% молодых растений черемухи Маака, 13,6% растений ивы козьей и 5,0% деревьев березы желтой от количества растений, установленных на второй год после пожара. У остальных серийных видов также значительно снизилась численность растений.

В то же время количество растений климаксовых видов, напротив, возрастало, и на 15-й год после пожара численность молодого поколения ли-

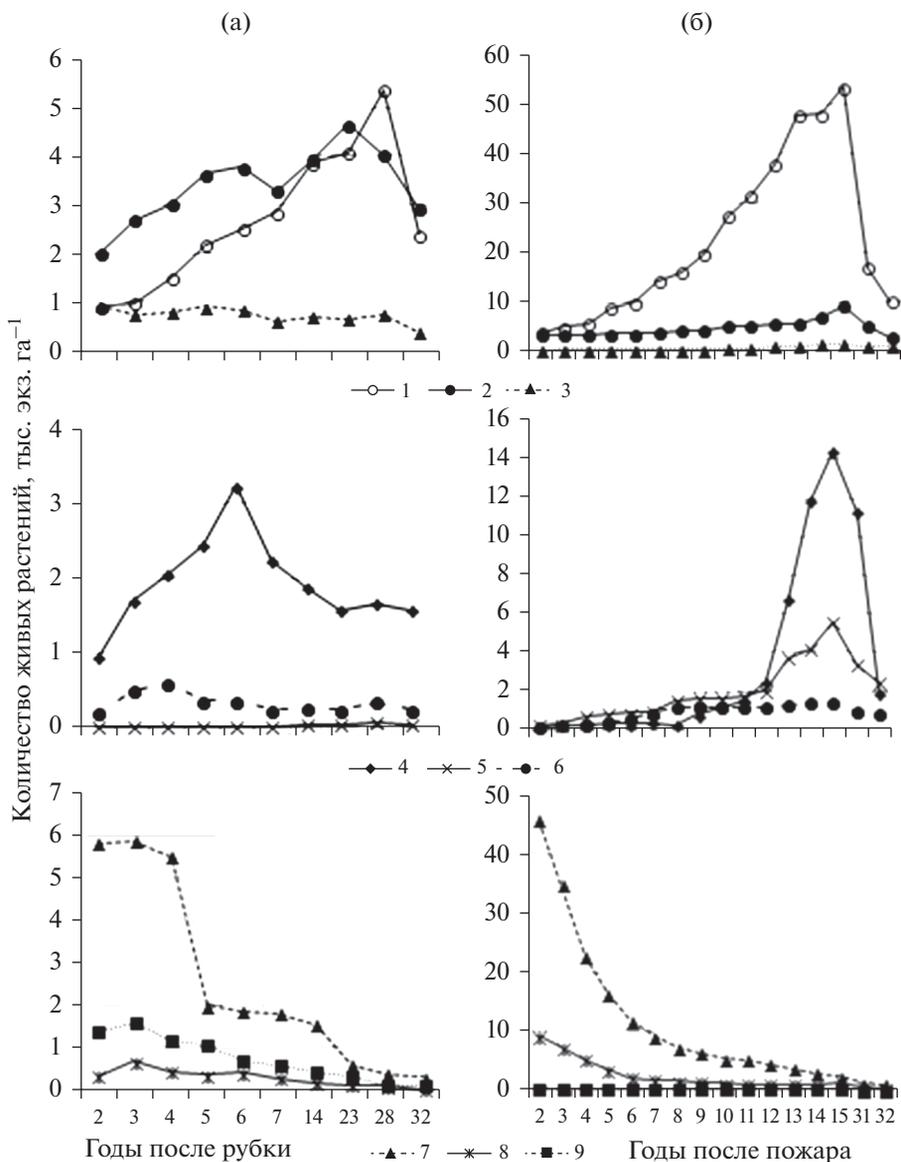


Рис. 2. Изменение численности популяций хвойных климаксовых (1–3), широколиственных климаксовых (4–6) и серийных (7–9) древесных видов за 32-летний период после экспериментальной рубки (пр. пл. 10-1976; а) и после устойчивого низового пожара за 33-летний период (11–1975; б) лесовосстановительного процесса в кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесах. 1 – *Picea ajanensis*, 2 – *Abies nephrolepis*, 3 – *Pinus koraiensis*, 4 – *Tilia taquetii*, 5 – *Acer ukurunduense*, 6 – *Acer tegmentosum*, 7 – *Betula costata*, 8 – *Salix caprea*, 9 – *Padus maackii*.

пы Таке семенного и вегетативного происхождения возросла в 54 раза, клена желтого – в 29 раз, сосны корейской – в 26 раз, ели аянской – в 15 раз, а у пихты белокорой увеличилась в 3 раза по сравнению с количеством их на двухлетней гари. Постоянному нарастанию численности хвойных и широколиственных климаксовых видов способствовали сохранившиеся жизнедеятельность после пожара деревья и примыкающие с трех сторон к этой гари ненарушенные участки кедрово-темнохвойного леса.

На экспериментальной вырубке (пр. пл. 10-1976) отмечалась иная динамика численности древес-

ных растений. Сохранившиеся здесь напочвенный покров и подстилка на большей части территории препятствовали активному заселению вырубке инициальными видами травянистых растений и кустарников, а также прорастанию всхожих семян берез из почвенных банков. На второй год после экспериментальной рубки было отмечено всего 7.8 тыс. га⁻¹ молодых растений берез в отличие от 68.7 тыс. га⁻¹ берез на двухлетней гари.

Успешному лесовозобновительному процессу на этой вырубке способствовал сохранившийся тонкомер и подрост хвойных пород предварительной генерации. До рубки здесь преобладал

мелкий и средний подрост пихты белокорой в возрасте от 5 до 40 лет, максимум их приходился на группу возраста 16–20 лет. Мелкого и среднего подростка ели аянской было в три раза меньше, чем пихты, и средний их возраст составлял 15 лет. Еще меньше было подростка сосны корейской со средним возрастом 17 лет.

На второй год после рубки в мелком и среднем подросте с общей численностью 15.5 тыс. экз. га⁻¹ преобладали растения березы желтой (5.3 тыс. экз. га⁻¹) и пихты белокорой (2.0 тыс. экз. га⁻¹). Средний подрост пихты полностью состоял из растений предварительной генерации. В крупном подросте (1.3 тыс. экз. га⁻¹) преобладали сохранившиеся растения клена желтого (1.0 тыс. экз. га⁻¹), а пихта и ель отсутствовали.

У серийных видов вслед за интенсивным ростом в первые 5–7 лет происходило активное естественное самоизреживание в густых биогруппах. На 7-й год после рубки сформировался одноярусный древесный молодняк 2.5–3 м высотой и 2–4 см диаметром, имеющий состав 8(Бш + Бж + Бп)1Ос1Чм + Ивк.

Хвойные растения последующей генерации развивались медленно, и к 7-му году развития они стали преобладать в мелком подросте. При этом мелкий хвойный подрост предварительной генерации переместился в группу среднего подростка, а из среднего хвойного подростка образовался крупный подрост. К 7-му году у всех растений хвойных и широколиственных климаксовых видов возросла численность: ели – на 31.6%, липы Таке – на 41.4%, пихты – на 61%, клена желтого – на 72%, клена зеленокорого – на 75.4% по сравнению с количеством их на 2-летней вырубке.

На 15 год после экспериментальной рубки сформированный древесный молодняк, в составе которого присутствовали растения 15 видов, имел состав по запасу: 2Бж2Клж2П2Чм1Бш1Лт + К, Еа, Бп, Ивк, Ос ед. Клз, Рп, Тс, Вм – при общей численности живых стволов – 5445 экз. га⁻¹ и средних для преобладающих пород размеров стволов – 7.5 м высотой и 4.6 см диаметром, сумма площадей сечения составляла 8.17 м², а запасы древесины – 35.5 м³.

В то же время древесный молодняк, сформированный на 15 год после условно-сплошной рубки (пр. пл. 5-1988), включающий также 15 древесных видов, имел состав по запасу: 4Бш2Ивк1Бж1Бп1Еа1Чм + П, Тк, Клж ед. Ивп, Клм, К, Лт, Рп, Ос при общей численности живых стволов 4220 экз. га⁻¹ и средних их показателей для преобладающих пород – 8.1 м высотой и 6.0 см диаметром, сумма площадей сечения составляла 4.15 м², а запас – 24.2 м³.

Следовательно, у молодняка, сформированного после условно-сплошной рубки, в отли-

чие от древесного молодняка, образовавшегося на экспериментальной вырубке, были значительно ниже показатели численности стволов, суммы площадей сечения и запасов древесины, что, вероятно, было связано с активным заселением этой вырубки инициальными травянистыми и кустарниковыми видами и дальнейшим их мощным разрастанием. Все это препятствовало активному естественному возобновлению древесных видов. Успевшие сформироваться в первые годы после условно-сплошной рубки немногочисленные растения быстрорастущих серийных видов быстро развивались в более разреженном древостое.

В составе и структуре сравниваемых древесных молодняков на трех различных вырубках и послепожарном участке, образовавшихся в течение 32–33 лет на месте кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесов, отмечались как общие черты, так и существенные различия.

К общим чертам относится незначительная площадь (менее 1 га) у всех четырех нарушенных рубкой и пожаром участков, окруженных стенами коренных лесов. Это определило во всех сравниваемых древесных молодняках доминирование ели аянской и пихты белокорой во всех категориях подростка и тонкомера (табл. 1). При этом максимальной численностью (7–20 тыс. экз. га⁻¹) отличался мелкий подрост, а наименьшее количество экземпляров (0.4–0.8 тыс. экз. га⁻¹) было представлено в крупном подросте. Для всех насаждений был характерен сравнительно близкий состав всходов, в котором доминировали разные виды берез, произрастающие, как правило, на гниющей древесине валежа и реже пней. Меньшей численностью были представлены всходы широколиственных пород (липы Таке, кленов желтого и зеленокорого), большая часть которых также была приурочена к гниющему валежу. Среди крупных деревьев доминировали березы шерстистая и желтая. Исключение составили пр. пл. 54-1987, где была проведена подневольновыборочная рубка с помощью узкопасечного способа, а также пр. пл. 11-1975, где после пожара среди подростка, тонкомера и даже крупных деревьев (с диаметром ствола более 12 см) по численности преобладали растения ели и пихты (табл. 1).

Анализ состава и структуры древостоя после подневольновыборочной рубки (пр. пл. 54-1987) показал, что за 33-летний период насаждение здесь почти полностью восстановилось без смены пород и без существенных изменений в составе и структуре древостоя. После изъятия крупномерных стволов ели аянской и сосны корейской, имевших возраст 170–190 лет, средний возраст деревьев верхнего полога стал 110–130 лет. Древостой в количестве 8 видов, как и до рубки, состоял

Таблица 1. Количество (тыс. экз. га⁻¹) и состав (по числу стволов) всходов, мелкого, среднего и крупного подроста, а также тонкомерных и крупных деревьев в насаждениях, сформированных в течение 32–33 лет после разных способов рубок и низового пожара

Категории крупности	№ пр. пл	n, тыс. экз. га ⁻¹	Породный состав (по числу стволов)
Всходы	54-1987	4.90	4Б(ж + пл)3Клж1Лт1К1Кз ед. П, Еа, Км, Я
	5-1988	6.00	4Б(ж + ш)3Клж1Лт1К1Кз + Еа, П
	10-1976	3.10	5Б(ж + ш)2Клж1Лт1Кз + Еа, П
	11-1975	6.30	4Б(ж + ш)2Клж1Еа1Клз ед. П, К, Км, Я, Ив(к + тр.), Вм
Мелкий подрост	54-1987	19.60	5П2Б(ж + ш)1Еа1Клж1Клз + К, Лт, Я, Км
	5-1988	6.40	3П3Еа 2Б(ж + ш)1Кз1Клж ед. К, Лт
	10-1976	6.60	3Еа2Кз2Б(ж + ш)2Клж1Лт
	11-1975	11,50	4Еа2П1Б(ж + ш)1Лт1Клж1Клз ед.К, И(к + тр.), Ос, Вм, Рс
Средний подрост	54-1987	2.90	6Еа2П1Лт1Клз ед. К, Клж.Ос
	5-1988	3.40	6Еа2П1Лт1Кз ед. К, Бж, Клж
	10-1976	2.60	3Еа3П2Лт2Клж
	11-1975	6.90	7Еа1П1Лт1К ед. Клз, Клж, Вм
Крупный подрост	54-1987	0.70	4П2Еа2Лт1Клз1Вм + Ос
	5-1988	0.40	3Еа3Лт2П1Кз1Ос
	10-1976	0.40	4Еа3П2Клж1Кз
	11-1975	0.80	9Еа1П ед.К, КлжКлз, К
Тонкомерные деревья	54-1987	0.42	3Еа3П2Кж1Бж1Лт ед. К, Км, Кз
	5-1988	2.40	4Бш2Еа2П1Клж1Бж + К, Ос, Чм, Тк, Рс, Ик, Ит, Я, Ил, Кз
	10-1976	4.87	3П3Клж1Бш1Лт1Еа1Бж ед. К, Ик, Клз, Бпл, Ос, Вм
	11-1975	3.10	5П3Еа1Клж1Лт + К ед. Б(ж + ш), Клз
Крупные деревья	54-1987	0.50	5Еа2К2П1Б(ш + ж)
	5-1988	0.40	4Бш1Бж1Тк1П1Бпл1Ос1Чм + Еа, Кж, Ик, Ит, Чм
	10-1976	0.21	5Бш2Бж1Бпл1Чм1Пед.К
	11-1975	1.16	4Еа4П1Б(ш + ж)1К + Лт

из трех подъярусов, в-которых преобладали темнохвойные породы (табл. 2).

На остальных участках произошла смена господствующих пород, и среди крупных деревьев по численности и запасу древесины доминировали березы шерстистая, желтая и плосколистная. В древостое, сформировавшемся к 32 г. на экспериментальной вырубке (пр. пл. 10-1976), было отмечено 12 видов деревьев и выделялись два подъяруса. В первом, 14.1–23.0 м высотой, 16–22 см диаметром и сомкнутостью крон 0.4–0.5, доминировали березы всех трех видов (табл. 2). При этом береза плосколистная превышала по высоте (21.0–23.0 м) березы шерстистую и желтую, средняя высота которых составляла 16.0–18.0 м. В составе второго подъяруса, 2.0–14.0 м высотой, 3.0–16.0 см диаметром и сомкнутостью крон 0.8–0.9, по численности преобладали тонкомерные деревья пихты белокорой (1.23 тыс. экз. га⁻¹). Ее растения опережали в росте ель аянскую благодаря более высоким значениям прироста по высоте (см. рис. 1) и значительному преобладанию ее в подросте предварительной генерации. В результате этого к 32 г. после рубки большая часть растений пихты белокорой перешла в категорию тонкомера, тогда как у ели основная часть растений находилась в категории крупного подроста.

Отдельные деревья пихты, сформировавшиеся из подроста предварительной генерации и достигшие 12–13 м высоты, перешли в возрастное состояние молодых генеративных растений и приступили к семеношению. О важности и необходимости сохранения предварительного подроста для успешного лесовозобновительного процесса отмечали многие исследователи (Ворошилов, 1970; Солодухин, 1965; и др.). Согласно К.П. Соловьеву и Е.Д. Солодухину, сохранение предварительного возобновления ели и пихты на рубках главного пользования сокращает сроки восстановления исходных древостоев на 30–40 лет.

К 32 году после экспериментальной рубки образовались полностью сомкнутые био группы хвойного молодняка с преобладанием растений пихты. В результате сильного затенения под их пологом исчезли почти все растения у представителей нижних ярусов, резко сократилось количество всходов, подроста и в целом произошло резкое снижение численности популяций у всех древесных видов (см. рис. 2). К этому времени остались жизнеспособными только 11.3% растений березы шерстистой, 8.8 – черемухи Маака, 5.1 – березы желтой и 4.9% растений ивы козьей от численности их на второй год после рубки. Снизилась численность и у хвойных пород: пих-

Таблица 2. Характеристика древостоев в сообществах кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса, сформированных в течение 32–33 лет после разных способов рубок и низового пожара

№ пр. пл. - год закладки	Польярус (высотные пределы, м)	Породный состав (по запасу)	Живых стволов, шт. га ⁻¹	Полнота относительная	Площадь сечения, м ² га ⁻¹	Запас древесины, м ³ га ⁻¹	Средние для преобладающей породы	
							высота, м	диаметр, см
54-1987	I (20.1–27.0)	7Еа2К1П + Лг, Бп	128	1.0	17.7	194.1	23.0	40.4
	II (15.1–21.0)	5Еа4П1Лг + Ос, Бп, Клз	216		12.0	112.0	19.2	28.2
	III (5.0–15.0)	5Еа3П1Лг1Клж + К	340		2.8	16.9	10.0	11.2
5-1988	I (14.1–24.0)	3Бш3Тк1П1Ос1Бп1Бж ед. Еа, К	348	0.76	9.9	81.4	17.3	16.9
	II (2.1–14.0)	5Бш2Бж1Еа1П1Чм + Ивк, Игр ед. Кж, К, Ос	2356		7.9	55.5	8.1	5.7
10-1976	I (14.1–23.0)	6Бш3Бж1Бп + Ос	620	1.1	8.09	61.8	16.0	13.2
	II (2.1–13.0)	3П3Клж1Лг1К1Бп1Чм + Еа, Ивк, ед. Клз, Бж	4178		13.1	53.88	6.0	6.1
11-1975	I (14.1–24.0)	3Б(ш + ж)2Бп2Еа2П1Лг + Ивк, Игр, К	426	0.83	14.6	100.0	19.7	19.5
	II (2.1–14.0)	5Б(ш + ж)3П1Еа1(Ивк + Игр) + Клж ед. Бп, Лг, К	2812		8.3	46.5	9.0	7.0

ты — в 1.6 раз, ели и сосны корейской — в 1.7 раз по сравнению с достигавшими их максимумами на 15 год после рубки.

Видовое разнообразие в данном 32-летнем сообществе после экспериментальной рубки насчитывало 37 видов. В составе нижних ярусов к этому времени полностью исчезли растения инициальных видов, характерные для начальных стадий сукцессий. В кустарниковом ярусе, состоящем из 8 видов и имевшем общее проективное покрытие 10–15%, преобладали низкорослые (50–80 см длиной) лианы актинидии коломикта. Редкий осоково-папоротниковый травяной покров, состоящий из 18 видов и имевший общее проективное покрытие около 20%, отличался сильной мозаичностью.

Иной характер в составе и сложении сообществ отмечался в 33-летнем насаждении, сформированном после условно-сплошной рубки (пр. пл. 5-1988).

Как уже отмечалось ранее, сильное разрушение подстилки и трансформация почвенного покрова тяжелой техникой во время условно-сплошной рубки обусловили прорастание многочисленных хранившихся в почве всхожих семян берез и внедрение травянистых и кустарниковых растений инициальных видов. На 33 год после условно-сплошной рубки общий флористический состав производного сообщества включал 75 видов высших растений в отличие от 37 видов, отмеченных на 32 г. после экспериментальной рубки (пр. пл. 10-1976). Значительную примесь к осоково-папоротниковому покрову на пр. пл. 5-1988 составили инициальные виды (кипрей узколистный *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., недотрога обыкновенная *Impatiens noli-tangere* L. и др.) и мезогрофитное крупнотравье (чемерица *Veratrum* sp., какалия копьевидная *Cacalia hastata* L., лабазник камчатский *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. и др.). В кустарниковом ярусе также активно развивались инициальные виды (бузина красная *Sambucus racemosa* L., аралия высокая *Aralia elata* (Miq.) Seem., шиповник иглистый *Rosa acicularis* Lindl.).

В древостое на этой 33-летней вырубке, состоящем из двух подъярусов и образованном 11 видами деревьев, доминировали разные виды берез. В верхнем подъярусе, сформированном березами с ускоренным ростом, в качестве примеси присутствовали быстрорастущие деревья тополя корейского и осины, а также сохранившиеся во время рубки деревья хвойных пород (табл. 2). Во втором подъярусе доминировали деревья берез с замедленным ростом с примесью пихты белокорой и ели аянской, которые сформировались из тонкомера и крупного подроста, сохранившегося по периферии рубки. Древостой на этой вырубке был более разреженный, с невысокой относительной полнотой (0.8), в отличие от древостоя на пр. пл. 10-1976, имевшем относительную полноту 1.0.

В то же время невысокая полнота древостоя, а также сохранившиеся семенники хвойных деревьев и примыкающие с двух сторон коренные кедрово-темнохвойные леса способствовали успешному формированию и развитию подроста темнохвойных пород всех высотных категорий к 33-му году после условно-сплошной рубки.

На гари кедрово-темнохвойного леса (пр. пл. 11-1975), как было отмечено ранее, в течение первых 15 лет после пожара происходило постоянное нарастание численности хвойных пород. По мере роста молодых растений ели и пихты происходило смыкание их крон, и к 15 г. после пожара сформировались сомкнутые био группы высотой 1.5–3.0 м, под пологом которых началось интенсивное изреживание подроста древесных растений, в основном за счет оставших в росте экземпляров. Наиболее интенсивное самоизреживание отмечалось у многочисленных растений ели аянской, численность популяции которой снизилась с 53.4 тыс. экз. га⁻¹, отмеченных в 15-летнем послепожарном сообществе, до 9.9 тыс. экз. га⁻¹ экземпляров на 33 год после пожара. У всех других хвойных и лиственных климаксовых видов за этот период также произошло значительное снижение численности их растений (см. рис. 2).

На 33 г. после пожара в сформированном производном сообществе флористический состав почти полностью восстановился и включал 63 вида высших сосудистых растений. Среди инициальных видов присутствовали лишь единичные низкорослые растения (высотой менее 1 м) бузины кистистой и аралии высокой. Кустарниковый и кустарничково-травяной ярусы отличались от коренных сообществ более высокой мозаичностью и меньшим проективным покрытием из-за образования плотно сомкнутых био групп темнохвойных пород.

Древостой был образован 10 видами деревьев, а по запасам древесины в двух сформированных подъярусах доминировали быстрорастущие деревья берез (табл. 2). При этом в первом подъярусе по высоте деревьев четко выделялись два полога: первый полог 19–23 м высотой и 20–25 см диаметром образовали растения березы плосколистной и осины, а также сохранившиеся во время пожара деревья ели, сосны корейской и липы Таке. Второй полог 14–18 м высотой и 12–20 см диаметром сформировали деревья берез желтой и шерстистой с примесью ив козьей и поронайской, черемухи Маака и клена желтого. Второй подъярус (2.1–14 м высотой и 4–12 см диаметром) составили оставшие в росте деревья берез желтой и шерстистой, а также растения с ускоренным ростом пихты и ели. При этом пихта опережала в росте растения ели аянской, и к 33 г. после пожара значительная часть ее растений первой послепожарной генерации перешла в категорию тонкомера, тогда

как у ели большая часть растений такого же возраста находилась в категории крупного подроста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ лесовосстановительного процесса в течение 32–33 лет после разных способов рубки и устойчивого низового пожара в сообществах кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса Южного Сихотэ-Алиня показал, что естественный ход возобновления и развития молодого поколения хвойных лесообразователей в целом осуществлялся удовлетворительно во всех сообществах. При этом в разных категориях подроста и в тонкомере преобладали ель аянская и пихта белокорая. Успешность лесовосстановительного процесса на исследуемых участках была связана с незначительной площадью вырубок и гари (каждая менее 1 га), сохранностью в той или иной степени подроста предварительной генерации, наличием на площадях семенников хвойных пород и близостью коренных лесов.

Наиболее быстрый и успешный лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществлялся после зимней подневольно-выборочной рубки. После удаления крупномерных стволов ели и сосны корейской, имевших возраст 170–190 лет, средний возраст верхнего полога древостоя снизился до 110–130 лет, а состав и структура насаждения почти полностью восстановились к 33 г. после рубки.

После экспериментальной сплошной рубки, а также после условно-сплошной рубки и устойчивого низового пожара в сообществах кедрово-темнохвойного осоково-папоротникового леса восстановление сообществ идет через смену климаксовых хвойных пород на быстрорастущие серийные виды берез, осины, ив козьей и поронайской, черемухи Маака и др.

Наиболее длительный процесс восстановления кедрово-темнохвойных лесов происходит после сплошных рубок с использованием тяжелой агрегатной техники, нарушающих напочвенный покров, подстилку и почти весь подрост хвойных пород.

Сохранение предварительного подроста и тонкомера во время экспериментальной рубки позволяет сокращать сроки восстановления коренных лесов примерно на 30–40 лет, но и в этом случае должно пройти не менее 100 лет.

После устойчивого низового пожара к 33 г. в нижних ярусах кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесов исчезают почти все инициальные виды, а в древостое доминируют быстрорастущие серийные виды. Проведенный нами ранее анализ послепожарных лесовосстановительных сукцессий исследуемых лесов показал, что после устойчивых низовых пожаров господствуют

щая роль ели аянской и пихты белокорой наступает к 100–120 гг., а максимальные запасы древесины у сосны корейской отмечаются после 160–180 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ворошилов В.П., Манько Ю.И.* Выживаемость хвойного подроста на сплошных вырубках в пихтово-еловых лесах // Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1972. С. 91–93.
- Ворошилов В.П.* Выживаемость и рост хвойного подроста после рубок в ельниках Среднего Сихотэ-Алиня // Стационарные исследования в пихтово-еловых лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 123–130.
- Гулисавили В.З.* Внутривидовые взаимоотношения и регулирование численности особей в растительных сообществах // Современные вопросы лесоведения и лесной биогеоэкологии. М.: Изд-во Наука, 1974. С. 233–245.
- Данилик В.Н.* Экологические особенности возобновления ели // Физиология и экология древесных растений. Свердловск, 1965. Вып. 43. С. 209–213.
- Ковалев А.П., Алексеенко А.Ю.* Лесные ресурсы Дальнего Востока и перспективы неистощительного пользования // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: мат-лы третьей Междунар. науч.-техн. конф. СПб., 2018. С. 150–152.
- Ковалев А.П., Орлов А.М., Лашина Е.В., Грищеннова Ю.А.* Состояние и перспективы использования лесных ресурсов Приморского края // Сибирский лесной журн. 2019. № 5. С. 15–21.
- Комарова Т.А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Комарова Т.А., Ильина Т.М.* Изменение всхожести семян ели аянской в зависимости от характера послепожарного субстрата // Динамика и состояние лесных ресурсов Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во ФГУ ДальНИИЛХ, 2002. С. 115–121.
- Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Терехина Н.В.* Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб.: ООО «Свое издательство», 2017. 402 с.
- Корчагин А.А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Изд-во Наука, 1976. 313 с.
- Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сиринов А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А.* Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.
- Манько Ю.И., Ворошилов В.П.* Естественное возобновление на вырубках и гарях в кедрово-широколиственных лесах Приморского края // Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВФ СО АН СССР, 1967. С. 197–200.
- Мелехов И.С.* Лесоведение. М.: Изд-во Лесн. пром-сть, 1980. 408 с.
- Правила рубок главного пользования в лесах Дальнего Востока. М.: Изд-во ЦБНТИлесхоз, 1970. 44с.
- Сапожников А.П., Карпачевский Л.О., Ильина Т.М.* Послепожарное почвообразование в кедрово-широ-

- лиственных лесах // Лесной вестник. 2001. № 1(16). С. 132–164.
- Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования / под редакцией А.П. Ковалева. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2009. 470 с.
- Соловьев К.П. О динамике древостоев после рубок в Приморье // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1963. Вып. 5. С. 29–39.
- Соловьев К.П., Солодухин Е.Д. Возобновление древесных пород в лесах Дальнего Востока // Возобновление леса. М.: Изд-во Колос, 1975. С. 283–303.
- Солодухин Е.Д. Лесоводственные основы хозяйства в кедровых лесах Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1965. 367 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Изд-во Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Справочник лесоустроителя Дальнего Востока. Хабаровск: Дальневосточное лесоустроительное предприятие ВО “Леспроект”, 1973. 226 с.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Сысоев Е. Лесовосстановление концентрированных вырубок путем аэросева в условиях Кировской области. Киров: Кн. изд-во, 1959. 78 с.
- Трофимова А.Д. Дендроиндикация условий произрастания основных хвойных пород Южного и Среднего Сихотэ-Алиня: дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.25. СПб., 2012. 190 с.
- Чумин В.Т., Ковалев А.П., Обручников С.Г. Влияние сплошных рубок с применением агрегатных машин на сохранность тонкомера и подроста // Лесное хозяйство. 1981. № 1. С. 12–14.
- Шешуков М.А. О классификации лесных пожаров по величине выгоревшей площади // Лесное хозяйство. 1967. Вып. 1. С. 53–57.
- Algren T.F., Algren C.E. Ecological effects of forest fires // Bot. Rev. 1960. V. 26. № 4. P. 483–533.
- Clements F.E. Plant Succession and Indicators. N.Y.: Wilson; 1928. 452 p.
- Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland // Ecological Processes. 2019. V. 8. № 1. 13 p.
- Viro P.J. Effects of forest fire on soil // Fire and Ecosystems. N.Y.: Acad. press, 1974. P. 3–46.

Young Forests Forming after Fellings and Fires in Dark Coniferous Sedge-Fern Forests of the Southern Sikhote-Alin

S. G. Glushko^{1, *}, T. A. Komarova², and N. B. Prokhorenko³

¹Kazan State Agrarian University, K. Marx st., 65, Kazan, 420015, Republic of Tatarstan, Russia

²Federal research center of land biodiversity of Eastern Asia, Far-Eastern branch of the RAS, 100-letiya Vladivostoka ave., 159, Vladivostok, 690022 Russia

³Kazan Federal University, Kremliovskaya st., 18, Kazan, 420008, Republic of Tatarstan, Russia

*E-mail: glushkosg@mail.ru

A comparative analysis of the formation and natural development of the young generation of tree species after different felling methods and regular ground fires in the contact zone of fir-spruce and Siberian pine-deciduous forests of Southern Sikhote-Alin was carried out. The features of natural regeneration, growth, development, self-thinning and abundance dynamics of the young generation of tree species were considered for the period of 33 years in three different clearings and in burnt-out areas of Siberian pine-dark coniferous sedge-fern forests. It has been established that when employing different methods of felling in the pine-dark-coniferous sedge-fern forests of the Southern Sikhote-Alin, the fastest and most successful reforestation process without changes in dominant species was taking place after winter selective felling. In case of clear felling and ground fires, reforestation follows by the replacement of conifers with fast-growing deciduous species. The longest process of restoration of pine-dark coniferous forests occurs after clear felling with the use of heavy machinery that disturbs the ground cover and litter, and damages the coniferous undergrowth. The success of the reforestation process in the surveyed areas can be explained by insignificant areas affected by felling and burning (each less than 1 hectare), the preservation to some degree of the pre-grown undergrowth, the presence of coniferous seed plants in the areas, and the proximity of primary forest massifs. The practice of selective felling in the forests of the Southern Sikhote-Alin, provided that the undergrowth of the preliminary generation is preserved, ensures the successful formation of young stands. The materials of our research confirm the successful nature of the formation of young stands in areas affected by selective felling.

Keywords: reforestation process, fellings, forest fires, young trees, undergrowth, forest stand, growth speed.

REFERENCES

- Algren T.F., Algren C.E., Ecological effects of forest fires, *Bot. Rev.*, 1960, Vol. 26, No. 4, pp. 483–533.
- Chumin V.T., Kovalev A.P., Obruchnikov S.G., Vliyanie sploshnykh rubok s primeneniem agregatnykh mashin na sokhrannost' tonkomera i podrosta (Influence of clearcutting with the use of modular machines on the safety of small size and undergrowth), *Lesnoe khozyaistvo*, 1981, No. 1, pp. 12–14.
- Clements F.E., *Plant Succession and Indicators*, N.Y.: Wilson, 1928, 452 p.

- Danilik V.N., *Ekologicheskie osobennosti vozobnovleniya eli* (Ecological features of spruce renewal), In: *Fiziologiya i ekologiya drevesnykh rastenii* (Physiology and ecology of woody plants), Sverdlovsk: 1965, Vol. 43, pp. 209–213.
- Gulisashvili V.Z., *Vnutrividovye vzaimootnosheniya i regulirovanie chislennosti osobei v rastitel'nykh soobshchestvakh* (Intraspecific relationships and regulation of the number of individuals in plant communities), In: *Sovremennye voprosy lesovedeniya i lesnoi biogeotsenologii* (Modern issues of forestry and forest biogeocenology), Moscow: Izd-vo Nauka, 1974, pp. 233–245.
- Komarova T.A., Il'ina T.M., *Izmenenie vskhozhesti semyan eli ayanskoj v zavisimosti ot kharaktera posledozharnogo substrata* (Changes in seed germination of Ayan spruce depending on the nature of the post-fire substrate), In: *Dinamika i sostoyanie lesnykh resursov Dal'nego Vostoka* (Dynamics and state of forest resources of the Far East), Khabarovsk: Izd-vo FGU Dal'NIILKh, 2002, pp. 115–121.
- Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terkhina N.V., *Poslepozharnye suksessii v lesakh Sikhote-Alinya s uchastiem Pinus koraiensis Siebold et Zucc* (Post-fire successions in the Sikhote-Alin forests with the participation of *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc), Saint Petersburg: OOO "Svoe izdatel'stvo", 2017, 402 p.
- Komarova T.A., *Semennoe vozobnovlenie rastenii na svezhikh garyakh (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya)* (Seed renewal of plants on fresh burned-out areas (forests of South Sikhote-Alin)), Vladivostok: Izd-vo DVNTs AN SSSR, 1986, 224 p.
- Korchagin A.A., *Stroenie rastitel'nykh soobshchestv* (Structure of plant communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1976, Vol. 5, pp. 5–319.
- Kovalev A.P., Alekseenko A.Y., *Lesnye resursy Dal'nego Vostoka i perspektivy neistoshchitel'nogo pol'zovaniya* (Forest resources of the Far East and prospects for sustainable use), *Lesnaya Rossiya: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: politics, industry, science, education), Proc. of III International Sci.-Tech. Conf., Saint Petersburg, pp. 150–152.
- Kovalev A.P., Orlov A.M., Lashina E.V., Grishchenova Y.A., *Sostoyanie i perspektivy ispol'zovaniya lesnykh resursov Primorskogo kraja* (The prospects of using forest resources in Primorsky Krai), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 5, pp. 15–21.
- Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P., *Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland*, *Ecological Processes*, 2019, Vol. 8, No. 1, 13 p.
- Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen' A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Y.N., Bartalev S.A., *Prioritetnye napravleniya razvitiya lesnoi nauki kak osnovy ustoichivogo upravleniya lesami* (Research priorities in forest science – the basis of sustainable forest management), *Lesovedenie*, 2015, No. 4, pp. 243–254.
- Man'ko Y.I., Voroshilov V.P., *Estestvennoe vozobnovlenie na vyrubkakh i garyakh v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh Primorskogo kraja* (Natural renewal in clearings and burned-out areas in cedar-deciduous forests of Primorsky Territory), In: *Itogi izucheniya lesov Dal'nego Vostoka* (Results of the study of forests of the Far East), Vladivostok: Izd-vo DVF SO AN SSSR, 1967, pp. 197–200.
- Melekhov I.S., *Lesovedenie* (Forest science), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 408 p.
- Pravila rubok glavnogo pol'zovaniya v lesakh Dal'nego Vostoka*, (Rules for final felling in the forests of the Far East), Moscow: Izd-vo TsBNTIleskhoz, 1970, 44 p.
- Sapozhnikov A.P., Karpachevskii L.O., Il'ina L.S., *Poslepozharное pochvoobrazovanie v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh* (Post-fire pedogenesis in siberian pine broad-leaved forests), *Lesnoi vestnik*, 2001, No. 1(16), pp. 132–165.
- Sheshukov M.A., *O klassifikatsii lesnykh pozharov po velichine vygorevshei ploshchadi* (On the classification of forest fires by the size of the burnt area), *Lesnoe khozyaistvo*, 1967, Vol. 1, pp. 53–57.
- Solodukhin E.D., *Lesovodstvennye osnovy khozyaistva v kedrovyykh lesakh Dal'nego Vostoka* (Silvicultural fundamentals of the economy in the cedar forests of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. kn. izd-vo, 1965, 367 p.
- Solov'ev K.P., *O dinamike drevostoev posle rubok v Primor'e* (About the forest dynamics after cuttings in Primorski Krai), In: *Sbornik trudov Dal'nevostochnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva* (Proceedings of the Far East Forestry Research Institute), Khabarovsk: Knizhnoe izd-vo, 1963, Vol. 5, pp. 29–39.
- Solov'ev K.P., Solodukhin E.D., *Vozobnovlenie drevesnykh porod v lesakh Dal'nego Vostoka* (Renewal of tree species in the forests of the Far East), In: *Vozobnovlenie lesa* (Forest renewal), Moscow: Izd-vo Kolos, 1975, pp. 283–303.
- Sosudistye rasteniya sovet'skogo Dal'nego Vostoka* (Vascular plants of the Soviet Far East), Saint Petersburg: Nauka, 1985–1996, Vol. 1–8.
- Sovremennoe sostoyanie lesov rossiiskogo Dal'nego Vostoka i perspektivy ikh izol'zovaniya*, (The current state of the forests of the Russian Far East and the prospects for their use), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 2009, 470 p.
- Spravochnik lesoustroitel'ya Dal'nego Vostoka*, (Far East Forest Inventor's Guide), Khabarovsk: Dal'nevostochnoe lesoustroitel'noe predpriyatie VO "Lesproekt", 1973, 226 p.
- Sukachev V.N., Zonn S.V., *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* (Recommended practices of the study of forest types), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1961, 144 p.
- Sysoev E., *Lesovosstanovlenie kontsentrirovannykh vyrubok putem aereoseva v usloviyakh Kirovskoi oblasti* (Reforestation of concentrated felling by aereoseeding in the Kirov region), Kirov: Kn. izd-vo, 1959, 78 p.
- Trofimova A.D., *Dendroindikatsiya uslovii proizrastaniya osnovnykh khvoinykh porod Yuzhnogo i Srednego Sikhote-Alinya*, *Diss. kand. geogr. nauk* (Dendroindication of the growing conditions of the main conifers of the Southern and Middle Sikhote-Alin, Candidate's geogr. sci. thesis), Saint Petersburg: 2012, 190 p.
- Viro P.J., *Effects of forest fire on soil*, *Fire and Ecosystems*, N.Y.: Acad. press, 1974, pp. 3–46.
- Voroshilov V.P., Man'ko Y.I., *Vyzhivaemost' khvojnogo podrosta na sploshnykh vyrubkakh v pikhtovo-elovykh lesakh* (Survival ability of coniferous undergrowth in clear-cut areas in fir-spruce forests), In: *Ispol'zovanie i vosproizvodstvo lesnykh resursov Dal'nego Vostoka* (Use and reproduction of forest resources of the Far East), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 1972, pp. 91–93.
- Voroshilov V.P., *Vyzhivaemost' i rost khvojnogo podrosta posle rubok v el'nikakh Srednego Sikhote-Alinya* (Survival ability and growth of coniferous undergrowth after felling in spruce forests of the Middle Sikhote-Alin), In: *Statsionarnye issledovaniya v pikhtovo-elovykh lesakh Sikhote-Alinya* (Stationary studies in fir-spruce forests of Sikhote-Alin), Vladivostok: Izd-vo DVNTs AN SSSR, 1975, pp. 123–130.

УДК 582.475:630*416.9:504.5

ВЛИЯНИЕ ВОЗДУШНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОПАДА ХВОИ СОСНЫ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ¹

© 2022 г. Е. А. Иванова^а, *, Н. В. Лукина^б, В. Э. Смирнов^б, Л. Г. Исаева^а

^аИнститут проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ КНЦ РАН,
ул. Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл., 184209 Россия

^бЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: ea.ivanova@ksc.ru

Поступила в редакцию 10.03.2021 г.

После доработки 13.05.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

Оценивался химический состав опада хвои сосны обыкновенной в северотаежных сосновых лесах в фоновых условиях и под воздействием аэротехногенного загрязнения выбросами медно-никелевого комбината “Североникель”. В хвойном опаде в лесах, подверженных влиянию воздушного загрязнения, снижается содержание элементов питания (Ca, Mg, Mn, Zn), увеличивается содержание тяжелых металлов (Ni, Cu) и расширяются стехиометрические соотношения С/Р и N/Р. Это свидетельствует о снижении качества растительного материала для разложения почвенной биотой. Внутрибиогеоценотические различия в химическом составе опада хвои в фоновых условиях проявляются в более высоком содержании в нем К и Р, поступающих с кроновыми и стволовыми водами под кронами, тогда как в межкروновых пространствах выше содержание Fe, Zn, Ni и Cu из-за фоновое воздушного загрязнения. В дефолирующих лесах хвойный опад под кронами деревьев содержит больше Ca, Mg, K, Mn, P, N и S из-за интенсивного выщелачивания элементов питания из крон деревьев кислотными осадками и, как в случае с S, поступления в составе кислотных выпадений. Повышенные содержания N, P и K в опаде хвои дефолирующих лесов могут быть связаны с высокими концентрациями этих подвижных элементов в живой хвое, опадающей не только в фенологические сроки. Сезонная изменчивость химического состава опада хвои в фоновых условиях и дефолирующих лесах проявляется в высоком содержании в хвое Ca и Mn, накапливающихся к концу теплого периода года. В техногенных редколесьях в опаде хвои к концу вегетационного сезона накапливаются Mg и K, что свидетельствует о нарушении процессов ретранслокации в условиях загрязнения. Значительное снижение содержания Fe и Zn в опаде в конце теплого периода года во всех изученных сосняках и содержания Ni и Cu в сосняках в условиях воздушного загрязнения объясняется антагонизмом с Mn и выщелачиванием из хвои в теплый период подкисленными осадками.

Ключевые слова: хвойный опад, химический состав, сосновые леса, аэротехногенное загрязнение, внутрибиогеоценотическая изменчивость, сезонная вариабельность.

DOI: 10.31857/S002411482201003X

Опад ассимилирующих органов представляет активную фракцию опада деревьев и является источником доступных для биоты элементов питания. Оценка элементного состава листового/хвойного опада деревьев представляет интерес для понимания закономерностей циклов элементов и почвообразования (Meier et al., 2005; Wood et al., 2006; Wood et al., 2009; Vesterdal et al., 2012; Осипов, 2017). За счет особенностей химического состава листовой и хвойный опад способствует формиро-

ванию фитогенных зон влияния деревьев, подавляет рост травянистых растений, влияет на микробную активность, состав почв (Решетникова, 2011; Aponte et al., 2013; Chavez-Vergara et al., 2014; Уфимцев, Егорова, 2016; Колмогорова, Уфимцев, 2018). Исходное качество опада регулирует скорость его разложения (Berg, 2000; Wardle et al., 2003; De Marco et al., 2007; Berg, McClaugherty, 2008; Zhang et al., 2008; Rahman et al., 2013; Tu et al., 2014; Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019). Содержание элементов в опаде зависит от древесной породы (Preston et al., 2006; Ukonmaanaho et al., 2008; Aponte et al., 2013; Jonczak, Parzych, 2014; Боев и др., 2018; Becker et al., 2018; Neumann et al., 2018),

¹ Исследование выполнялось в рамках Государственного задания Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН № 0226-2018-0111 (АААА-А18-118021490070-5).

возраста древостоя (Trap et al., 2013), топографии (Бессонова и др., 2017). Сезонные особенности химического состава опада изучены довольно слабо (Rautio et al., 1998b; Portillo-Estrada et al., 2013; Jonczak, Parzych, 2014; Чульдиене, 2017).

На Кольском полуострове и материковой части Мурманской обл. на лесные экосистемы оказывают влияние как природные факторы среды (короткий вегетационный период, низкие температуры), так и аэротехногенное загрязнение. В центральной части области расположено крупное горно-металлургическое предприятие – комбинат “Североникель” (АО “Кольская ГМК”), основными компонентами выбросов которого являются сернистый ангидрид и полиметаллическая пыль (Ni, Cu). В 1990-е годы наблюдалось снижение объема выбросов загрязняющих веществ на Мончегорской площадке Кольской ГМК (Цветков В., Цветков И., 2012). По данным АО “Кольская ГМК”, выбросы Ni, Cu и SO₂ в 1995 г. составляли 1.4, 0.7 и 129.3 тыс. т год⁻¹, а уже в 2014 г. – 0.3, 0.6 и 33.5 тыс. т год⁻¹ соответственно. Атмосферное загрязнение приводит к деградации лесов, усилению дефолиации деревьев, нарушению процессов ретранслокации элементов внутри деревьев (Лукина, Никонов, 1996, 1998; Nieminen, Helmisääri, 1996; Rautio et al., 1998a; Steinnes et al., 2000; Kiiikkilä, 2003; Тарханов, 2009; Ярмишко, Лянгузова, 2013; Сухарева, Лукина, 2014; Vasek et al., 2016). В зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного завода было зафиксировано увеличение поступления Са с опадом хвои сосны, по сравнению с контрольной зоной (Юсупов и др., 1995). Длительное влияние кислотных осадков и насыщение азотом в еловых лесах Чехии привело к снижению концентраций Са, Mg и Mn и соотношений Са/Al и Mg/Al, увеличению содержания N и соотношения N/Mg в опаде (Koráček et al., 2010). В дефолирующих лесах и техногенных редколесьях в зоне действия комбината “Североникель” зафиксировано снижение скорости разложения опада ели и сосны при ухудшении качества растительного материала: повышении исходного содержания тяжелых металлов Ni и Cu и снижении содержания Са, Mn, K, Mg (Lukina et al., 2017; Иванова и др., 2019). Сравнительных оценок химического состава компонентов древесного опада по широкому спектру элементов и показателей на северном пределе распространения при влиянии аэротехногенного загрязнения и с учетом сезонности и внутрибиогеоценотической изменчивости ранее не проводилось. Эти данные важны для оценки состояния и функционирования древостоев, динамики биогеохимических циклов углерода, элементов питания и тяжелых металлов в лесах.

Цель данной работы: оценить влияние аэротехногенного загрязнения комбината “Северо-

никель” на химический состав опада хвои сосны с учетом внутрибиогеоценотической и сезонной изменчивости в сосновых лесах на северном пределе распространения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на постоянных пробных площадях Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН в северотаежных сосняках кустарничково-лишайниковых, подверженных влиянию выбросов медно-никелевого комбината “Североникель” (г. Мончегорск) на Кольском п-ове и материковой части Мурманской обл. Постоянные мониторинговые площадки в соответствии с уровнем загрязнения и состоянием растительности характеризуют различные стадии дигрессионной сукцессии и расположены по градиенту загрязнения в юго-юго-западном направлении от комбината на расстоянии 7–10 км от источника выбросов в техногенных редколесьях (Р), в 20–100 км в дефолирующих лесах (Д) и в 100–200 км – в лесах, формирующихся в фоновых автоморфных условиях (Лукина, Никонов, 1998). По составу древостоя все объекты исследований – сосновые леса с примесью березы и ели, в прошлом подвергались действию пожаров.

Опад на площадках собирается круглогодично в соответствии с рекомендациями международной программы ICP-Forests (Ukonmaaaho et al., 2016) в хлопковые мешки, прикрепленные к прочной раме в нижней части собирающей воронки опадоуловителя. Диаметр верхней части воронок составляет 82 см, глубина опадоуловителей – более 0.5 м для предотвращения выдувания опада из ловушек. Коллекторы установлены над землей на высоте 1–1.3 м для отвода из них воды. Опадоуловители на площадках были установлены в 1994 г. случайным образом в межкрупных пространствах (по 10–15 шт. на площадку), с 2013 г. – с учетом межкрупных и подкрупных пространств. В настоящее время на площадках между крон установлено по 7–8 опадоуловителей, под кронами – по 4–5. Отбор образцов проводится дважды в год: в начале октября перед залеганием снега и начале июня после снеготаяния. В лабораторных условиях из общей массы древесного опада выделялась фракция опада хвои сосны.

После разбора образцов опада в лабораторных условиях для характеристики химического состава опада хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в 2014–2017 гг. для каждого из сезонов отбора (“октябрь–май” и “июнь–сентябрь”) для подкрупных и межкрупных пространств отдельно на анализ отбирали по возможности по три смешанные пробы, общее количество проб составило 99 шт. Данные были дополнены результатами анализа исходного состава опада

хвои, отобранной однократно в сентябре 1997 г. для эксперимента по разложению 1997–1999 гг. – анализ этих проб проводился в 1–4-кратной повторности. Расчеты проводились на абсолютно сухой вес. Коэффициент гигроскопии в пробах определяли, взвешивая образцы до и после их высушивания при температуре 105°C в сушильном шкафу. Перед проведением химического анализа растительный материал измельчали и подвергали мокрому озолению концентрированной HNO₃. Концентрации металлов (Ca, Mg, K, Al, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni) определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии на приборе AAnalyst 800. Общее содержание N определялось методом Кьельдаля, органического C (C_{орг}) – методом Тюрина, P – методом колориметрии (Воробьева, 1998).

Оценку внутрибиогеоценотической и сезонной изменчивости химического состава опада хвои сосны, а также влияния воздушного загрязнения (через стадию дигрессии) проводили с применением V-критерия (Husson et al., 2017). Степень влияния воздушного загрязнения (через стадии дигрессии), сезонной изменчивости (теплый и холодный периоды года) и внутрибиогеоценотического пространственного варьирования с учетом основных элементов микромозаики (подкروновые/межкروновые пространства) на состав хвойного опада сосны оценивали по величине коэффициента детерминации R², показывающего вклад фактора в общую дисперсию рассматриваемого параметра. Расчет V-критерия выполнялся в среде статистического программирования R (R Core Team ..., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Химический состав опада хвои сосны в северотаежных сосновых лесах на разных стадиях дигрессии. Воздушное загрязнение оказывает наиболее существенное влияние на содержание в опаде хвои сосны обыкновенной Mn, Ni, Cu, S, Fe (R² = 0.4–0.7), P, Ca, Al, Mg и величину соотношения C/P (R² = 0.2–0.3). В меньшей степени влияние аэротехногенного загрязнения проявилось для Zn и соотношения N/P (R² = 0.1) (табл. 1). В сосновых лесах, формирующихся в фоновых условиях, опад хвои сосны характеризуется относительно высоким содержанием Mg, Mn и Zn и низким – Al, Fe, Ni, Cu, S (*p* < 0.05) (табл. 2).

В сосняках, подверженных влиянию воздушного промышленного загрязнения, наблюдаются изменения в элементном составе опада хвои. В дефолирующих лесах опад отличается самым низким содержанием Ca и Mg, что соответствует закономерностям, выявленным для живой хвои в сходных условиях (Лукина, Никонов, 1998), но при этом высоким содержанием P (*p* < 0.05) (табл. 2). Обеднение опада хвои сосны элементами пита-

ния (Ca, Mg) и возрастание в нем содержания способного к ретранслокации P можно объяснить влиянием воздушного загрязнения: вблизи металлургических предприятий возраст хвои на ветвях снижается по причине опадания ее не только в фенологические сроки, нарушаются процессы ретранслокации подвижных элементов (Niemenen, Helmisaari, 1996; Лукина, Никонов, 1998; Rautio et al., 1998a; Никонов и др., 2004). Увеличение содержания P может быть связано и с повышенными концентрациями K и N как проявление связи в соотношении N : P : K – рост концентрации одного ведет к увеличению содержания других (Сазонова и др., 2005). Кальций и магний – менее подвижные элементы, и уменьшение их содержания может быть связано с их выщелачиванием еще из хвои на деревьях кислотными осадками (Лукина, Никонов, 1998). В техногенных редколесьях опад ассимилирующих органов сосны характеризуется высокими концентрациями Ca, Al, Fe, Ni, Cu, S и низкими – Mn, Zn и P (*p* < 0.05) (табл. 2). Повышение содержания тяжелых металлов – основных компонентов выбросов комбината “Североникель” (Ni, Cu Fe) – и снижение содержания Mn и Zn наблюдается также у живой хвои (Сухарева, 2013) и может объясняться проявлением антагонизма между этими элементами (Rautio et al., 1998b; Steinnes et al., 2000; Лукина и др., 2005), а также антагонизмом между Mn и Fe (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Лукина, Никонов, 1996; Барбер, 1998; Сухарева, Лукина, 2014). В условиях загрязнения процессы перераспределения подвижных элементов нарушаются, что приводит к увеличению их содержания в ассимилирующих органах (Сухарева, 2013). Однако в хвойном опаде техногенных редколесий наблюдается низкое содержание P, что, предположительно, может быть связано с его изначально дефицитным уровнем в хвое сосны (Сухарева, Лукина, 2014), а также может быть обусловлено антагонизмом с Ca, как в еловой хвое на стадии интенсивной дефолиации (Лукина и др., 2008). Высокое содержание Ca в опаде хвои сосны, как и в живой, в техногенных редколесьях может быть связано с поглощением кальция из почвенных вод, сформированных в богатых этим элементом горизонтах, и поступлением минеральных частиц с пылящих поверхностей техногенных пустошей. Вблизи комбината, где формируются техногенные редколесья, почвообразующие породы содержат габбро- и габбронориты, обогащенные основными катионами (Лукина, Никонов, 1996; Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2008; Аманьева и др., 2012).

Воздушное загрязнение в значительной степени влияет на величину соотношения C/P и в меньшей – N/P, характеризующих качество растительного материала для почвенной биоты, в том числе микроорганизмов-деструкторов (табл. 1).

Таблица 1. Оценка влияния аэротехногенного загрязнения (через стадии деградации), внутрибиогеоценотической и сезонной изменчивости на параметры химического состава опада ассимилирующих органов сосны обыкновенной

Фактор	Параметр																
	Ca	Mg	K	Al	Fe	Mn	Zn	Ni	Cu	S	P	N	C _{орг}	C/N	C/P	N/P	
Аэротехногенное загрязнение N = 99–111	R ²	0.26	0.18	0.01	0.20	0.37	0.71	0.10	0.70	0.63	0.47	0.29	0.03	0.01	0.03	0.26	0.08
	p	0	0	0.75	0	0	0	0.003	0	0	0	0	0.21	0.54	0.28	0	0.01
ВнутриБГЦ изменчивость N = 32–34	Фон																
	R ²	0.11	<0.01	0.28	0.04	0.20	<0.01	0.34	0.23	0.17	0.01	0.14	0.05	0.02	0.01	0.11	0.02
	p	0.06	0.76	0.001	0.27	0.01	0.81	0.001	0.004	0.02	0.55	0.03	0.21	0.42	0.51	0.06	0.40
	Дефолирующие леса																
R ²	0.45	0.31	0.17	<0.01	0.01	0.18	0.10	0	<0.01	0.14	0.35	0.15	<0.01	0.13	0.31	0.01	
p	0	0.001	0.02	0.76	0.59	0.02	0.07	1.00	0.92	0.03	< 0.001	0.03	0.93	0.04	0.001	0.71	
Сезонная изменчивость N = 32–34	Техногенные редколесья																
	R ²	0.30	<0.01	0.08	<0.01	0.01	0.08	<0.01	0.01	0.04	<0.01	0.08	<0.01	<0.01	<0.01	0.09	0.07
	p	0.001	0.85	0.12	0.73	0.66	0.11	0.71	0.61	0.26	0.73	0.12	0.86	0.77	0.83	0.10	0.13
	Фон																
R ²	0.21	0	<0.01	0.05	0.49	0.57	0.22	<0.01	0.26	0.14	0.29	0.08	0.01	0.02	0.23	0.02	
p	0.01	0.98	0.84	0.20	0	0	0.01	0.73	0.002	0.03	0.001	0.10	0.59	0.46	0.004	0.42	
Сезонная изменчивость N = 32–34	Дефолирующие леса																
	R ²	0.19	0.03	<0.01	0.17	0.74	0.51	0.39	0.87	0.66	0.12	0.01	0.11	0.08	0.06	0.01	0.20
	p	0.01	0.32	0.87	0.02	0	0	< 0.001	0	0	0.05	0.57	0.06	0.11	0.17	0.63	0.01
	Техногенные редколесья																
R ²	0.06	0.34	0.26	<0.01	0.43	0.35	0.65	0.67	0.47	0.01	0.09	0.10	0.04	0.03	0.04	<0.01	
p	0.16	< 0.001	0.003	0.76	0	< 0.001	0	0	0	0.52	0.08	0.07	0.28	0.36	0.25	0.70	

Примечание: R² – коэффициент детерминации, показывающий вклад фактора в дисперсию параметра, p – вероятность ошибки 1-го рода.

Таблица 2. Химический состав опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии ($N = 32-38$)

Параметр	v-критерий			Среднее по стадии			Стандартное отклонение по стадии			Общее среднее	Общее стандартное отклонение	p			
	Ф	Д	Р	Ф	Д	Р	Ф	Д	Р			Ф	Д	Р	
Ca	мг/кг	-0.40	-4.40	4.77	4398	3875	5056	1154	584	591	4448	950	0.69	0	0
Mg		3.18	-4.24	1.02	445	311	407	162	111	80	389	134	<0.01	0	0.31
K		-0.09	0.70	-0.60	684	725	658	198	505	389	689	380	0.93	0.49	0.55
Al		-4.67	2.15	2.56	376	549	558	72	167	237	493	191	0	0.03	0.01
Fe		-4.93	-1.01	5.97	135	213	356	65	125	159	234	153	0	0.31	0
Mn		7.42	0.44	-7.90	1072	755	367	282	126	99	734	347	0	0.66	0
Zn		2.48	0.67	-3.15	941	776	426	902	559	332	715	671	0.01	0.50	<0.01
Ni		-5.61	-3.02	8.64	4	69	387	3	22	193	153	202	0	<0.01	0
Cu		-5.72	-2.36	8.11	2	20	78	2	6	43	33	41	0	0.02	0
S		-6.00	0.24	5.80	207	411	597	187	187	141	403	235	0	0.81	0
P		-0.72	5.23	-4.47	307	371	267	79	68	51	314	79	0.47	0	0
N		0.30	1.38	-1.65	3434	3599	3156	1203	973	932	3393	1053	0.77	0.17	0.10
C _{орг}	%	0.36	0.74	-1.10	57	57	56	4	7	4	57	5	0.72	0.46	0.27
C/N		1.28	-1.48	0.19	210	173	196	143	57	55	193	96	0.20	0.14	0.85
C/P		0.70	-4.76	4.02	1982	1618	2199	491	268	418	1937	467	0.48	0	<0.01
N/P		0.65	-2.80	2.10	11	10	12	4	2	3	11	3	0.52	0.01	0.04

Примечание. Ф – фоновые леса, Д – дефолирующие леса, Р – техногенные редколесья, p – вероятность ошибки 1-го рода.

Согласно литературным данным, соотношения C/P и N/P в опаде сосновой хвои *Pinus banksiana* Lamb. в Канаде составили 391 и 10 соответственно (Moore et al., 2006). В хвойном опаде сосны обыкновенной на объектах наших исследований в фоновых условиях соотношения C/P и N/P составили в среднем 1982 и 11 соответственно. В дефолирующих лесах соотношения C/P и N/P имеют достоверно самые низкие значения, тогда как в техногенных редколесьях наблюдаются высокие значения данных соотношений. При сходном содержании N и C в опаде это может объясняться большой разницей в концентрации фосфора: высокой – в дефолирующих лесах и низкой – в техногенных редколесьях.

Таким образом, воздушное промышленное загрязнение оказывает значительное влияние на изменение химического состава опада ассимилирующих органов сосновых деревьев, снижая качество растительного материала для разложения организмами-деструкторами за счет уменьшения содержания элементов питания (Ca, Mg, Mn, Zn), повышения содержания тяжелых металлов и расширения соотношений C/P и N/P.

Внутрибиогеоценотическая изменчивость химического состава опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии. Известно, что опад ассимилирующих органов растений за счет элементного состава и содержания вторичных метаболитов способствует формированию фитогенных зон влияния деревьев (Aronte et al., 2013; Колмогорова, Уфимцев, 2018). Внутрибиогеоценотическая пространственная изменчивость состава хвойного опада в фоновых условиях наибольшим образом проявилась для Zn, K ($R^2 = 0.3$), Ni, Cu и Fe ($R^2 = 0.2$) и в наименьшей степени для P ($R^2 = 0.1$) (табл. 1). Растительный материал, отобранный под кронами деревьев, отличается более высоким содержанием подвижных K и P ($p < 0.05$), что может быть связано как с поступлением калия с кроновыми и стволовыми водами, так и, возможно, большей долей в опаде под кронами молодой хвои (табл. 3). В межкрупных пространствах опада хвои сосны содержит больше Fe, Zn, Ni и Cu ($p < 0.05$), что может быть связано с фоновым аэротехногенным загрязнением, вызванным переносом поллютантов в аэрозолях, распространяющихся на значительные расстояния (Ершов и др., 2019).

Таблица 3. Внутрибиогеоценотическая изменчивость химического состава опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии

Параметр	v-критерий		Среднее		Стандартное отклонение		Общее среднее	Общее стандартное отклонение	p		
	МК	ПК	МК	ПК	МК	ПК					
Фон (N = 15–17)											
Ca	мг кг ⁻¹	1.88	-1.88	4357	3848	977	436	4103	788	0.06	
Mg		0.31	-0.31	397	391	66	56	394	61	0.75	
K		-3.07	3.07	555	745	113	187	650	180	<0.01	
Al		-1.11	1.11	354	381	67	75	367	71	0.27	
Fe		2.57	-2.57	156	99	80	26	128	65	0.01	
Mn		0.25	-0.25	1000	986	190	143	993	166	0.80	
Zn		3.23	-3.23	1533	504	1009	145	1051	899	<0.01	
Ni		2.77	-2.77	4	2	3	1	3	2	0.01	
Cu		2.34	-2.34	2	2	1	1	2	1	0.02	
S		0.61	-0.61	227	188	190	187	207	187	0.54	
P		-2.16	2.16	273	334	60	91	303	82	0.03	
N		-1.28	1.28	3025	3531	916	1332	3278	1155	0.20	
C _{орг}		%	-0.82	0.82	56	57	4	4	57	4	0.41
C/N			0.68	-0.68	230	196	177	105	213	144	0.50
C/P		1.86	-1.86	2150	1834	478	472	1992	494	0.06	
N/P		0.85	-0.85	12	11	4	3	11	4	0.39	
Дефолирующие леса (N = 15–17)											
Ca	мг кг ⁻¹	-3.75	3.75	3405	4213	319	548	3835	607	<0.01	
Mg		-3.10	3.10	246	304	38	50	277	53	<0.01	
K		-2.29	2.29	497	606	81	152	555	134	0.02	
Al		0.32	-0.32	587	570	171	144	578	155	0.75	
Fe		0.55	-0.55	239	215	154	100	226	127	0.59	
Mn		-2.34	2.34	713	818	140	93	768	127	0.02	
Zn		1.80	-1.80	1046	710	667	300	867	526	0.07	
Ni		-0.0002	0.0002	70	70	24	23	70	23	1.00	
Cu		0.10	-0.10	20	20	6	7	20	6	0.92	
S		-2.09	2.09	338	476	149	196	411	187	0.04	
P		-3.30	3.30	322	384	37	48	355	53	<0.01	
N		-2.16	2.16	3134	3858	783	968	3519	946	0.03	
C _{орг}		%	0.09	-0.09	57	57	8	6	57	7	0.93
C/N			2.00	-2.00	196	155	68	40	174	57	0.05
C/P		3.08	-3.08	1783	1493	268	178	1629	265	<0.01	
N/P		-0.38	0.38	10	10	2	2	10	2	0.70	
Техногенные редколесья (N = 16–17)											
Ca	мг кг ⁻¹	-3.08	3.08	4703	5374	407	630	5049	626	<0.01	
Mg		0.20	-0.20	395	390	79	61	392	69	0.84	
K		1.58	-1.58	582	492	173	146	536	163	0.11	
Al		0.35	-0.35	599	570	230	252	584	239	0.73	
Fe		0.45	-0.45	387	362	168	156	374	160	0.65	
Mn		-1.62	1.62	322	366	81	71	344	78	0.10	
Zn		0.38	-0.38	500	457	358	279	479	317	0.70	
Ni		0.52	-0.52	416	379	220	190	397	202	0.60	
Cu		1.15	-1.15	88	70	58	31	79	46	0.25	
S		0.35	-0.35	605	588	128	156	597	141	0.72	
P		1.58	-1.58	271	246	36	52	258	46	0.11	
N		-0.18	0.18	2950	2996	690	779	2974	726	0.86	
C _{орг}		%	0.30	-0.30	56	55	4	5	56	4	0.77
C/N			0.22	-0.22	200	196	55	53	198	53	0.82
C/P		-1.65	1.65	2097	2332	331	453	2218	410	0.10	
N/P		-1.53	1.53	11	12	3	3	12	3	0.13	

Примечание: МК – межкronовые пространства, ПК – подкronовые пространства, p – вероятность ошибки 1-го рода.

В дефолирующих сосновых лесах пространственное варьирование наиболее ярко выражено для Ca и P ($R^2 = 0.4-0.5$), Mg, Mn, K, N и соотношения C/P ($R^2 = 0.2-0.3$) и практически не проявляется для S и соотношения C/N (табл. 1). Опад хвои в подкروновых пространствах характеризуется более высоким содержанием Ca, Mg, K, Mn, P, N и S ($p < 0.05$) (табл. 3), что связано с их интенсивным поступлением с кроновыми и стволовыми водами в результате выщелачивания элементов питания из крон деревьев (Ca, Mg, K, Mn, P) и поступления с кислотными атмосферными осадками (S). Соотношения C/N и C/P выше в межкroновых пространствах ($p < 0.05$) (табл. 3) за счет меньшей концентрации P при сходном с подкroновыми пространствами содержании C в опаде. Содержание общего P в опаде сосны обыкновенной в условиях породного отвала (на рекультивированных территориях размещения вскрышных пород угольного разреза) также достигало максимума в подкroновых и прикroновых зонах сомкнутых насаждений (Колмогорова, Уфимцев, 2018).

В техногенных редколесьях пространственное варьирование наиболее ярко выражено только для Ca ($R^2 = 0.3$), содержание которого в хвойном опаде выше под кронами деревьев ($p < 0.05$) (табл. 3), что может быть связано с интенсивным выщелачиванием Ca из хвои с последующим поступлением его с осадками в опад. Отсутствие различий в содержании других элементов и их соотношений в основном редколесье можно объяснить большой сквозистостью крон из-за их повреждения.

Сезонная изменчивость химического состава опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях дигрессии. В сосняках фоновых условий сезонная изменчивость проявилась наибольшим образом для Mn и Fe ($R^2 = 0.5-0.6$), в наименьшей степени – для P, Cu, Zn, Ca и соотношения C/P ($R^2 = 0.2-0.3$) и почти не проявилась для S (табл. 1). Растительный материал, отобранный после холодного периода (октябрь-май), отличается высоким содержанием Fe, Zn, Cu, P и S, тогда как после теплого периода (июнь-сентябрь) характеризуется высокими концентрациями Ca и Mn и более высоким соотношением C/P ($p < 0.05$) (табл. 4). В литературных источниках показано, что опад лиственницы, отобранный весной, был на 10% обогащен N и на 40% обеднен Ca по сравнению с опадом, отобранным осенью (Чульдиева, 2017). В лесах Финляндии наблюдалось два основных периода поступления C и N с опадом сосны обыкновенной в почву: май-октябрь и ноябрь-апрель, причем в первый период поступление было выше с максимумом в сентябре (Pogtillo-Estrada et al., 2013). В сосняках Польши показано, что содержание Mn и Zn в опаде хвои сосны в 2007 г. было выше осенью, тогда как в 2009 –

весной (Jonczak, Parzych, 2014). В исследовании финских ученых (Rautio et al., 1998b) хвоя сосны первого года на российской территории так же, как и в нашем случае, отличалась высоким содержанием Fe, Cu, P и S весной и Ca и Mn – осенью. Следует заметить, что повышение содержания Zn, Fe в опаде хвои за зимний период не соответствует закономерностям, отмечаемым для живой хвои в фоновых условиях Кольского п-ова: содержание цинка и железа в живой хвое 2 года было выше в августе по сравнению с июнем (Лукина, Никонов, 1996).

В дефолирующих сосновых лесах сезонная изменчивость более ярко выражена для содержания Ni, Fe, Cu, Mn, Zn ($R^2 = 0.4-0.9$), Ca, Al и соотношения N/P ($R^2 = 0.2$) (табл. 1). Хвойный опад холодного периода года характеризуется более высокими концентрациями Al, Fe, Zn, Ni, Cu и широким отношением N/P, опад теплого периода, как и в фоновых условиях, отличается высоким содержанием Ca и Mn ($p < 0.05$) (табл. 4). Повышение содержания элементов питания в опаде, отбираемом после периода вегетации, обусловлено тем, что в теплый период поглощение элементов из почвы и их перераспределение внутри дерева более активно. Не способные к ретранслокации внутри деревьев Ca и Mn, накопленные за теплый сезон, остаются в опадающей хвое в фоновых условиях и в дефолирующих сосняках, что соответствует закономерностям, отмеченным для живой хвои (Лукина, Никонов, 1996).

В техногенных редколесьях сезонные различия проявились наибольшим образом для Ni, Zn, Cu, Fe ($R^2 = 0.4-0.7$), в меньшей степени – для Mn, Mg и K ($R^2 = 0.3$) (табл. 1). Опад хвои холодного периода года содержит больше Fe, Zn, Ni и Cu, теплого периода – больше Mg, K и Mn ($p < 0.05$) (табл. 4), тогда как в живой хвое K и Mg проявляют подвижность, и их содержание снижается в конце лета (Лукина, Никонов, 1996). Накопление K и Mg к концу вегетационного сезона может свидетельствовать о нарушении процессов ретранслокации в условиях загрязнения (Niemiinen, Helmisaari, 1996).

Значительное (почти в два раза) снижение содержания Fe и Zn в опаде после завершения вегетационного периода во всех изученных сосняках и Ni и Cu ($p < 0.05$) (табл. 4) – в сосняках, подверженных воздушному загрязнению, не характерно для стареющей, но еще живой хвои. Это может объясняться возможным антагонизмом с ионами Mn (Лукина и др., 2008) в фоне, а в условиях аэротехногенного загрязнения дополняется выщелачиванием и смывом с поверхности хвои в летний период подкисленными осадками.

Таблица 4. Сезонная изменчивость химического состава опада хвои сосны в сосновых лесах на разных стадиях депрессии

Параметр	v-критерий		Среднее по периоду		Стандартное отклонение по периоду		Общее среднее	Общее стандартное отклонение	p	
	ХП	ТП	ХП	ТП	ХП	ТП				
Фон (N = 13–20)										
Ca	мг кг ⁻¹	-2.64	2.64	3675	4402	455	842	4103	788	0.01
Mg		-0.03	0.03	394	394	64	60	394	61	0.98
K		-0.20	0.20	643	655	241	130	650	180	0.84
Al		1.29	-1.29	386	354	48	83	367	71	0.20
Fe		4.01	-4.01	181	90	65	29	128	65	<0.01
Mn		-4.35	4.35	846	1096	149	71	993	166	0
Zn		2.59	-2.59	1547	711	1196	370	1051	899	0.01
Ni		0.35	-0.35	4	3	2	3	3	2	0.72
Cu		2.91	-2.91	3	2	1	1	2	1	<0.01
S		2.14	-2.14	289	150	183	171	207	187	0.03
P		3.11	-3.11	355	266	99	40	303	82	<0.01
N		1.64	-1.64	3666	3006	1397	890	3278	1155	0.10
C _{опр}		%	-0.55	0.55	56	57	5	4	57	4
C/N		-0.75	0.75	191	229	117	162	213	144	0.46
C/P		-2.78	2.78	1710	2189	515	378	1992	494	0.01
N/P		-0.83	0.83	10	12	3	4	11	4	0.41
Дефолилирующие леса (N = 12–20)										
Ca	мг кг ⁻¹	-2.44	2.44	3496	4038	449	607	3835	607	0.01
Mg		1.02	-1.02	289	269	68	42	277	53	0.31
K		0.17	-0.17	560	552	205	71	555	134	0.86
Al		2.31	-2.31	659	529	145	142	578	155	0.02
Fe		4.78	-4.78	364	143	106	21	226	127	0
Mn		-3.97	3.97	654	837	120	67	768	127	<0.01
Zn		3.46	-3.46	1283	618	644	190	867	526	<0.01
Ni		5.20	-5.20	97	53	11	7	70	23	0
Cu		4.53	-4.53	26	16	5	2	20	6	0
S		1.95	-1.95	495	361	176	179	411	187	0.05
P		-0.58	0.58	348	359	62	47	355	53	0.56
N		1.87	-1.87	3922	3277	1262	611	3519	946	0.06
C _{опр}		%	-1.59	1.59	54	58	3	8	57	7
C/N		-1.39	1.39	156	185	68	48	174	57	0.16
C/P		-0.50	0.50	1599	1647	232	288	1629	265	0.62
N/P		2.46	-2.46	11	9	3	2	10	2	0.01

Таблица 4. Окончание

Параметр	v-критерий		Среднее по периоду		Стандартное отклонение по периоду		Общее среднее	Общее стандартное отклонение	p	
	ХП	ТП	ХП	ТП	ХП	ТП				
Техногенные редколесья (N = 12–20)										
Ca	мг кг ⁻¹	-1.42	1.42	4857	5174	651	592	5049	626	0.16
Mg		-3.31	3.31	343	424	49	62	392	69	<0.01
K		-2.87	2.87	435	602	130	151	536	163	<0.01
Al		0.32	-0.32	601	574	208	261	584	239	0.75
Fe		3.70	-3.70	502	292	156	96	374	160	<0.01
Mn		-3.33	3.33	288	381	74	57	344	78	<0.01
Zn		4.48	-4.48	802	284	260	135	479	317	0
Ni		4.62	-4.62	599	266	169	70	397	202	0
Cu		3.86	-3.86	117	54	53	11	79	46	<0.01
S		-0.65	0.65	577	609	145	141	597	141	0.52
P		1.73	-1.73	275	247	49	41	258	46	0.08
N		1.81	-1.81	3258	2789	921	511	2974	726	0.07
C _{орг}		%	1.11	-1.11	57	55	3	5	56	4
C/N		-0.94	0.94	188	205	56	51	198	53	0.35
C/P		-1.16	1.16	2115	2285	356	437	2218	410	0.25
N/P		0.39	-0.39	12	12	3	3	12	3	0.70

Примечание: ХП – холодный учетный период года с октября по май включительно, ТП – теплый учетный период года с июня по сентябрь включительно, p – вероятность ошибки 1-го рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Воздушное промышленное загрязнение оказывает значительное влияние на химический состав опада ассимилирующих органов деревьев сосны. Выявлено, что в северотаежных сосновых лесах в опаде хвои сосны обыкновенной под влиянием аэротехногенного загрязнения выбросами металлургического комбината “Североникель” снижается содержание элементов питания (Ca, Mg, Mn, Zn), увеличивается содержание тяжелых металлов (Ni, Cu), а также наблюдается расширение стехиометрических соотношений C/P и N/P, что свидетельствует о снижении качества растительного материала для разложения почвенными организмами.

Химический состав опада ассимилирующих органов сосны характеризуется значительной внутрибиогеоценотической изменчивостью как в условиях фона, так и при аэротехногенном загрязнении. В фоне под кронами деревьев хвойный опад отличается более высоким содержанием K и P, поступающих с кроновыми и стволовыми водами, а в межкрупных пространствах содержит

больше Fe, Zn, Ni и Cu, что связано с фоновым воздушным загрязнением. Более высокое содержание Ca, Mg, K, Mn, P, N и S в опаде хвои дефолирующих лесов под кронами деревьев связано с их повышенным поступлением с кроновыми и стволовыми водами в результате выщелачивания соединений элементов кислотными осадками.

Сезонная вариабельность химического состава опада хвои сосны имеет общие черты у сосняков фоновых условий и сосняков, функционирующих в условиях аэротехногенного загрязнения. Хвойный опад, поступивший в опадоуловители за теплый период (“июнь-сентябрь”), в фоновых условиях и дефолирующих лесах отличается высоким содержанием не способных к ретранслокации внутри деревьев Ca и Mn, которые накапливаются в течение вегетационного сезона. В опаде хвои деревьев сосновых редколесий отмечаются высокие концентрации Mg и K, накопление которых в конце теплого периода года может свидетельствовать о нарушении процессов ретранслокации внутри деревьев в условиях загрязнения. Значительное снижение содержания Fe и Zn в

опале после завершения вегетационного периода во всех изученных сосняках и снижение содержания Ni и Cu в сосняках в условиях воздушного загрязнения может объясняться антагонизмом между элементами и выщелачиванием и смывом с поверхности хвои в летний период подкисленными осадками.

Таким образом, аэротехногенное загрязнение способствует изменению химического состава хвойного опада в сосновых лесах северотаежной лесной зоны, сезонной изменчивости перераспределения элементов внутри деревьев и пространственных особенностей поступления элементов с опадом, что может оказывать непосредственное влияние на состояние лесных экосистем Севера и выполнение ими экосистемных функций.

Авторы благодарят Елену Александровну Белову, инженера лаборатории наземных экосистем Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН, за работу по поддержке мониторинговой сети института, организацию и отбор образцов компонентов экосистем, в том числе древесного опада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева С.И., Белова Е.А., Бульчев А.Г., Бульчева И.А., Заколдаева А.А., Зацаринный И.В., Исаева Л.Г., Косякова А.Ю., Ларькова М.С., Лукина Н.В., Мерциев А.В., Поликарпова Н.В., Трушицына О.С., Собчук И.С., Сухарева Т.А., Хлебосолова О.А. Кольская горно-металлургическая компания (промышленные площадки “Никель” и “Заполярный”): влияние на наземные экосистемы. Рязань: Голос губернии, 2012. 92 с.
- Барбер С.А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. Механистический подход. М.: Агропромиздат, 1988. 376 с.
- Бессонова В.П., Немченко М.В., Ткач В.В. Запас макроэлементов (Р, К, Са, Mg) и азота в опаде и подстилке в противоэрозионном насаждении *Robinia pseudoacacia* L. // Вестник Донского государственного аграрного университета. 2017. Вып. № 1(23.1). Ч. 1. Сельскохозяйственные науки. С. 42–50.
- Боев В.А., Барановская Н.В., Боев В.В. Ртуть в листовом опаде подтаежных лесов на фоновой территории // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2018. Т. 329. № 8. С. 124–131.
- Воробьева Л.А. Химический анализ почв: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 1998. 272 с.
- Еришов В.В., Лукина Н.В., Данилова М.А., Исаева Л.Г., Сухарева Т.А., Смирнов В.Э. Оценка состава дождевых выпадений в хвойных лесах на северном пределе распространения при аэротехногенном загрязнении // Экология. 2020. № 4. С. 265–274.
- Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А., Артемкина Н.А., Смирнов В.Э., Еришов В.В., Исаева Л.Г. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения // Лесоведение. 2019. № 6. С. 533–546.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Колмогорова Е.Ю., Уфимцев В.И. Некоторые особенности химического состава опада сосны обыкновенной, произрастающей в условиях породного отвала // Успехи современного естествознания. 2018. № 11. Ч. 2. С. 267–272.
- Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения: в 2-х ч. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. Ч. 1. 213 с.; Ч. 2. 192 с.
- Лукина Н.В., Никонов В.В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1998. 316 с.
- Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. Питательный режим почв северотаежных лесов. М.: Наука, 2008. 342 с.
- Лукина Н.В., Сухарева Т.А., Исаева Л.Г. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука, 2005. 245 с.
- Никонов В.В., Лукина Н.В., Безель В.С., Бельский Е.А., Беспалова А.Ю., Головченко А.В., Горбачева Т.Т., Добровольская Т.Г., Добровольский В.В., Зукерт Н.В., Исаева Л.Г., Лапенис А.Г., Максимова И.А., Марфенина О.Е., Паникова А.Н., Пинский Д.Л., Полянская Л.М., Стайннес Е., Уткин А.И., Фронтасьева М.В., Цибульский В.В., Чернов И.Ю., Яценко-Хмелевская М.А. Рассеянные элементы в бореальных лесах. М.: Наука, 2004. 616 с.
- Осинов А.Ф. Запасы и потоки органического углерода в экосистеме спелого сосняка черничного средней тайги // Сибирский лесной журн. 2017. № 2. С. 70–80.
- Решетникова Т.В. Лесные подстилки как депо биогенных элементов // Вестник КрасГАУ. 2011. № 12. С. 74–81.
- Сазонова Т.А., Придача В.Б., Теребова Е.Н., Шредерс С.М., Колосова С.В., Таланова Т.Ю. Морфофизиологическая реакция деревьев сосны обыкновенной на промышленное загрязнение // Лесоведение. 2005. № 3. С. 11–19.
- Сухарева Т.А. Пространственно-временная динамика микроэлементного состава хвойных деревьев и почвы в условиях промышленного загрязнения // Известия ВУЗов. Лесной журн. 2013. № 6(336). С. 19–28.
- Сухарева Т.А., Лукина Н.В. Минеральный состав ассимилирующих органов хвойных деревьев после снижения уровня атмосферного загрязнения на Кольском полуострове // Экология. 2014. № 2. С. 97–104.
- Тарханов С.Н. Поврежденность хвойных древостоев устья и дельты Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11. № 1(3). С. 394–399.
- Уфимцев В.И., Егорова И.Н. Роль растительного опада в формировании фитогенных полей сосны обыкновенной на техногенных элювиях Кузбасса // Успехи современного естествознания. 2016. № 4. С. 116–120.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес. Архангельск: Изд-во Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова, 2012. 312 с.

- Чульдиене Д., Алейниковиене Ю., Мурашкиене М., Марозас В., Армолайтис К. Распад и сохранность органических соединений и питательных элементов в листовном опаде после зимнего сезона под лесопосадками лиственных европейской, бука обыкновенного и дуба красного в Литве // Почвоведение. 2017. № 1. С. 56–63.
- Юсупов И.А., Залесов С.В., Шавнин С.А., Луганский Н.А. Особенности динамики и структуры древесного опада в сосновых молодняках в зоне действия аэропромвыбросов на Среднем Урале // Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр. Екатеринбург: Изд-во УГЛТА. 1995. Вып. 18. С. 59–74.
- Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В. Многолетняя динамика параметров и состояния хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения на Европейском Севере // Известия СПбЛТА. 2013. № 2(203). С. 30–46.
- Aponte C., García L.V., Marañón T. Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: A feedback mechanism favouring species coexistence // Forest Ecology and Management. 2013. V. 309. P. 36–46.
- Becker H., Aosaar J., Varik M., Morozov G., Aun K., Mander Ü., Soosaar K., Uri V. Annual net nitrogen mineralization and litter flux in well-drained downy birch, Norway spruce and Scots pine forest ecosystems // Silva Fennica. 2018. V. 52. № 4. Article id 10013. 18 p. <https://doi.org/10.14214/sf.10013> (February 25, 2021).
- Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // Forest Ecology and Management. 2000. V. 133. P. 13–22.
- Berg B., McClaugherty C. Plant Litter – Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2008. 340 p.
- Chavez-Vergara B., Merino A., Vázquez-Marrufo G., García-Oliva F. Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico // Geoderma. 2014. V. 235–236. P. 133–145.
- De Marco A., Vittozzi P., Rutigliano F.A., Virzo de Santo A. Nutrient dynamics during decomposition of four different pine litters // Proceedings of the International Workshop MEDPINE 3: Conservation, Regeneration and Restoration of Mediterranean Pines and Their Ecosystems. Bari: CIHEAM, 2007. P. 73–77.
- Husson F., Le S., Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. 2nd ed. London: Chapman & Hall/CRC Press. 2017. 248 p.
- Jonczak J., Parzych A. The content of heavy metals in the soil and litterfall in a beech-pine-spruce stand in northern Poland // Archives of environmental protection. 2014. V. 40. № 4. P. 67–77.
- Kiikkilä O. Heavy-metal pollution and remediation of forest soil around the Harjavalta Cu-Ni smelter, in SW Finland // Silva Fennica. 2003. V. 37. № 3. P. 399–415.
- Kopáček J., Cudlín P., Svoboda M., Chmelikova E., Kaňka J., Píček T. Composition of Norway spruce litter and foliage in atmospherically acidified and nitrogen-saturated Bohemian Forest stands, Czech Republic // Boreal Environment Research. 2010. V. 15. № 4. P. 413–426.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A. Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution // Environmental Science and Pollution Research. 2017. V. 24. Iss. 24. P. 19874–19887.
- Meier I.C., Leuschner Ch., Hertel D. Nutrient return with leaf litter fall in Fagus sylvatica forests across a soil fertility gradient // Plant Ecology. 2005. V. 177. Iss. 1. P. 99–112.
- Moore T.R., Trofymow J.A., Prescott C.E., Fyles J., Titus B.D. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests // Ecosystems. 2006. V. 9. № 1. P. 46–62.
- Neumann M., Ukonmaanaho L., Johnson J., Benham S., Vesterdal L., Novotný R., Verstraeten A., Lundin L., Thimonier A., Michopoulos P., Hasenauer H. Quantifying carbon and nutrient input from litterfall in European forests using field observations and modeling // Global Biogeochemical Cycles. 2018. V. 32. № 5. P. 784–798.
- Nieminен, T., Helmisaari H.-S. Nutrient retranslocation in the foliage of *Pinus sylvestris* L. growing along a heavy metal pollution gradient // Tree Physiology. 1996. V. 16. Iss. 10. P. 825–831.
- Portillo-Estrada M., Korhonen J., Pihlatie M., Pumpanen J., Frumau A., Morillas L., Tosens T., Niinemets Ü. Inter- and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests // Annals of Forest Science. 2013. V. 70. Iss. 4. P. 367–379.
- Preston C.M., Bhatti J.S., Flanagan L.B., Norris C. Stocks, chemistry, and sensitivity to climate change of dead organic matter along the Canadian boreal forest transect case study // Climatic Change. 2006. V. 74. P. 233–251.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2017. URL: <http://www.R-project.org>
- Rahman M.M., Tsukamoto J., Rahman M.M., Yoneyama A., Mostafa K.M. Lignin and its effects on litter decomposition in forests ecosystems // Chemistry & Ecology. 2013. V. 29. Iss. 6. P. 540–553.
- Rautio P., Huttunen S., Lamppu J. Effects of sulphur and heavy metal deposition on foliar chemistry of Scots pines in Finnish Lapland and on the Kola Peninsula // Chemosphere. 1998a. V. 36. Iss. 4. P. 979–984.
- Rautio P., Huttunen S., Lamppu J. Seasonal foliar chemistry of northern Scots pines under sulphur and heavy metal pollution // Chemosphere. 1998b. V. 37. Iss. 2. P. 271–287.
- Steinnes E., Lukina N., Nikonov V., Aamlid D., Røyset O. A gradient study of 34 elements in the vicinity of a copper-nickel smelter in the Kola Peninsula // Environmental Monitoring and Assessment. 2000. V. 60. Iss. 1. P. 71–88.
- Trap J., Hättenschwiler S., Gattin I., Aubert M. Forest ageing: an unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes // Forest Ecology and Management. 2013. V. 302. P. 338–345.
- Tu L.-H., Hu H.-L., Chen G., Peng Y., Xiao Y.-L., Hu T.-X., Zhang J., Li X.-W., Liu L., Tang Y. Nitrogen addition significantly affects forest litter decomposition under high levels of ambient nitrogen deposition // PLoS ONE. 2014. V. 9. Iss. 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088752> (February 25, 2021).

Ukonmaanaho L., Merila P., Nöjd P., Nieminen T.M. Litter-fall production and nutrient return to the forest floor in Scots pine and Norway spruce stands in Finland // *Boreal Environment Research*. 2008. V. 13 (Suppl. B). P. 67–91.

Ukonmaanaho L., Pitman R., Bastrup-Birk A., Breda N., Rautio P. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests // Part XIII: Sampling and Analysis of Litterfall. UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre, Eberswald. 2016. 15 p.

Vacek S., Vacek Z., Bílek L., Simon J., Remeš J., Hůnová I., Král J., Putalová T., Mikeska M. Structure, regeneration and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with respect to changing climate and environmental pollution // *Silva Fennica*. 2016. V. 50. № 4. Article id 1564. 21 p. <https://doi.org/10.14214/sf.1564> (February 25, 2021).

Vesterdal L., Elberling B., Christiansen J.R., Callesen I., Schmidt I.K. Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species // *Forest Ecology and Management*. 2012. V. 264. P. 185–196.

Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2003. V. 35. Iss. 6. P. 827–835.

Wood T.E., Lawrence D., Clark D.A. Determinants of leaf litter nutrient cycling in a tropical rain forest: soil fertility versus topography // *Ecosystems*. 2006. V. 9. № 5. P. 700–710.

Wood T.E., Lawrence D., Clark D.A., Chazdon R.L. Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation // *Ecology*. 2009. V. 90. № 1. P. 109–121.

Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors // *J. Plant Ecology*. 2008. V. 1. Iss. 2. P. 85–93.

Industrial Airborne Pollution's Impact on the Chemical Composition of Pine's Needles in Forests on the Northern Boundaries of Its Areal

Ye. A. Ivanova¹*, N. V. Lukina², V. E. Smirnov², and L. G. Isayeva¹

¹*Institute of Industrial Ecology Problems of the North, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences, Academgorodok st., 14a, Apatity, Murmansk Oblast, 184209 Russia*

²*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya st., 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russia*

E-mail: ea.ivanova@ksc.ru

The chemical composition of Scots pine needles litter in northern taiga pine forests was assessed in northern tundra pine forests and under the influence of airborne pollution by emissions from the “Severonikel” copper-nickel plant. Coniferous litter in forests, exposed to air pollution, has the content of nutrients (Ca, Mg, Mn, Zn) decreases, while the content of heavy metals (Ni, Cu) and the stoichiometric C/P and N/P ratios increase. This indicates a decrease in the quality of plant material for decomposition by soil biota. Intra-biogeocenotic differences in the chemical composition of needle litter under normal conditions are manifested in a higher content of K and P in it, supplied with crown and stem waters under the crowns, while in the inter-crown spaces, the contents of Fe, Zn, Ni, and Cu are higher due to background airborne pollution. In defoliating forests, coniferous litter under tree crowns contains more Ca, Mg, K, Mn, P, N, and S due to the intensive leaching of nutrients from tree crowns by acid precipitation and, as in the case of S, from acid precipitation. The increased contents of N, P, and K in the litter of needles of defoliating forests may be associated with high concentrations of these mobile elements in living needles, falling off before normal phenological terms. Seasonal variability of the needle litter chemical composition under normal conditions and in defoliating forests is manifested in a high content of Ca and Mn in needles, which accumulate by the end of the warm season. In man-made sparse forests the needle litter accumulates Mg and K by the end of the growing season, which indicates a violation of the retranslocation processes under the conditions of pollution. A significant decrease in the content of Fe and Zn in litter by the end of the warm season in all the studied pine forests, as well as the content of Ni and Cu in pine forests under the conditions of airborne pollution can be explained by the antagonism with Mn and leaching from needles during the warm period by acidified precipitation.

Keywords: coniferous litter, chemical composition, pine forests, airborne technogenic pollution, intra-biogeocenotic variability, seasonal variability.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Industrial Ecology Problems of the North № 0226-2018-0111 (AAAA-A18-118021490070-5).

REFERENCES

- Anan'eva S.I., Belova E.A., Bulychev A.G., Bulycheva I.A., Zakoldaeva A.A., Zatsarinnyi I.V., Isaeva L.G., Kosyakova A.Y., Lar'kova M.S., Lukina N.V., Mershchiev A.V., Polikarpova N.V., Trushitsyna O.S., Sobchuk I.S., Sukhareva T.A., Khlebosolova O.A., *Kol'skaya gorno-metallurgicheskaya kompaniya (promyshlennyye ploshchadki “Nikel” i “Zapolyarnyy”): vliyaniye na nazemnyye ekosistemy* (Kola Mining and Metallurgical Company (industrial sites

- “Nickel” and “Zapolyarny”): impact on terrestrial ecosystems), Ryazan: Golos gubernii, 2012, 92 p.
- Aponte C., García L.V., Marañón T., Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: A feedback mechanism favouring species coexistence, *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 309, pp. 36–46.
- Barber S.A., *Biologicheskaya dostupnost' pitatel'nykh veshchestv v pochve. Mekhanisticheskii podkhod* (Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach), Moscow: Agropromizdat, 1988, 375 p.
- Becker H., Aosaar J., Varik M., Morozov G., Aun K., Mander Ü., Soosaar K., Uri V., Annual net nitrogen mineralization and litter flux in well-drained downy birch, Norway spruce and Scots pine forest ecosystems, *Silva Fennica*, 2018, Vol. 52, No. 4, Article id 10013, 18 p. Available at: <https://doi.org/10.14214/sf.10013> (February 25, 2021).
- Berg B., Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 133, pp. 13–22.
- Berg B., McClaugherty C., *Plant Litter – Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*, Germany Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2008, 340 p.
- Bessonova V.P., Nemchenko M.V., Tkach V.V., Zapas makroelementov (P, K, Ca, Mg) i azota v opade i podstilke v protivoerozionnom nasazhdenii *Robinia pseudoacacia* L. (Stock of macroelements (P, K, Ca, Mg) and of nitrogen in litter fall and bedding in the antierosion stands robinia pseudoacacia lstock of macroelements (P, K, Ca, Mg) and of nitrogen in litter fall and bedding in the antierosion stands *Robinia pseudoacacia* L.), *Vestnik Donskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, Sel'skokhozyaistvennye nauki*, 2017, Vol. 1(23.1), Part 1, pp. 42–50.
- Boev V.A., Baranovskaya N.V., Boev V.V., Rtut' v listovom opade podtaezhnykh lesov na fonovoi territorii (Mercury in leaf litter of subtaiga forests on the natural territory), *Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta, Inzhiniring georesursov*, 2018, Vol. 329, No. 8, pp. 124–131.
- Chavez-Vergara B., Merino A., Vázquez-Marrufo G., García-Oliva F., Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico, *Geoderma*, 2014, Vol. 235–236, pp. 133–145.
- Chul'diene D., Aleinikoviene Y., Murashkiene M., Marozas V., Armolaitis K., Raspad i sokhrannost' organicheskikh soedinenii i pitatel'nykh elementov v listvennom opade posle zimnego sezona pod lesoposadkami listvennitsy evropeiskoi, buka obyknovennogo i duba krasnogo v Litve (Decay and preservation of organic compounds and nutrients in deciduous litter after the winter season under forest plantations of European larch, common beech and red oak in Lithuania), *Pochvovedenie*, 2017, No. 1, pp. 56–63.
- De Marco A., Vittozzi P., Rutigliano F.A., Virzo de Santo A., Nutrient dynamics during decomposition of four different pine litters, Proceedings of the International Workshop MEDPINE 3: *Conservation, Regeneration and Restoration of Mediterranean Pines and Their Ecosystems*, Bari: CIHEAM, 2007, pp. 73–77.
- Ershov V.V., Isaeva L.G., Sukhareva T.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Smirnov V.E., Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the northern tree line subject to air pollution, *Russian J. Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 4, pp. 319–328.
- Husson F., Le S., Pages J., *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R*, London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017, 248 p.
- Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Artemkina N.A., Smirnov V.E., Ershov V.V., Isaeva L.G., Vliyanie aerotekhnogenogo zagryazneniya na skorost' razlozheniya rastitel'nykh ostatkov v sosnovykh lesakh na severnom predele rasprostraneniya (The effect of air pollution on the rate of decomposition of plant litter at the northern limit of pine forests), *Lesovedenie*, 2019, No. 6, pp. 533–546.
- Jonczak J., Parzych A., The content of heavy metals in the soil and litterfall in a beech-pine-spruce stand in northern Poland, *Archives of environmental protection*, 2014, Vol. 40, No. 4, pp. 67–77.
- Kabata-Pendias A., Pendias H., *Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh* (Trace elements in soil & plants), Moscow: Mir, 1989, 440 p.
- Kiikilä O., Heavy-metal pollution and remediation of forest soil around the Harjavalta Cu-Ni smelter, in SW Finland, *Silva Fennica*, 2003, Vol. 37, No. 3, pp. 399–415.
- Kolmogorova E.Y., Ufimtsev V.I., Nekotorye osobennosti khimicheskogo sostava opada sosny obyknovennoi, proizrastayushchei v usloviyakh porodnogo otvala (Some peculiarities of the chemical composition of Scotch pine debris, growing under conditions of coal pit), *Uspekhi sovremenno-estestvoznaniya*, 2018, No. 11-2, pp. 267–272.
- Kopáček J., Cudlín P., Svoboda M., Chmelikova E., Kaňa J., Píček T., Composition of Norway spruce litter and foliage in atmospherically acidified and nitrogen-saturated Bohemian Forest stands, Czech Republic, *Boreal Environment Research*, 2010, Vol. 15, No. 4, pp. 413–426.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Biogekhimicheskie tsikly v lesakh Severa v usloviyakh aerotekhnogenogo zagryazneniya* (Biogeochemical cycles in the Northern forests subjected to air pollution), Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1996, Vol. 1, 216 p.; Vol. 2, 194 p.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Pitel'nyi rezhim lesov severnoi taigi: prirodnye i tekhnogennye aspekty* (Nutrient status of north taiga forests), Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1998, 316 p.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A., Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution, *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, Vol. 24, Issue 24, pp. 19874–19887.
- Lukina N.V., Polyanskaya L.M., Orlova M.A., *Pitel'nyi rezhim pochv severotaezhnykh lesov* (Nutritional regime of the north taiga soils), Moscow: Nauka, 2008, 342 p.
- Lukina N.V., Sukhareva T.A., Isaeva L.G., *Tekhnogennye digressii i vosstanovitel'nye suksessii v severotaezhnykh lesakh* (Technogenic digression and secondary successions in the northern taiga forests), Moscow: Nauka, 2005, 245 p.
- Meier I.C., Leuschner Ch., Hertel D., Nutrient return with leaf litter fall in *Fagus sylvatica* forests across a soil fertility gradient, *Plant Ecology*, 2005, Vol. 177, Issue 1, pp. 99–112.
- Moore T.R., Trofymow J.A., Prescott C.E., Fyles J., Titus B.D., Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dy-

- namics in decomposing foliar litter in Canadian forests, *Ecosystems*, 2006, Vol. 9, No. 1, pp. 46–62.
- Neumann M., Ukonmaanaho L., Johnson J., Benham S., Vesterdal L., Novotný R., Verstraeten A., Lundin L., Thimonier A., Michopoulos P., Hasenauer H., Quantifying carbon and nutrient input from litterfall in European forests using field observations and modeling, *Global Biogeochemical Cycles*, 2018, Vol. 32, No. 5, pp. 784–798.
- Nieminen, T., Helmisaari H.-S., Nutrient retranslocation in the foliage of *Pinus sylvestris* L. growing along a heavy metal pollution gradient, *Tree Physiology*, 1996, Vol. 16, Issue 10, pp. 825–831.
- Nikonov V.V., Lukina N.V., Bezel' V.S., Bel'skii E.A., Bepalova A.Y., Golovchenko A.V., Gorbacheva T.T., Dobrovol'skaya T.G., Dobrovol'skii V.V., Zukert N.V., Isaeva L.G., Lapenis A.G., Maksimova I.A., Marfenina O.E., Panikova A.N., Pinskiy D.L., Polyanskaya L.M., Stainnes E., Utkin A.I., Frontas'eva M.V., Tsiubil'skii V.V., Chernov I.Y., Yatsenko-Khmelevskaya M.A., *Rasseyannye elementy v boreal'nykh lesakh* (Sparse elements in boreal forests), Moscow: Nauka, 2004, 616 p.
- Osipov A.F., Zapasy i potoki organicheskogo ugleroda v ekosisteme spelogo sosnyaka chernichnogo srednei taigi (Stocks and fluxes of organic carbon in the ecosystem of mature bilberry pine forest of the middle taiga), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 2, pp. 70–80.
- Portillo-Estrada M., Korhonen J., Pihlatie M., Pumpanen J., Frumau A., Morillas L., Tosens T., Niinemets Ü., Inter- and intra-annual variations in canopy fine litterfall and carbon and nitrogen inputs to the forest floor in two European coniferous forests, *Annals of Forest Science*, 2013, Vol. 70, Issue 4, pp. 367–379.
- Preston C.M., Bhatti J.S., Flanagan L.B., Norris C., Stocks, chemistry, and sensitivity to climate change of dead organic matter along the Canadian boreal forest transect case study, *Climatic Change*, 2006, Vol. 74, pp. 233–251.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria, 2017. Available at: <http://www.R-project.org>
- Rahman M.M., Tsukamoto J., Rahman M.M., Yoneyama A., Mostafa K.M., Lignin and its effects on litter decomposition in forests ecosystems, *Chemistry & Ecology*, 2013, Vol. 29, Issue 6, pp. 540–553.
- Rautio P., Huttunen S., Lamppu J., Effects of sulphur and heavy metal deposition on foliar chemistry of Scots pines in Finnish Lapland and on the Kola Peninsula, *Chemosphere*, 1998a, Vol. 36, Issue 4, pp. 979–984.
- Rautio P., Huttunen S., Lamppu J., Seasonal foliar chemistry of northern Scots pines under sulphur and heavy metal pollution, *Chemosphere*, 1998b, Vol. 37, Issue. 2, pp. 271–287.
- Reshetnikova T.V., Lesnye podstilki kak depo biogennykh elementov (Forest litters as the biogenic element depo), *Vestnik KrasGAU*, 2011, No. 12, pp. 74–81.
- Sazonova T.A., Pridacha V.B., Terebova E.N., Shreders S.M., Kolosova S.V., Talanova T.Y., Morfofiziologicheskaya reaktsiya derev'ev sosny obyknovЕННОI na promyshlennoe zagryaznenie (Morphophysiological response of Scots pine trees to industrial pollution), *Lesovedenie*, 2005, No. 3, pp. 11–19.
- Steinnes E., Lukina N., Nikonov V., Aamlid D., Røyset O., A gradient study of 34 elements in the vicinity of a copper-nickel smelter in the Kola Peninsula, *Environmental Monitoring and Assessment*, 2000, Vol. 60, Issue 1, pp. 71–88.
- Sukhareva T.A., Lukina N.V., Mineral composition of assimilative organs of conifers after reduction of atmospheric pollution in the Kola Peninsula, *Russian J. Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 2, pp. 95–102.
- Sukhareva T.A., Prostranstvenno-vremennaya dinamika mikroelementnogo sostava khvoynykh derev'ev i pochvy v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya (Spatio-temporal dynamics of microelement composition of conifers and soils under industrial pollution), *Izvestiya VUZov. Lesnoi zhurnal*, 2013, No. 6(336), pp. 19–28.
- Tarkhanov S.N., Povrezhdennost' khvoynykh drevostoev ust'ya i del'ty Severnoi Dviny v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya (Damaged coniferous forest stands of Northern Dvina mouth and deltas in conditions of atmospheric pollution), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2009, Vol. 11, No. 1(3), pp. 394–399.
- Trap J., Hättenschwiler S., Gattin I., Aubert M., Forest ageing: an unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes, *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 302, pp. 338–345.
- Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V., *Promyshlennoe zagryaznenie okruzhayushchei sredy i les* (Industrial pollution of environment and forest), Arkhangelsk: Izd-vo SAFU, 2012, 312 p.
- Tu L.-H., Hu H.-L., Chen G., Peng Y., Xiao Y.-L., Hu T.-X., Zhang J., Li X.-W., Liu L., Tang Y., Nitrogen addition significantly affects forest litter decomposition under high levels of ambient nitrogen deposition, *PLoS ONE*, 2014, Vol. 9, Issue. 2. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088752> (February 25, 2021).
- Ufimtsev V.I., Egorova I.N., Rol' rastitel'nogo opada v formirovanii fitogennykh polei sosny obyknovЕННОI na tekhnogennykh elyuviyakh Kuzbassa (Role of the vegetable debris in formation of phytogenous fields of the Scots pine on technogenic eluviums of Kuzbass), *Uspekhi sovremenno-go estestvoznaniya*, 2016, No. 4, pp. 116–120.
- Ukonmaanaho L., Merila P., Nöjd P., Nieminen T.M., Litterfall production and nutrient return to the forest floor in Scots pine and Norway spruce stands in Finland, *Boreal Environment Research*, 2008, Vol. 13 (Suppl. B), pp. 67–91.
- Ukonmaanaho L., Pitman R., Bastrup-Birk A., Breda N., Rautio P., *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*, Part XIII: Sampling and Analysis of Litterfall. UNECE ICP Forests Programme Co-ordinating Centre, Eberswald, 2016, 15 p.
- Vacek S., Vacek Z., Bílek L., Simon J., Remeš J., Hůnová I., Král J., Putalová T., Mikeska M., Structure, regeneration and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with respect to changing climate and environmental pollution, *Silva Fennica*, 2016, Vol. 50, No. 4, Article id 1564, 21 p. Available at: <http://dx.doi.org/10.14214/sf.1564> (February 25, 2021).
- Vesterdal L., Elberling B., Christiansen J.R., Callesen I., Schmidt I.K., Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species, *Forest Ecology and Management*, 2012, Vol. 264, pp. 185–196.

- Vorob'eva L.A., *Khimicheskii analiz pochvy* (Chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1998, 271 p.
- Wardle D.A., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Gallet C., Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, Vol. 35, Issue 6, pp. 827–835.
- Wood T.E., Lawrence D., Clark D.A., Chazdon R.L., Rain forest nutrient cycling and productivity in response to large-scale litter manipulation, *Ecology*, 2009, Vol. 90, No. 1, pp. 109–121.
- Wood T.E., Lawrence D., Clark D.A., Determinants of leaf litter nutrient cycling in a tropical rain forest: soil fertility versus topography, *Ecosystems*, 2006, Vol. 9, No. 5, pp. 700–710.
- Yarmishko V.T., Lyanguzova I.V., Mnogoletnyaya dinamika parametrov i sostoyaniya khvoi *Pinus sylvestris* L. v usloviyakh aerotekhnogenogo zagryazneniya na Evropeiskom Severe (Long-term dynamics of indices and needle state of *Pinus sylvestris* L. in conditions of air industrial pollution on European North), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2013, No. 203, pp. 30–46.
- Yusupov I.A., Zalesov S.V., Shavnin S.A., Luganskii N.A., Osobennosti dinamiki i struktury drevesnogo opada v sosnovykh molodnyakakh v zone deistviya aeropromvybrosov na Srednem Urale (Features of the dynamics and structure of tree litter in young pine forests in the area of airborne emissions in the Middle Urals), In: *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and forestry in them), Ekaterinburg: Izd-vo UGLTA, 1995, Vol. 18, pp. 59–74.
- Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G., Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors, *J. Plant Ecology*, 2008, Vol. 1, Issue 2, pp. 85–93.

УДК 502.55:674.031.632.264.2:576.6

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ г. МОСКВЫ¹

© 2022 г. В. Н. Калаев^{а, *}, И. В. Игнатова^а, Н. Ю. Кулакова^б, Е. А. Калаева^а, С. А. Епринцев^а^аФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет», Университетская пл., 1, Воронеж, 394018 Россия^бФГБУН «Институт лесоведения РАН», ул. Советская, 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: Dr_Huixs@mail.ru

Поступила в редакцию 04.05.2020 г.

После доработки 24.03.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

Проведено цитогенетическое исследование семенного потомства деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), произрастающих в районах г. Москвы с разным уровнем антропогенного загрязнения. Установлены показатели и пределы изменчивости пролиферативной активности (митотической активности, долей клеток на отдельных стадиях митоза, уровня нарушений митоза) и ядрышковых характеристик (площади поверхности одиночных ядрышек, частоты встречаемости клеток с различными типами ядрышек, частоты встречаемости клеток с остаточным ядрышком на стадии мета-, ана-, телофазы митоза) семенного потомства дуба черешчатого. Выявлен полиморфизм цитогенетических показателей среди семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на обследованных территориях г. Москвы: обнаружены группы проростков с разным уровнем стабильности генетического материала (мутабельные - проростки с высоким уровнем нарушений митоза, слабомутабельные - с низким уровнем, промежуточные группы). Число выделенных групп зависит от степени антропогенного загрязнения территории. На загрязненной территории выделено 3 группы (мутабельная, слабомутабельная, промежуточная), а на экологически «чистой» - 5 групп (мутабельная, слабомутабельная и 3 промежуточные). Описаны цитогенетические характеристики проростков, входящих в выделенные группы, и установлены пределы варьирования цитогенетических показателей в зависимости от уровня загрязнения территории. Проведено общее и внутригрупповое сравнение цитогенетических показателей проростков семян дуба черешчатого, собранных на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения, с установленными ранее характеристиками семенного потомства дуба черешчатого в Воронежской области. Выявлены различия показателей пролиферативной активности и ядрышковых характеристик семенного потомства дуба черешчатого, произрастающего в разных регионах центра европейской части Российской Федерации.

Ключевые слова: митотическая активность, нарушения митоза, ядрышковые характеристики, остаточные ядрышки.

DOI: 10.31857/S0024114822010041

Начало XXI в ознаменовалось активным изучением полиморфизма у различных таксономических групп (Гулятьева и др., 2015; Нахаева и др., 2015; Грушевая и др., 2017; Калинина, Винокурова, 2017; Шейкина и др., 2019 и др.). Особое место в ряду таких исследований принадлежит цитогенетическому полиморфизму древесных растений (Карпова, 2011; Попова, 2014; Бурменко и др., 2018). Подобные исследования были выполнены и на территории г. Воронежа и Воронежской об-

ласти. Объектами выступали как местные листовые (Карпова, 2011; Попова, 2014) и хвойные виды (Калаев и др., 2010) древесных растений, так и интродуценты (Бурменко и др., 2018). Было доказано наличие в семенном потомстве проростков с разным уровнем стабильности генетического материала («мутабельные», промежуточные, «слабомутабельные»), отличающихся по ряду цитогенетических показателей (уровню и спектру патологий митоза, митотической активности, долям клеток на стадиях митоза, ядрышковым характеристикам). Выявлены различия проростков семян деревьев дуба, рододендрона, ели, продуцирующих слабомутабельное и мутабельное

¹ Исследование выполнено при поддержке РФФИ (№ 19-05-00660_А «Разработка модели оптимизации социально-экологических условий для населения крупных городов»).

потомство. Установлено, что мутабельные проростки растут медленнее (Калаев, Попова, 2014; Патент РФ 2654605, 2662650, 2681105). Это, возможно, позволит использовать показатель мутабельности как маркер скорости роста семенного потомства.

Сравнение цитогенетических показателей семенного потомства деревьев, произрастающих в разных регионах, ранее не проводилось, хотя сравнительный анализ может выявить их вероятную географическую обусловленность.

В связи с вышеизложенным целью исследования было установление цитогенетического полиморфизма семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве, и проведение сравнительного анализа полученных результатов с цитогенетическими характеристиками данного вида листовых древесных растений в г. Воронеже.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в г. Москве на проростках желудей дуба черешчатого, собранных на 2 территориях: пробной площади (пр. пл.) в 2–3 м от магистрали (Свободный просп., 37°82' с.ш., 55°75' в.д.) и пр. пл. 2 (деревья росли примерно в 300 м от шоссе (Терлецкий парк, 37°82' с.ш., 55°77' в.д.))

По данным Н.Ю. Кулаковой с соавт. (2017), в почвах на обеих пробных площадях было зафиксировано высокое содержание цинка и свинца. При этом на пр. пл. 2 содержание цинка и свинца было в 1.6–1.8 раз ниже, чем на пр. пл. 1. В почве участка № 1 на Свободном просп. содержание цинка сверху вниз по почвенному профилю изменялось от 84.28 до 53.83 мг кг⁻¹, свинца – от 26.2 до 22.3 мг кг⁻¹. В почве участка № 2 в Терлецком парке содержание цинка варьировало от 45.92 до 31.75 мг кг⁻¹, свинца – от 16.3 до 12.8 мг кг⁻¹. Во всех случаях значения были выше ПДК для почв легкого механического состава (23 мг кг⁻¹ для цинка и 6 мг кг⁻¹ для свинца).

Сбор семян осуществляли с трех деревьев на каждой пробной площади. Проращивание и приготовление постоянных давленных препаратов проводили по описанной ранее методике (Попова, 2014).

С каждого препарата/проростка анализировали не менее 1000 клеток для изучения пролиферативной активности и по 200 клеток для изучения ядрышковых характеристик. Материал просматривали с помощью светового микроскопа Laboval-4 (Carl Zeiss, Jena) при увеличении 40 ×

× 1.5 × 10, 100 × 1.5 × 10. Фотографии цитологических феноменов делали с использованием видеоокуляра DCM500 (Shangrao TeleView Optical Instruments Co., Ltd.).

На каждом препарате учитывали общее число просмотренных клеток, число делящихся клеток, находящихся в той или иной стадии митоза, число и тип патологий митоза. На основании полученных данных определяли митотический индекс, уровень патологий митоза с учетом клеток на стадии профазы митоза и без него, доли клеток на отдельных стадиях митоза. Патологические митозы классифицировали по И.А. Алову (1965). Среди ядрышковых характеристик анализировали число клеток с тем или иным типом ядрышка, диаметр ядрышка измеряли с помощью насадки-микрометра. Классификацию ядрышек проводили по П.В. Челидзе и О.В. Зацепиной (1988). По полученным данным были вычислены площади поверхности одиночных ядрышек (мкм²), частота встречаемости различных типов ядрышек (%).

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета статистических программ “Stadia”. Процедура группировки данных и их обработка описаны в работе Е.А. Калаевой с соавт. (2016).

Цитогенетические характеристики проростков дуба черешчатого сравнивали по следующим критериям: частоты встречаемости клеток с патологическими митозами – с использованием X -критерия рангов Ван-дер-Вардена, так как распределение этих показателей не подчиняется нормальному закону; митотический индекс, доли клеток на разных стадиях митоза и ядрышковые характеристики – по параметрическому T -критерию Стьюдента. Сравнение долей различных типов патологий митоза осуществляли с помощью Z -аппроксимации для критерия равенства частот. Кластерный анализ проводили с применением метрики “нормированный Эвклид”, стратегия классификации – группового соседа. При кластеризации проростков в матрицу данных для каждого из 40 проростков вносили значения митотического индекса с учетом клеток на стадии профазы митоза и без него, долей клеток на стадии профазы, метафазы, анафазы-телофазы митоза, уровня патологий митоза с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза и характеристики ядрышек (площадь поверхности одиночных ядрышек, доли клеток с разными типами ядрышек). Правильность классификации проростков и отнесение их в ту или иную группу была подтверждена результатами дискриминантного анализа с использованием критерия Махаланобиса. Коэффициент вариации ($C.V.$) рассчитывали согласно

рекомендациям Г.Ф. Лакина (1990). Влияние факторов “группа” и “местоположение” или факторов “дерево” и “местоположение” определяли с использованием двухфакторного дисперсионного анализа. Силу влияния вычисляли по Снедекору (%).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований выявлены цитогенетические характеристики семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. Установлено влияние фактора “дерево” на уровень патологий митоза, подсчитанный с учетом (сила влияния 6.9% ($P < 0.01$)) и без учета (сила влияния 7.0% ($P < 0.01$)) клеток на стадии профазы митоза и совместное влияние факторов “месторасположение” и “дерево” на доли клеток на стадиях ана-телофазы митоза (сила влияния 7.0% ($P < 0.05$)). На остальные цитогенетические показатели влияние указанных факторов не выявлено.

Не установлено различий между исследуемыми территориями по показателю митотического индекса, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы, между исследуемыми территориями.

Величина митотического индекса, подсчитанного с учетом клеток на стадии профазы митоза ($6.51 \pm 0.49\%$ на пр. пл. 1 и $7.93 \pm 0.67\%$ на пр. пл. 2), была ниже предела, установленного для дуба черешчатого в Воронежской области (12.3–14.7%) (Калаев, 2009). В исследованиях А.А. Поповой (2014) в 2007 и 2012 г. для деревьев, произрастающих около автотрассы (8.4 ± 0.3 и $7.2 \pm 0.9\%$, соответственно), в отличие от территории в глубине лесного массива, наблюдалось возрастание митотического индекса (7.5 ± 0.3 и $6.8 \pm 0.9\%$, соответственно, различия достоверны ($P < 0.05$)). Расхождение результатов может быть объяснено разной концентрацией химических соединений в почве в исследуемых городах: в г. Москве содержание цинка в почвах было выше ПДК (Кулакова и др., 2017), в то время как в г. Воронеже превышения ПДК не отмечено (Попова, 2014).

Анализ данных литературы об изменениях митотического индекса разных видов растений, произрастающих на экологически благополучных и антропогенно загрязненных территориях, позволил обнаружить, что у проростков дуба черешчатого, выращенных из желудей, собранных рядом с хранилищем сточных вод завода по производству фосфатных удобрений (г. Кутина, Хорватия), не было выявлено изменений митотической активности по сравнению с контролем (Pavlica et al., 2000). В то же время у тополей (*Pop-*

ulus simonii Carr.), произрастающих на промышленной окраине г. Иваново-Франковска (Украина) вблизи крупного цементного завода, митотическая активность в клетках апикальной меристемы рудиментарных листьев была на 50% ниже, чем на контрольных территориях (Sluchyk et al., 2017). Для сосны обыкновенной было показано снижение митотического индекса при действии цинка, свинца и меди (Белоусов, 2011). У проростков семян *Pinus pallasiana* из гг. Мариуполя (загрязнение преимущественно выбросами металлургической промышленности), Новоамвросиевки (загрязнение выбросами крупнейшего в Европе цементного завода), Донецка (загрязнение выхлопными газами автотранспорта и выбросами металлургического завода), Кривого Рога (Первомайский железорудный отвал горно-обогатительного комбината “Северный”) максимальное количество патологий митоза отмечалось у проростков из района Криворожских рудных отвалов и Донецкого металлургического завода, где почва и воздух загрязнены тяжелыми металлами (Korshikov et al., 2019). Таким образом, реакция показателя “митотический индекс” на поллютанты зависит от индивидуальных особенностей вида, природы и дозы воздействующего агента.

Значение митотического индекса ($2.7 \pm 0.4\%$ на пр. пл. 1 и $3.2 \pm 0.7\%$ на пр. пл. 2) оказалось ниже предела, установленного для дуба в Воронежской области (3.1–4.1%) (Калаев, 2009). Различий по данному показателю между исследуемыми городами не установлено. Также не было выявлено различий по данному показателю между территориями вблизи автомагистрали и в глубине лесного массива в г. Воронеж (Попова, 2014).

Распределение клеток по стадиям митоза не отличалось на экспериментальных площадках. У семенного потомства деревьев дуба черешчатого отмечено преобладание клеток на стадии профазы митоза, что характерно для данного вида (Калаев, 2009). Доля клеток на первой стадии митоза ($61.6 \pm 2.7\%$ на пр. пл. 1 и $58.7 \pm 2.1\%$ на пр. пл. 2) оказалась ниже предела, установленного в Воронежской области (67.9–76.7%) (Калаев, 2009). А.А. Поповой (2014) было показано увеличение доли клеток на стадии профазы у семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих вблизи автомагистралей.

Количество клеток на стадии метафазы митоза ($20.1 \pm 1.7\%$ на пр. пл. 1 и $20.7 \pm 1.2\%$ на пр. пл. 2) было выше предела, установленного для дуба черешчатого, произрастающего в Воронежской области (10.7–16.2%) (Калаев, 2009). Для деревьев дуба, произрастающих в г. Воронеже вблизи 9-го км Задонского шоссе, в 2007 г. данный показатель оказался ниже, чем для деревьев, произрастаю-

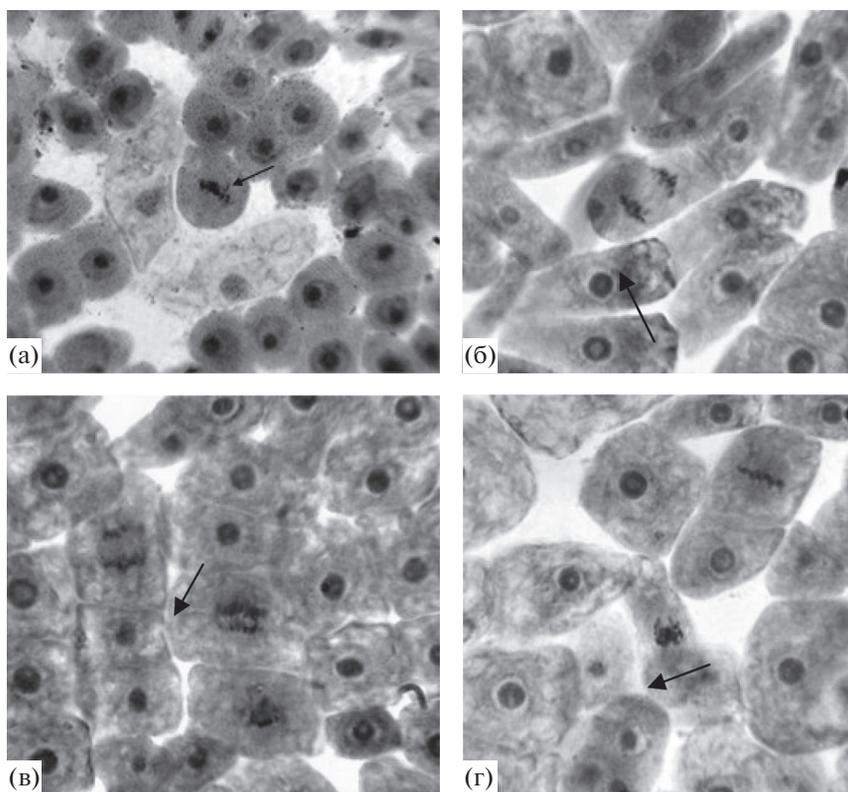


Рис. 1. Патологии митоза в клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. а – отставание хромосом в метакинезе; б – отставание хромосом в анафазе; в – мост в анафазе; г – агглютинация хромосом в профазе.

щих в глубине лесного массива, в то время как в 2012 г. различия между территориями вблизи автомагистрали (491 км автотрассы Москва–Воронеж) и в глубине лесного массива отсутствовали (Попова, 2014).

Доля клеток на стадии ана-телофазы митоза ($18.4 \pm 1.5\%$ на пр. пл. 1 и $20.6 \pm 1.3\%$ на пр. пл. № 2) была выше предела, установленного для дуба черешчатого в Воронежской области (10.7–16.7%) (Калаев, 2009). В исследованиях, проведенных в г. Воронеже в 2007 г., не установлено различий по данному показателю между территориями с разным уровнем антропогенного загрязнения, в то время как в 2012 г. отмечено повышение числа клеток на стадии ана-телофазы у проростков семян, собранных с территории в глубине лесного массива, по сравнению с территорией вблизи автомагистрали (Попова, 2014).

В клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих в г. Москве, встречались такие нарушения митоза как отставание хромосом в метафазе и анафазе митоза, мосты, агглютинация хромосом в профазе митоза (рис. 1).

Между изученными экспериментальными территориями не установлено различий по уровню патологий митоза.

На пр. пл. 1 среднее значение уровня патологий митоза составило $11.5 \pm 1.2\%$, на пр. пл. 2 – $11.3 \pm 1.1\%$. Величина данного показателя оказалась значительно выше предела, установленного для дуба черешчатого в Воронежской области (0.8–2.0%) (Калаев, 2009), что, возможно, обусловлено большей концентрацией тяжелых металлов в почве г. Москвы (Кулакова и др., 2017). При проведении цитогенетических исследований в г. Воронеже в 2007 г. не было установлено различий между территориями с разным уровнем антропогенного влияния (Попова, 2014).

По данным других авторов, различные типы загрязнителей стимулируют нарушения нормального протекания митоза в клетках растений. Так, было показано, что свинец приводит к увеличению количества патологий митоза у сосны обыкновенной (Белоусов, 2011). Повышенный уровень хромосомных aberrаций в кончиках корней проростков дуба черешчатого был обнаружен при воздействии повышенных концентраций CO_2 ,

H₂S и SO₂ в Тоскане (Италия) (Grill et al., 2004). В клетках апикальной меристемы рудиментарных листьев тополей, произрастающих в городской среде (г. Ивано-Франковск (Украина)), было обнаружено повышение частоты хромосомных aberrаций (до 4 раз) по сравнению с контрольным участком. Данные биомаркеров умеренно коррелировали с повышенными (до 4 раз) концентрациями Ni, Zn, Pb, Cd и Cu в вегетативных тканях. Максимальное увеличение числа хромосомных aberrаций (в 7 раз) было зафиксировано у тополей, произрастающих на промышленной окраине города вблизи крупного цементного завода, вероятно, вследствие загрязнения цементом и твердыми частицами асбеста (Sluchuk et al., 2017). У семенного потомства ели Тянь-Шаньской (*Picea schrenkiana* subsp. *Tianschanica*) произрастающей в г. Бишкек, наблюдалась высокая частота встречаемости нарушений митоза (3.95%) по сравнению с контрольной популяцией (0.53%), по-видимому, обусловленная адаптацией и реакцией на условия антропогенного и техногенного загрязнения городской среды (Качыбекова, Чекиров, 2020).

В спектре патологий митоза на обеих экспериментальных площадках преобладали отставания хромосом в метафазе. Полученные результаты согласуются с данными, полученными другими исследователями в г. Воронеже (Калаев, 2009; Попова, 2014). Доля отставаний хромосом в метакинезе и анафазе оказалась выше нормы, установленной для дуба черешчатого в Воронежской области (49.0–61.9 и 2.8–8.6% соответственно), в то время как доля мостов и агглютинаций хромосом была ниже (20.5–31.9 и 5.0–12.4% соответственно) (Калаев, 2009).

В г. Орел в экологически чистых районах (парках) в 2009 г. доля клеток апикальной меристемы почек с микроядрами составила у липы 3.8%, у тополя 2.5%, в 2012 г. – 4.3% и 3.1%, в 2015 г. – 5.1% и 3.6% соответственно. Доля клеток с микроядрами в районах со средней антропогенной нагрузкой (скверы) была достоверно выше: в 2009 г. – 9.2% у липы, 7.1% у тополя, в 2012 г. – 10.3% и 9.7%, в 2015 г. – 13.1% и 18.6% соответственно. В уличных насаждениях вдоль автомагистралей, подвергающихся интенсивному антропогенному воздействию, уровень клеток с микроядрами был значительно выше: в 2009 г. – 22.1% у липы, 17.2% у тополя; в 2012 г. – 24.3% и 18.3%; в 2015 г. – 29.4% и 19.2% соответственно. Уровень протрузий в клетках апикальной меристемы почек у липы и тополя в парках составил 1.1% и 0.98% соответственно; в скверах – 2.8% и 1.9%, у автомобильных магистралей города 7.3% и 5.2% (Ладнова и др., 2017). В Ленинградской об-

ласти в импактных популяциях сосны наблюдался более высокий по сравнению с контролем уровень геномных нарушений, характерный для действия тяжелых металлов (доля aberrантных клеток – 0.60%, хроматидных (одиночных) фрагментов и мостов – 29.33%; хромосомных (двойных) фрагментов и мостов – 47.24%; отставаний хромосом и трехполюсных митозов – 23.43%), а в районах радиоактивного загрязнения от аварии на Чернобыльской АЭС в популяциях сосны был выявлен более высокий по сравнению с контролем уровень хромосомных нарушений, характерных для действия ионизирующих излучений (доля aberrантных клеток – 0.74%, хроматидных (одиночных) фрагментов и мостов – 13.27%; хромосомных (двойных) фрагментов и мостов – 34.69%; отставаний хромосом и трехполюсных митозов – 52.04%). (Васильев и др., 2020)

Таким образом, в ходе исследования установлено, что деревья дуба черешчатого, произрастающие в г. Москве, отличаются по своим цитогенетическим показателям от деревьев дуба черешчатого и древесных растений других видов, произрастающих в г. Воронеже и других регионах Евразии и Европы. Такие показатели, как митотический индекс, доля клеток на стадии профазы и метафазы митоза, были ниже пределов, установленных в Воронежской области; другие (уровень патологий митоза, доля клеток на стадиях мета-, ана-, телофазы митоза) оказались выше. Это может быть связано с погодными-климатическими и почвенными условиями и разным содержанием тяжелых металлов в почве городов.

В клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих в г. Москве, встречались ядрышки следующих типов: “кора-сердцевина”, “кора-сердцевина с вакуолью”, вакуолизированные и компактные (рис. 2).

Установлено влияние фактора “территория”, фактора “дерево” и их совместное воздействие на многие ядрышковые характеристики дуба (табл. 1).

Преобладающим типом ядрышек на исследуемых территориях были ядрышки типа “кора-сердцевина с вакуолью”. Этот же тип ядрышек превалировал у дуба черешчатого в г. Воронеже независимо от степени загрязненности территории (Попова, 2014).

На пр. пл. 1 доля клеток с данным типом ядрышек была меньше, чем на пр. пл. 2 (55.2 ± 1.0 и $58.2 \pm 1.0\%$ соответственно, различия достоверны ($P < 0.05$)). В г. Воронеже этот тип ядрышек реже встречался у проростков в глубине лесного массива по сравнению с территорией у автомагистрали. Величина данного показателя у дуба черешча-

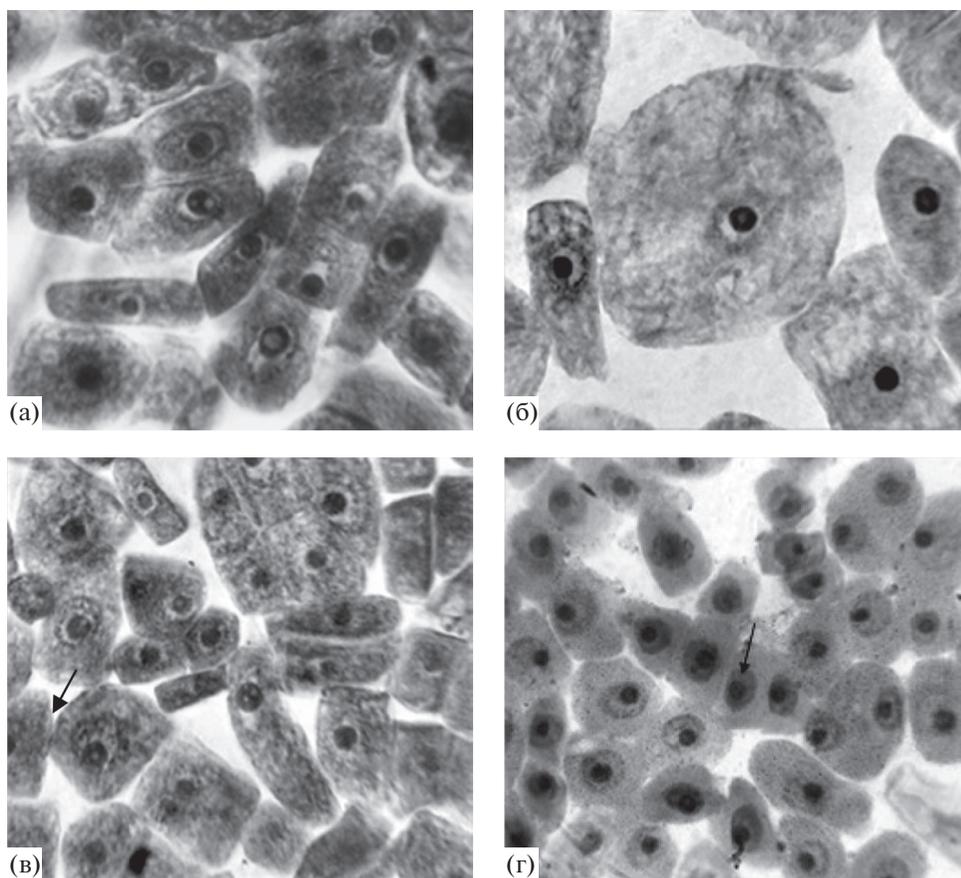


Рис. 2. Типы ядрышек в клетках апикальной меристемы корня проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. а – кора–сердцевина; б – кора–сердцевина с вакуолью; в – вакуолизированное; г – компактное.

Таблица 1. Влияние фактора “месторасположение” и фактора “дерево” на ядрышковую активность семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Показатель ядрышковой активности		Сила влияния фактора, %		
		“месторасположение”	“дерево”	“месторасположение”+ + “дерево”
Доля	Ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	7.1***	Нет	Нет
	Ядрышек типа “кора-сердцевина”, %		Нет	Нет
	Вакуолизированных ядрышек, %	6.9***	Нет	Нет
	Компактных ядрышек, %		Нет	Нет
Площадь поверхности	Одиночных ядрышек, мкм ²	7.2***	6.4***	6.8**
	Ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	7.2***	6.7**	6.5***
	Ядрышек типа “кора-сердцевина”, мкм ²	7.1***	6.3***	7.2*
	Вакуолизированных ядрышек, мкм ²	7.2*	Нет	Нет
	Компактных ядрышек, мкм ²		Нет	Нет
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	7.2***	7.1*	7.1*
	С двумя ядрышками в ядре, %	Нет	6.7**	Нет

* – влияние фактора достоверно ($P < 0.05$); ** – влияние фактора достоверно ($P < 0.01$); *** – влияние фактора достоверно ($P < 0.001$); нет – нет влияния фактора на отклик.

того в г. Воронеже в зависимости от территории исследования и года проведения исследования колебалась от 48.2 ± 3.8 до $78.9 \pm 2.3\%$ (Попова, 2014).

Реже встречались компактные ядрышки. Различия между территориями по частоте встречаемости компактных ядрышек выявлены не были. А.А. Поповой (2014) было показано, что на территории вблизи автомагистрали меньше компактных ядрышек, а в глубине лесного массива – вакуолизированных.

На пр. пл. 1 доля клеток с компактными ядрышками составила $1.2 \pm 0.2\%$, на пр. пл. 2 – $0.8 \pm 0.2\%$. Данный показатель в г. Воронеже в разные годы проведения исследований и в зависимости от степени загрязненности обследуемых территорий колебался от 0.3 ± 0.2 до $2.6 \pm 1.7\%$ (Попова, 2014). Различий между деревьями на каждой экспериментальной территории выявлено не было.

Доля клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина” на пр. пл. 1 составляла $41.6 \pm 1.1\%$, на пр. пл. 2 – $40.0 \pm 1.0\%$. Различия между территориями не установлены. В г. Воронеже данный показатель изменялся от 19.3 ± 2.0 до $47.1 \pm 4.4\%$ в зависимости от территории и года проведения исследований (Попова, 2014).

Не установлено различий между исследуемыми территориями по доле клеток с вакуолизированными ядрышками. Среднее значение указанного показателя на пр. пл. 1 было $2.0 \pm 0.5\%$, на пр. пл. 2 – $1.1 \pm 0.2\%$. Величина данного показателя для дуба черешчатого, произрастающего в г. Воронеже, варьировала от 0.4 ± 0.1 до $3.6 \pm 2.7\%$ в зависимости от года и территории исследования (Попова, 2014).

У проростков семян *Pinus pallasiana* из гг. Мариуполя, Новоамвросиевки, Донецка, Кривого Рога высокая ядрышковая активность отмечалась у проростков из района Криворожских рудных отвалов и Донецкого металлургического завода (Korshikov et al., 2019).

Площадь поверхности одиночных ядрышек на пр. пл. 1 (53.5 ± 0.5 мкм²) была ниже, чем на пр. пл. 2 (60.6 ± 2.1 мкм²), различия достоверны ($P < 0.01$). Ранее в г. Воронеже было показано, что у деревьев, произрастающих на территории с значительной антропогенной нагрузкой, площадь поверхности одиночных ядрышек ниже по сравнению с деревьями, произрастающими на загрязненной территории. Это явление можно объяснить угнетением (депрессией) ядрышковой активности на исследуемых территориях. Исследуемый критерий в г. Москве оказался ниже средних значений, установленных в г. Воронеже (от $75.6 \pm$

± 3.7 до 99.5 ± 2.0 мкм²) (Попова, 2014). Это свидетельствует об угнетении метаболической активности под воздействием загрязнения (Карпова и др., 2006).

Площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью” была выше на пр. пл. 2 (61.9 ± 2.0 мкм²) по сравнению с пр. пл. 1 (54.4 ± 0.6 мкм²), различия достоверны ($P < 0.01$). А.А. Попова (2014) показала, что более высокая площадь поверхности ядрышек данного типа отмечается на территории вблизи автомагистрали. Данный показатель не выходил за пределы значений, установленных в г. Воронеже в разные годы проведения исследований на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения (от 48.2 ± 3.8 до 78.9 ± 2.3 мкм²) (Попова, 2014).

Площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина” оказался выше на пр. пл. 2 (58.8 ± 2.2 мкм²) по сравнению с пр. пл. 1 (51.9 ± 0.6 мкм²), различия достоверны ($P < 0.01$). Полученные данные согласуются с результатами исследований А.А. Поповой (2014), показавшей, что более высокая площадь поверхности ядрышек данного типа отмечается в глубине лесного массива по сравнению с территорией вблизи автомагистрали. Данный показатель оказался ниже значений, установленных в г. Воронеже в разные годы проведения исследований на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения (от 65.0 ± 2.7 до 87.0 ± 1.8 мкм²) (Попова, 2014).

Площадь поверхности вакуолизированных ядрышек не различалась у деревьев в зависимости от территории произрастания и составила для пр. пл. 1 62.0 ± 2.2 мкм², для пр. пл. 2 – 65.6 ± 3.3 мкм². В ранее выполненных исследованиях дуба черешчатого, произрастающего в г. Воронеже, было установлено увеличение площади поверхности данного типа ядрышек в глубине лесного массива (2012 г.) или на территории вблизи автомагистрали (2007 г.) (Попова, 2014). Полученные значения исследуемого показателя попадали в пределы, описанные в работе А.А. Поповой (2014) (от 48.7 ± 8.3 до 95.0 ± 10.8 мкм²).

Площадь поверхности компактных ядрышек не различалась между исследуемыми территориями и составила для пр. пл. 1 41.1 ± 1.7 мкм², для пр. пл. 2 46.7 ± 3.3 мкм². В ранее выполненных исследованиях дуба черешчатого, произрастающего в г. Воронеже, установлено увеличение площади поверхности данного типа ядрышек в глубине лесного массива, по сравнению с территорией вблизи автомагистрали (Попова, 2014). Полученные величины площади поверхности компактных ядрышек

попадали в пределы, установленные А. А. Поповой (2014) (от 32.3 ± 8.8 до 59.7 ± 2.6 мкм²).

У деревьев дуба черешчатого, произрастающих на пр. пл. 1, были обнаружены клетки с остаточными ядрышками на стадии метафазы митоза ($1.0 \pm 0.6\%$) (рис. 3). Полученная величина частоты встречаемости клеток с остаточными ядрышками оказалась ниже предела, обнаруженного при проведении цитогенетических исследований в Воронежской области (7.8–19.4%) (Калаев, 2009).

У исследуемых деревьев были обнаружены клетки с двумя ядрышками в ядре. На пр. пл. 2 этот показатель был выше ($1.1 \pm 0.1\%$), чем на пр. пл. 1 ($0.7 \pm 0.1\%$), различия достоверны ($P < 0.05$). Уровень клеток с двумя ядрышками оказался ниже нормы, установленной для деревьев дуба черешчатого, произрастающих в Воронежской области (2.4 – 3.8%) (Калаев, 2009).

Таким образом, установлено, что доля клеток с разным типом ядрышек и площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, вакуолизированных и компактных совпадают с аналогичными характеристиками, полученными для деревьев дуба, произрастающих в г. Воронеж. В то же время площадь поверхности одиночных ядрышек и ядрышек типа “кора-сердцевина”, частота встречаемости клеток с остаточными ядрышками на стадии метафазы митоза и частота встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре оказались ниже пределов, установленных для дуба черешчатого в Воронежской области.

На основании проведенных исследований можно установить пределы изменчивости цитогенетических показателей для деревьев дуба черешчатого, произрастающих на исследуемых территориях г. Москве (табл. 2).

Была установлена высокая изменчивость некоторых показателей семенного потомства деревьев дуба черешчатого в г. Москве: митотического индекса, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, уровня патологий митоза, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, распределения клеток по стадиям митоза, частоты встречаемости клеток с остаточными ядрышками, двумя ядрышками в ядре, долей клеток с вакуолизированными и компактными ядрышками (табл. 3). Данное обстоятельство свидетельствует о генетической гетерогенности семенного потомства дуба черешчатого.

Используя метод кластерного анализа, удалось выделить группы с разным уровнем устойчивости генетического аппарата: мутабельная, слабомутабельная, промежуточные группы (рис. 4, 5). Как и во всех исследованиях, посвященных цитогенетическому полиморфизму (Калаев и др., 2010;

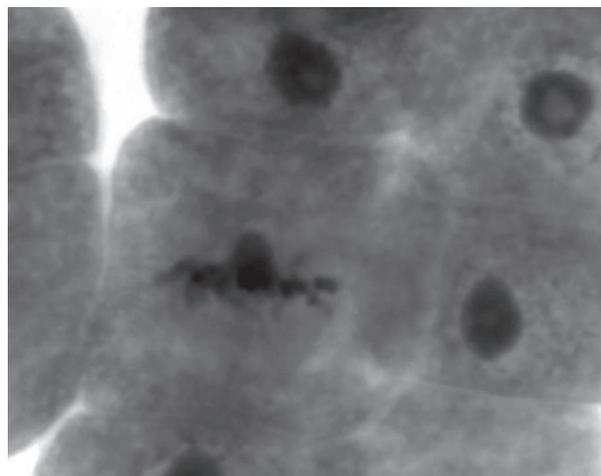


Рис. 3. Клетка с остаточным ядрышком на стадии метафазы митоза в апикальной меристеме корня проростка семенного потомства дерева дуба черешчатого, произрастающего на опытной территории с высоким антропогенным загрязнением в г. Москве.

Карпова, 2011; Попова, 2014), выделение групп было основано на величине уровня патологий митоза: в мутабельной – максимальный, в слабомутабельной – минимальный. На пр. пл. 1 было выделено 3 группы, на пр. пл. 2 – 5 групп. В исследованиях А.А. Поповой (2014) среди проростков желудей дуба, произрастающего у автомагистрали, было выделено 4 группы, в глубине лесного массива – 3.

Установлено влияние факторов “месторасположение”, “группа” и их совместное влияние на показатели митотической и ядрышковой активности (табл. 4).

В мутабельной группе на двух экспериментальных территориях отмечалось снижение доли клеток на стадии ана-телофазы митоза, увеличение частоты встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре по сравнению со слабомутабельной группой (различия достоверны ($P < 0.01$)).

В мутабельной группе на пр. пл. 1 отмечалось снижение площади поверхности компактных ядрышек по сравнению с другими группами, различия достоверны ($P < 0.05$). В данной группе установлено снижение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина с вакуолью”, повышение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина” и площади поверхности вакуолизированных ядрышек по сравнению со слабомутабельной группой, различия достоверны ($P < 0.05$). Показатель митотической активности в мутабельной группе оказался ниже, чем в промежуточной, различия достоверны ($P < 0.01$). Такие показатели, как доля клеток на стадии метафазы митоза, доля вакуолизированных ядрышек, площадь поверхности оди-

Таблица 2. Пределы изменчивости цитогенетических показателей у семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель		Предел варьирования	
		Свободный проспект (опыт)	Терлецкий парк, контроль
Митотический индекс, %		[5.54–7.48]	[6.59–9.27]
Уровень патологий митоза, %		[10.06–13.86]	[9.23–13.37]
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	[56.26–66.96]	[54.54–62.76]
	Метафазы митоза, %	[16.77–23.33]	[18.4–23.08]
	Анафазы-телофазы митоза, %	[15.32–21.4]	[17.96–23.28]
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	[0–2.16]	
	С несколькими ядрышками в ядре, %	[0.38–0.94]	[0.77–1.33]
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	[53.12–57.24]	[56.09–60.21]
	Типа “кора-сердцевина”, %	[37.45–43.83]	[37.99–41.91]
	Вакуолизированных, %	[1.01–2.95]	[0.65–1.51]
	Компактных, %	[0.79–1.61]	[0.49–1.15]
Площадь поверхности	Одиночных ядрышек, мкм ²	[52.45–54.61]	[56.45–64.69]
	Ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	[53.15–55.69]	[57.82–65.94]
	Ядрышек типа “кора-сердцевина”, мкм ²	[50.67–53.03]	[54.41–63.11]
	Вакуолизированных ядрышек, мкм ²	[57.64–66.3]	[58.9–72.22]
	Компактных ядрышек, мкм ²	[37.72–44.54]	[39.81–53.49]

Таблица 3. Коэффициент вариации (С.В. (%)) цитогенетических показателей проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель		Пр. пл. 1	Пр. пл. 2
Митотический индекс, %		48.4	55.0
Уровень патологий митоза, %		68.2	59.6
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	28.2	22.8
	Метафазы митоза, %	53.2	36.7
	Анафазы-телофазы митоза, %	53.8	42.0
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	357.3	
	С несколькими ядрышками в ядре, %	137.9	84.8
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	12.1	11.5
	Типа “кора-сердцевина”, %	17.1	15.9
	Вакуолизированных, %	158.9	129.6
	Компактных, %	110.0	132.9
Площадь поверхности ядрышек	Одиночных, мкм ²	6.5	22.1
	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	7.6	21.3
	Типа “кора-сердцевина”, мкм ²	7.4	24.1
	Вакуолизированных, мкм ²	18.6	25.5
	Компактных, мкм ²	21.7	34.3

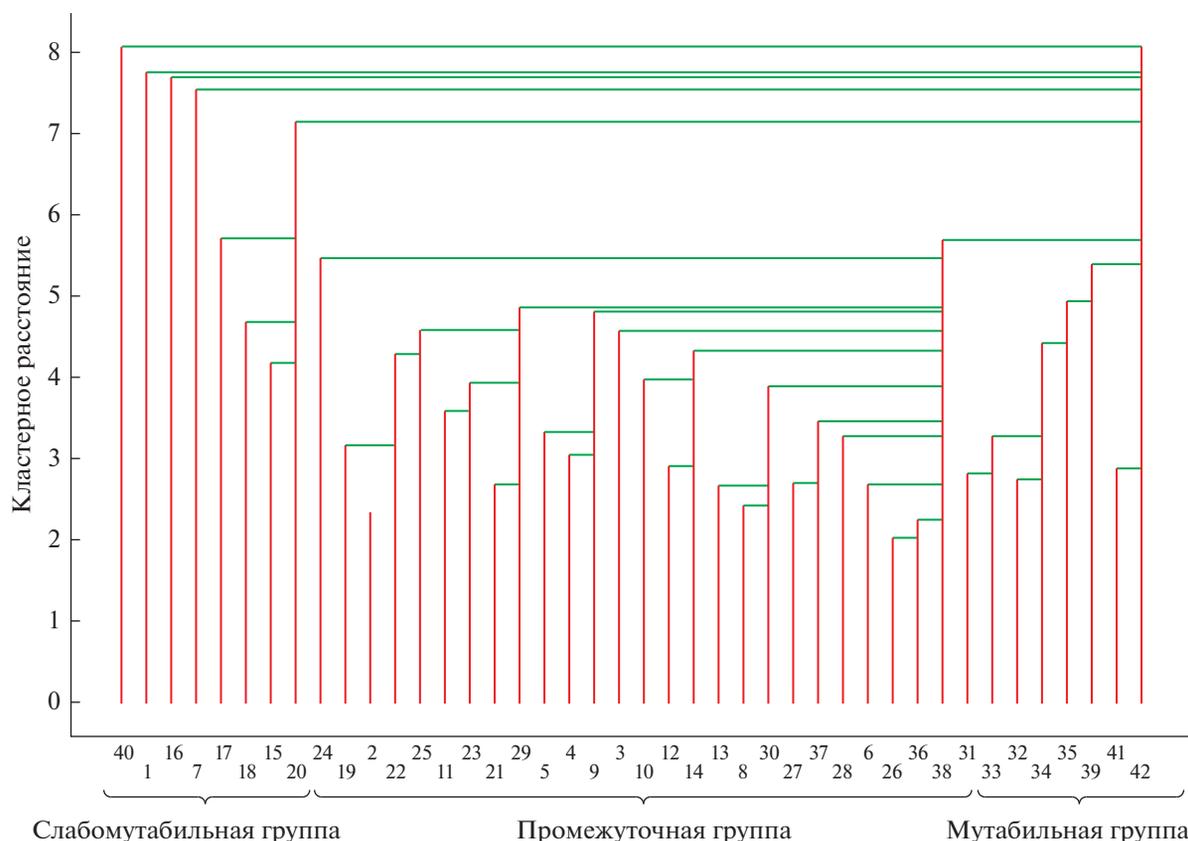


Рис. 4. Дендрограмма кластерных расстояний между проростками семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на пробной площадке № 1, построенная на основании их цитогенетических показателей.

Таблица 4. Влияние фактора “месторасположение” и фактора “группа” на цитогенетические показатели семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель		Сила влияния фактора, %		
		“месторасположение”	“группа”	“месторасположение” + “группа”
Митотический индекс, %		7.1*	6.7**	Нет
Уровень патологий митоза, %		Нет	6.4***	5***
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	Нет	Нет	6.6**
	Метафазы митоза, %	Нет	6.9*	Нет
	Анафазы-телофазы митоза, %	Нет	Нет	6.1***
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками, %	7.1***	6.9**	6.9**
	С несколькими ядрышками в ядре, %	7.1***	6.7**	6.6**
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	Нет	Нет	6.1***
	Типа “кора-сердцевина”, %	7.1**	Нет	5.3***
	Вакуолизированных, %	Нет	6.7**	Нет
	Компактных, %		Нет	
	Одиночных, мкм ²	7.0***	7.0*	Нет
Площадь поверхности ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	7.0***	7.0*	Нет
	Типа “кора-сердцевина”, мкм ²	7.1***	6.9**	Нет
	Вакуолизированных, мкм ²	Нет	Нет	6.8**
	Компактных, мкм ²	Нет	Нет	6.8**

* Влияние фактора достоверно ($P < 0.05$); ** – влияние фактора достоверно ($P < 0.01$); *** – влияние фактора достоверно ($P < 0.001$); нет – нет влияния фактора на отклик.

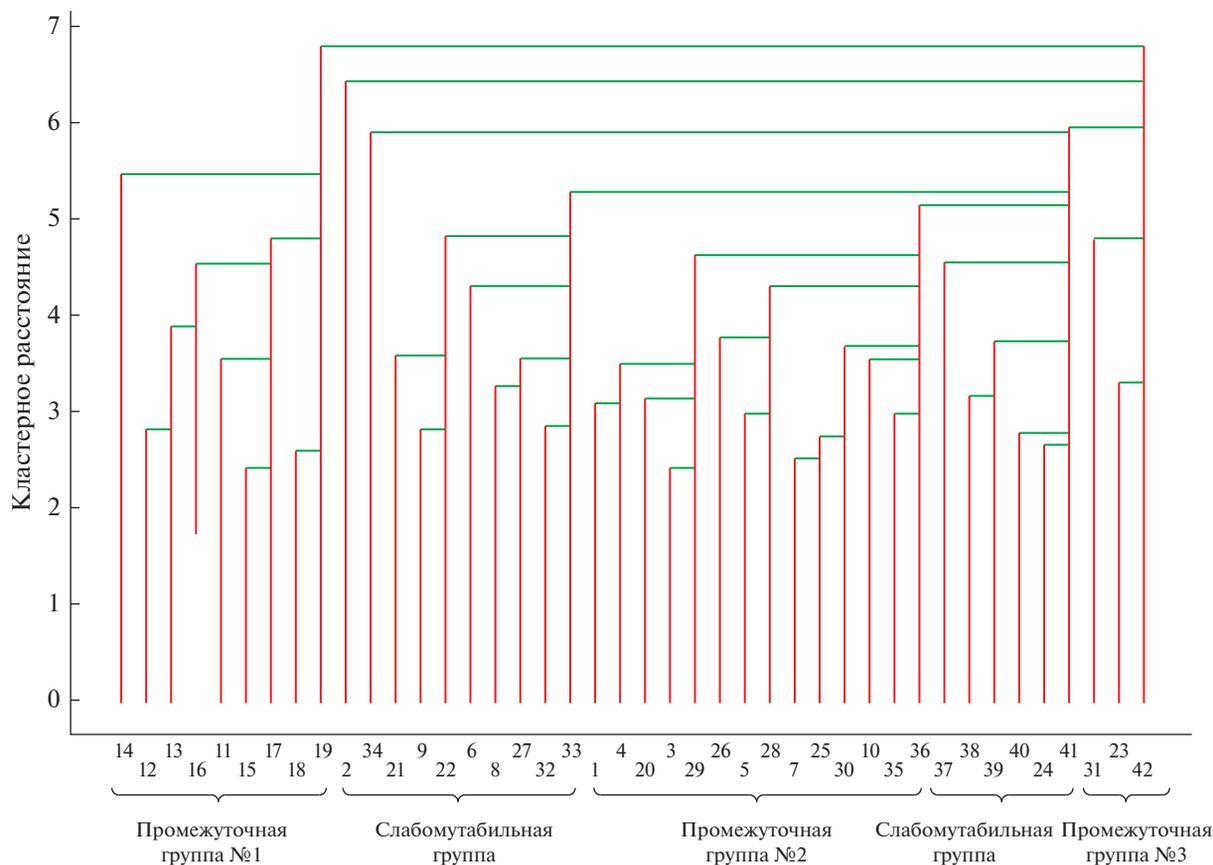


Рис. 5. Дендрограмма кластерных расстояний между проростками семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на пробной площадке № 2, построенная на основании их цитогенетических показателей.

ночных ядрышек, площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина” были выше в мутабельной, чем в промежуточной группе. Для мутабельной группы проростков на пр. пл. 2 был характерен низкий показатель митотического индекса, подсчитанного с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, доли клеток на стадии ана-телофазы митоза по сравнению со слабомутабельной группой, различия достоверны ($P < 0.05$). Однако в данной группе показатель частоты встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре и доли клеток с компактными ядрышками были выше, различия достоверны ($P < 0.05$). По сравнению с промежуточными группами здесь отмечалось повышение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина с вакуолью”, площади поверхности вакуолизированных ядрышек и снижение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина”, различия достоверны ($P < 0.05$).

В мутабельной группе отмечалось возрастание митотического индекса, подсчитанного с учетом клеток на стадии профазы митоза, на пр. пл. 2

($6.3 \pm 0.5\%$) по сравнению с пр. пл. 1 ($5.0 \pm 0.3\%$), различия достоверны ($P < 0.01$).

По остальным показателям митотической активности (митотический индекс, подсчитанный без учета клеток на стадии профазы митоза, уровень нарушений митоза, подсчитанный с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, распределение клеток по разным стадиям митоза) не установлено различий между экспериментальными территориями.

У проростков, входящих в мутабельную группу, на пр. пл. 2 отмечалось увеличение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина с вакуолью”, уменьшение доли клеток с ядрышками типа “кора-сердцевина” и площади поверхности вакуолизированных ядрышек по сравнению с пр. пл. 1, различия достоверны ($P < 0.05$). Также на пр. пл. 2 спектр нарушений митоза был шире, чем на пр. пл. 1. В спектре наибольшее число нарушений приходилось на отставание хромосом в метакинезе, а наименьшее — на мосты.

На пр. пл. 2 наблюдалось повышение митотического индекса, подсчитанного с учетом клеток на стадии профазы митоза, различия достоверны

Таблица 5. Пределы изменчивости цитогенетических показателей в выделенных группах проростков семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве

Цитогенетический показатель	Мутабельная группа		Слабомутабельная группа	
	Сильно-загрязненная территория	Слабо-загрязненная территория	Сильно-загрязненная территория	Слабо-загрязненная территория
Митотический индекс, %	[4.2–5.8]	[5.0–7.7]	[2.2–6.4]	[6.4–14.9]
Уровень патологий митоза, %	[14.0–27.7]	[15.1–28.4]	[3.8–14.3]	[5.2–8.8]
Доля клеток на стадии	Профазы митоза, %	[50.3–70.9]	[48.7–67.5]	[23.5–65.2]
	Метафазы митоза, %	[15.9–34.9]	[16.4–32.7]	[14.2–39.7]
	Анафазы-телофазы митоза, %	[7.8–20.2]	[12.6–22.2]	[18.3–39.2]
Частота встречаемости клеток	С остаточными ядрышками на стадии мета-, ана-, телофазы митоза, %	Не обнаружены	Не обнаружены	[0–10.7]
	С несколькими ядрышками в ядре, %	[0.03–2.7]	[0.8–2.1]	[0–0.9]
Доля ядрышек	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, %	[48.7–58.3]	[56.3–66.2]	[55.1–68.3]
	Типа “кора-сердцевина”, %	[38.1–46.8]	[31.0–41.7]	[26.1–40.0]
	Вакуолизированных, %	[1.5–5.3]	[1.0–1.4]	[0–8.8]
	Компактных, %	[0–1.8]	[0–1.1]	[0.1–3.3]
Площадь поверхности ядрышек	Одиночных, мкм ²	[54.1–54.1]	[54.5–57.4]	[49.0–58.4]
	Типа “кора-сердцевина с вакуолью”, мкм ²	[54.3–58.4]	[54.9–57.1]	[49.3–60.6]
	Типа “кора-сердцевина”, мкм ²	[51.9–57.7]	[52.5–59.5]	[47.7–55.3]
	Вакуолизированных, мкм ²	[61.6–74.1]	[55.3–64.7]	[47.8–66.8]
	Компактных, мкм ²			[26.1–46.4]

($P < 0.01$). По остальным показателям различий между территориями не было выявлено. В спектрах преобладали отставания хромосом в метакинезе.

На пр. пл. 2 в двух из трех промежуточных групп проростков отсутствовала агглютинация хромосом в профазе.

Наибольшее число проростков вошло в промежуточную группу. В работе А.А. Поповой (2014) был получен такой же результат. На пр. пл. 1 мутабельная и слабомутабельная группы оказались одинакового объема.

Таким образом, в результате проведенных исследований можно установить пределы варьирования цитогенетических показателей в выделенных группах проростков семян дуба черешчатого, собранных на территориях с различной антропогенной нагрузкой в г. Москве (табл. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Установлены показатели и пределы изменчивости пролиферативной активности (митотиче-

ской активности, долей клеток на разных стадиях митоза, уровня и спектров нарушений митоза) и ядрышковых характеристик (площади поверхности одиночных ядрышек, частоты встречаемости клеток с различными типами ядрышек, частоты встречаемости клеток с остаточным ядрышком на стадии мета-, ана-, телофазы митоза) у семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на опытных территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения в г. Москве. Проведено сравнение установленных цитогенетических показателей с ранее выявленными в Воронежской области. Показано, что митотический индекс, подсчитанный с учетом клеток на стадии профазы митоза, доля клеток на стадии профазы митоза были ниже пределов, установленных в Воронежской области, уровень патологий митоза, подсчитанный с учетом и без учета клеток на стадии профазы митоза, доля клеток на стадиях метафазы, ана-, телофазы митоза оказались выше.

2. Установлено, что доля клеток с разным типом ядрышек и площадь поверхности ядрышек типа “кора-сердцевина с вакуолью”, вакуолизи-

рованных и компактных ядрышек не отличаются у деревьев дуба, произрастающих в г. Москве и Воронеже. В то же время площадь поверхности одиночных ядрышек и ядрышек типа “кора-сердцевина”, частота встречаемости клеток с остаточными ядрышками на стадии метафазы митоза и частота встречаемости клеток с двумя ядрышками в ядре в г. Москве оказались ниже пределов, установленных для деревьев дуба черешчатого в Воронежской области.

3. Выявлен полиморфизм цитогенетических показателей семенного потомства деревьев дуба черешчатого, произрастающих на обследованных территориях г. Москвы. На более загрязненной территории выявлено 3 группы проростков, а на контрольной – 5 групп проростков по стабильности генетического материала: “мутабильная”, “слабомутабельная” и промежуточные. Описаны цитогенетические характеристики проростков, входящих в выделенные группы. В “мутабильной” группе отмечено высокое значение уровня патологий митоза и отсутствие клеток с остаточными ядрышками. “Слабомутабельная” группа характеризуется низким значением числа патологий митоза.

4. Семенное потомство из слабомутабельной группы может использоваться для создания лесонасаждений, семенное потомство из мутабельной группы – послужить материалом для лесной селекции.

5. Для целей мониторинга в качестве контроля следует использовать показатели, полученные для данного вида растений на данной территории, поскольку результаты, полученные на разных видах растений в разных регионах, могут заметно отличаться.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алов И.А. Патология митоза (формы патологии, классификация, количественная характеристика) // Вестник АМН СССР. 1965. № 11. С. 58–66
- Белоусов М.В. Влияние тяжелых металлов на цитогенетическую изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.): Дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2011. 160 с.
- Бурменко Ю.В., Баранова Т.В., Калаев В.Н., Сорокопудов В.Н. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства интродуцентов на примере *Rhododendron ledebourii* Rojark // Turczaninowia. 2018. Т. 21. № 1. С. 164–173.
- Васильев Д.В., Дикарева Н.С., Гераськин С.А. Многолетние исследования популяций сосны обыкновенной из районов с разным уровнем и спектром антропогенного загрязнения // Тенденции развития науки и образования. 2020. № 64-1. С. 81–88.
- Грушевская И.В., Игнатова А.Н., Малыш Ю.М., Трепашко Л.И., Токарев Ю.С., Фролов А.Н. Генетический полиморфизм природных изолятов *Nosema pyrausta* (*microsporidia: nosematidae*) // Экологическая генетика. 2017. № 1. С. 38–43.
- Гультяева Е.И., Казарцев И.А., Шайдаюк Е.Л. Молекулярно-генетический полиморфизм *Puccinia triticea* в Южном Дагестане – центре совместной эволюции возбудителя бурой ржавчины и пшеницы // Генетика. 2015. Т. 55. № 4. С. 390–397.
- Калаев В.Н. Цитогенетические реакции лиственных древесных растений на стрессовые условия и перспективы их использования для оценки генотоксичности окружающей среды: Дис. ... д-ра биол. наук (спец. 03.02.07, 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2009. 414 с.
- Калаев В.Н., Попова А.А. Цитогенетические характеристики и морфологические показатели семенного потомства деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), произрастающих на территориях с разным уровнем антропогенного загрязнения // Вестник ВГУ. Серия химия, биология, фармация. 2014. № 4. С. 63–72.
- Калаева Е.А., Артюхов В.Г., Калаев В.Н. Теоретические основы и практическое применение математической статистики в биологических исследованиях и образовании. Воронеж: Издательский дом ВГУ, 2016. 282 с.
- Калаев В.Н., Артюхов В.Г., Попов В.Н., Игнатова И.В. Цитогенетический полиморфизм семенного потомства сосны обыкновенной на востоке Воронежской области // Лесоведение. 2010. № 4. С. 56–65.
- Калинина Е.А., Винокурова Н.В. Особенности хромосомного полиморфизма *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) из озера Чайка национального парка “Куршская коса” // Экологическая генетика. 2017. Т. 15. № 3. С. 27–33.
- Карпова С.С. Влияние антропогенного загрязнения на цитогенетический полиморфизм семенного потомства березы повислой (*Betula pendula* Roth) в естественных и искусственных древостоях: Дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.07, 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2011. 149 с.
- Карпова С.С., Калаев В.Н., Артюхов В.Г., Трофимова В.А., Осташкова Л.Г., Савко А.Д. Использование морфологических характеристик ядрышек клеток корней проростков березы повислой для определения степени загрязнения окружающей среды // Известия РАН. Сер. биол. 2006. № 1. С. 86–94.
- Качыбекова А.К., Чекиров К.Б. Кариологические особенности ели Тянь-Шаньской (*Picea schrenkiana* subsp. *Tianschanica*) в условиях антропогенного загрязнения г. Бишкек // Электронный научный журнал “Universum: Химия и биология”. 2020. № 6(72). URL: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/9516>.
- Кулакова Н.Ю., Колесников А.В., Баранова Ю.А., Голубева М.В. Исследование адаптационных возможностей дуба черешчатого (*Quercus robur*) к автотранспортному загрязнению // Russian J. Agricultural & Socio-Economic Sciences. 2017. Т. 2. № 62. С. 239–249.
- Ладнова Г.Г., Федотова И.Э., Курочицкая М.Г., Силутина В.В. Цитогенетические изменения в клетках апикальной меристемы зеленых насаждений города в зависимости от уровня антропогенной нагрузки // Юг России: экология, развитие. 2017. Т. 12. № 3. С. 146–152.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк. 1990. 352 с.
- Нахаева В.И., Александрова Т.В., Рубцова А.В. Генетический полиморфизм в популяциях *Trifolium repens*,

произрастающих в различных условиях окружающей среды г. Омска // Успехи современного естествознания. 2015. № 1. С. 49–53.

Патент Российской Федерации № 2654605 МПК А01Н 1/04 (2006.01); А01Н 5/00 (2006.01). Способ оценки по цитогенетическим показателям качества семян *Rhododendron ledebourii* Rojark / Баранова Т.В., Калаев В.Н., Бурменко Ю.В.: заявитель и патентообладатель Воронежский государственный университет. — № 2016140096; заявл. 11.10.2016, опубл. 21.05.2018, Бюл. № 15. — 16 с.

Патент Российской Федерации № 2662650, МПК А01Н 1/04 (2006.01); А01Н 5/00 (2006.01). Способ отбора материнских растений *Rhododendron ledebourii* Rojark., продуцирующих семенное потомство с разным уровнем стабильности генетического материала / Баранова Т.В., Калаев В.Н., Бурменко Ю.В.: заявитель и патентообладатель Воронежский государственный университет. — № 2016139879, заявл. 10.10.2016, опубл. 26.07.2018, Бюл. № 21. — 13 с.

Патент Российской Федерации № 2681105, МПК А01Н 1/04 (2006.01). Способ отбора материнских растений *Picea pungens* Engelm., продуцирующих семенное потомство с разным уровнем стабильности генетического материала и лучшими морфометрическими показателями / Баранова Т.В., Калаев В.Н.: заявитель и патентообладатель Воронежский государственный университет. — № 2018114226, заявл. 17.04.2018, опубл. 04.03.2019, Бюл. № 7. — 7 с.

Попова А.А. Цитогенетический и морфологический полиморфизм дуба черешчатого семенного потомства

деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях антропогенного загрязнения (на примере г. Воронеж): Дис. ... степени канд. биол. наук (спец. 03.02.07, 03.02.08). Воронеж: ВГУ, 2014. 142 с.

ЧелдIZE П.В., Зацепина О.В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи современной биологии. 1988. Т. 105. № 2. С. 252–268.

Шейкина О.В., Криворотова Т.Н., Гладков Ю.Ф. Генетический полиморфизм и дифференциация семян сосны обыкновенной разных селекционных категорий по ISSR-маркерам // Лесотехнический журн. 2019. № 4. С. 15–24.

Grill D., Müller M., Tausz M., Strnad B., Wonisch A., Raschi A. Effects of sulphurous gases in two CO₂ springs on total sulphur and thiols in acorns and oak seedlings // Atmospheric Environment. 2004. V. 38. No. 23. P. 3775–3780.

Korshikov I., Belonozhko Y., Lapteva H. Cytogenetic abnormalities in seed progenies of *Pinus pallasiana* d. Don stands from technogenic polluted lands in the steppe of Ukraine // Ekologia (Bratislava). 2019. V. 38. № 2. P. 117–125.

Pavlica M., Besendorfer V., Roša J., Papeš D. The cytotoxic effect of wastewater from the phosphoric gypsum depot on common oak (*Quercus robur* L.) and shallot (*Allium cepa* var. ascalonicum) // Chemosphere. 2000. V. 41. № 10. P. 1519–1527.

Sluchyk V., Sluchyk I., Shyichuk A. Assessment of both environmental cytotoxicity and trace metal pollution using *Populus simonii* Carr. as a bioindicator // Environmental Monitoring & Assessment. 2017. V. 186. P. 6645–6650.

Cytogenetic Polymorphism of the Common Oak's Seed Progeny under the Conditions of Anthropogenic Pollution's in Moscow

V. N. Kalaev^{1, *}, I. V. Ignatova¹, N. Yu. Kulakova², E. A. Kalaeva¹, and S. A. Eprintsev¹

¹Voronezh State University, Universitetskaya sq., 1, Voronezh, 394018 Russia

²Institute of Forest Science of the RAS, Sovetskaya st., 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030, Russia

*E-mail: Dr_Huixs@mail.ru

A cytogenetic study of the seed progeny of the common oak (*Quercus robur* L.) trees growing in various districts of Moscow with different levels of anthropogenic pollution was carried out. Indicators and variability limits of proliferative activity (mitotic activity, proportion of cells at certain stages of mitosis, level of mitosis failures) and nucleolar features (surface area of a single nucleolus, occurrence frequency of cells with different types of nucleoli, occurrence frequency of cells with residual nucleolus at the stage of meta-, ana, telophase of mitosis) of the seed progeny of the common oak. Polymorphism of cytogenetic parameters was revealed among the seed progeny of common oak trees growing in the studied areas within Moscow: groups of seedlings with different levels of genetic material stability were found (mutable – seedlings with a high level of mitotic disturbances, resistant – with a low level, intermediate groups). The number of identified groups depends on the area's anthropogenic pollution degree. On the contaminated area, 3 groups were identified (mutable, resistant, intermediate), and on the one with a “clean” environment – 5 groups (mutable, resistant and 3 intermediate). The cytogenetic characteristics of the seedlings included in the selected groups were described, as well as the limits of the cytogenetic parameters variation depending on the level of pollution of the territory. A total and intragroup comparison was carried out regarding cytogenetic parameters of common oak seedlings collected in territories with different levels of anthropogenic pollution with the previously established characteristics of common oak seedlings in the Voronezh region. Differences were revealed in the proliferative activity indicators and nucleolar characteristics of the common oak's seed progeny growing in different regions of the centre of the European part of the Russian Federation.

Keywords: mitotic activity, mitosis failures, nucleolar features, residual nucleoli.

Acknowledgements: The study was carried out with a support from RFBR (№ 19-05-00660_A “Developing a socio-economic condition optimisation model for large cities population”).

REFERENCES

- Alov I.A., Patologiya mitoza (formy patologii, klassifikatsiya, kolichestvennaya kharakteristika) (Mitosis pathology (forms of pathology, classification, quantitative characteristics)), *Vestnik AMN SSSR*, 1965, No. 11, pp. 58–66.
- Belousov M.V., *Vliyanie tyazhelykh metallov na tsitogeneticheskuyu izmenchivost' sosny obyknovЕННОЙ (Pinus sylvestris L.)*. Diss. kand. biol. nauk (The influence of heavy metals on the cytogenetic variability of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)). Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2011, 160 p.
- Burmenko Y.V., Baranova T.V., Kalaev V.N., Sorokopudov V.N., Tsitogeneticheskii polimorfizm semenogo potomstva introdutsentov na primere *Rhododendron ledebourii* Pojark (Cytogenetic polymorphism of seed progeny of introduced plants on the example of *Rhododendron ledebourii* Pojark.), *Turczaninowia*, 2018, Vol. 21, No. 1, pp. 164–173.
- Chelidze P.V., Zatssepina O.V., Morfofunktsional'naya klassifikatsiya yadryshek (Morphofunctional classification of nucleole), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1988, Vol. 105, No. 2, pp. 252–268.
- Grill D., Müller M., Tausz M., Strnad B., Wonisch A., Raschi A., Effects of sulphurous gases in two CO₂ springs on total sulphur and thiols in acorns and oak seedlings, *Atmospheric Environment*, 2004, Vol. 38, No. 23, pp. 3775–3780.
- Grushevaya I.V., Ignatieva A.N., Malyshev J.M., Tokarev Y.S., Frolov A.N., Trepashko L.I., Genetic polymorphism of natural isolates of *Nosema pyrausta* (Microsporidia: Nosematidae), *Russian J. Genetics: Applied Research*, 2018, Vol. 8, No. 2, pp. 135–139.
- Gulyaeva E.I., Kazartsev I.A., Shaydayuk E.L., Molecular-genetic polymorphism of *Puccinia triticina* in Southern Dagestan relating to the center of the common evolution between agent causing leaf rust and wheat, *Russian J. Genetics*, 2019, Vol. 55, No. 4, pp. 418–425.
- Kachybekova A.K., Chekurov K.B., available at: <http://7universum.com/ru/nature/archive/item/9516>
- Kalaev V.N., Artyukhov V.G., Popov V.N., Ignatova I.V., Tsitogeneticheskii polimorfizm semenogo potomstva sosny obyknovЕННОЙ na vostoке Voronezhskoi oblasti (Cytogenetic polymorphism of pine seeds in Eastern Voronezh region), *Lesovedenie*, 2010, No. 4, pp. 56–65.
- Kalaev V.N., Popova A.A., Tsitogeneticheskie kharakteristiki i morfologicheskie pokazateli semenogo potomstva derev'ev duba chereschatogo (*Quercus robur* L.), proizrastayushchikh na territoriyakh s raznym urovnem antropogennogo zagryazneniya (Cytogenetic characteristics and morphological parameters of english oak seed progeny oak (*Quercus robur* L.), growing in territories with different levels of anthropogenic pollution), *Vestnik VGU. Seriya khimiya, biologiya, farmatsiya*, 2014, No. 4, pp. 63–72.
- Kalaev V.N., *Tsitogeneticheskie reaktsii listvennykh drevnykh rastenii na stressovye usloviya i perspektivy ikh ispol'zovaniya dlya otsenki genotoksichnosti okruzhayushchei sredy*. Diss. d-ra biol. nauk (Cytogenetic reactions of deciduous woody plants to stress conditions and prospects for their use for assessing the genotoxicity of the environment. Doctor's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2009, 414 p.
- Kalaeva E.A., Artyukhov V.G., Kalaev V.N., *Teoreticheskie osnovy i prakticheskoe primenenie matematicheskoi statistiki v biologicheskikh issledovaniyakh i obrazovanii* (Theoretical basics and practical application of mathematical statistics in biological research and education), Voronezh: Izdatel'skii dom VGU, 2016, 282 p.
- Kalinina E.A., Vinokurova N.V., Osobennosti khromosomnogo polimorfizma *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) iz ozera Chaika natsional'nogo parka "Kurshskaya kosa" (Peculiarities of chromosomal polymorphism *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818 (Diptera, Chironomidae) from lake Chaika of the national park "Curonian Spit"), *Ekologicheskaya genetika*, 2017, Vol. 15, No. 3, pp. 27–33.
- Karpova S.S., Kalaev V.N., Artyukhov V.G., Trofimova V.A., Ostashkova L.G., Savko A.D., The use of nucleolar morphological characteristics of birch seedlings for the assessment of environmental pollution, *Biology Bulletin*, 2006, Vol. 33, No. 1, pp. 73–80.
- Karpova S.S., *Vliyanie antropogennogo zagryazneniya na tsitogeneticheskii polimorfizm semenogo potomstva berezy povisloi (Betula pendula Roth) v estestvennykh i iskusstvennykh drevostoyakh*. Diss. kand. biol. nauk (Influence of anthropogenic pollution on cytogenetic polymorphism of seed progeny of silver birch (*Betula pendula* Roth) in natural and artificial stands. Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2011, 149 p.
- Korshikov I., Belonozhko Y., Lapteva H., Cytogenetic abnormalities in seed progenies of *Pinus pallasiana* d. Don stands from technogenic polluted lands in the steppe of Ukraine, *Ekologia (Bratislava)*, 2019, Vol. 38, No. 2, pp. 117–125.
- Kulakova N.Y., Kolesnikov A.V., Baranova Y.A., Golubeva M.V., Issledovanie adaptatsionnykh vozmozhnostei duba chereschatogo (*Quercus robur*) k avtotransportnomu zagryazneniyu (The study of adaptive capacity of oak (*Quercus robur*) to motor transport pollutions), *Russian J. Agricultural & Socio-Economic Sciences*, 2017, Vol. 2, No. 62, pp. 239–249.
- Ladnova G.G., Fedotova I.E., Kurochitskaya M.G., Silyutina V.V., Tsitogeneticheskie izmeneniya v kletkakh apikal'noi meristemy zelenykh nasazhdenii goroda v zavisimosti ot urovnya antropogennoi nagruzki (Cytogenetic changes in cells of the apical meristem of green planting of the city depending on the level of anthropogenic load), *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2017, Vol. 12, No. 3, pp. 146–152.
- Lakin G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 351 p.
- Nakhaeva V.I., Aleksandrova T.V., Rubtsova A.V., Geneticheskii polimorfizm v populyatsiyakh *Trifolium repens*, proizrastayushchikh v razlichnykh usloviyakh okruzhayushchei sredy g. Omska (Genetic polymorphism in *Trifolium repens* population growing in different environmental conditions in the city of Omsk), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2015, No. 1, pp. 49–53.
- Pavlica M., Besendorfer V., Roša J., Papeš D., The cytotoxic effect of wastewater from the phosphoric gypsum depot on common oak (*Quercus robur* L.) and shallot (*Allium cepa* var. *ascalonicum*), *Chemosphere*, 2000, Vol. 41, No. 10, pp. 1519–1527.
- Popova A.A., *Tsitogeneticheskii i morfologicheskii polimorfizm duba chereschatogo semenogo potomstva derev'ev duba chereschatogo (Quercus robur L.) v usloviyakh antropogennogo zagryazneniya (na primere g. Voronezh)*. Diss.

kand. biol. nauk (Cytogenetic and morphological polymorphism of the pedunculate oak seed progeny of the pedunculate oak trees (*Quercus robur* L.) under conditions of anthropogenic pollution (case study of Voronezh). Candidate's biol. sci. thesis), Voronezh: VGU, 2014, 142 p.

Sheikina O.V., Krivorotova T.N., Gladkov Y.F., Geneticheskii polimorfizm i differentsiatsiya semyan sosny obyknovvennoi raznykh selektsionnykh kategorii po ISSR-markeram (Genetic polymorphism and seed differentiation Scots pine seeds of different selection categories using ISSR-markers), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2019, No. 4, pp. 15–24.

Sluchyk V., Sluchyk I., Shyichuk A., Assessment of both environmental cytotoxicity and trace metal pollution using *Populus simonii* Carr. as a bioindicator, *Environmental Monitoring & Assessment*, 2017, Vol. 186, pp. 6645–6650.

Sposob otbora materinskikh rastenii Picea pungens Engelm., produtsiruyushchikh semennoe potomstvo s raznym urovnem stabil'nosti geneticheskogo materiala i luchshimi morfometricheskimi pokazatelyami, 2019, March 04.

Sposob otbora materinskikh rastenii Rhododendron ledebourii Pojark., produtsiruyushchikh semennoe potomstvo s raznym urovnem stabil'nosti geneticheskogo materiala, 2018, July 26.

Sposob otsenki po tsitogeneticheskim pokazatelyam kachestva semyan Rhododendron ledebourii Pojark, 2018, May 21.

Vasil'ev D.V., Dikareva N.S., Geras'kin S.A., Mnogoletnie issledovaniya populyatsii sosny obyknovvennoi iz raionov s raznym urovnem i spektrom antropogennogo zagryazneniya (Long-term studies of Scots pine populations from areas with different levels and spectrum of anthropogenic pollution), *Tendentsii razvitiya nauki i obrazovaniya*, 2020, No. 64-1, pp. 81–88.

УДК 911.2+913

ЗАКОНОМЕРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВ В ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ЗАКАЗНИКА “УДЫЛЬ” НИЖНЕГО ПРИАМУРЬЯ

© 2022 г. Л. С. Шарая^а*, П. С. Ван^б^аСамарский федеральный исследовательский центр, Институт экологии Волжского бассейна РАН,
ул. Комзина, д. 10, Тольятти, 445003 Россия^бФГБУ “Заповедное Приамурье”, ул. Серышева, д. 60, Хабаровск, 680038 Россия

*E-mail: l_sharaya@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2020 г.

После доработки 19.07.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

В низкогорной части заказника “Удыль” с лиственничными и елово-пихтовыми лесами проведены ландшафтно-экологические исследования на 25 пробных площадках. С целью поиска закономерностей изменения в пространстве собраны данные по влажности и температурам почв, характеристикам фитоценозов. Здесь мы приводим результаты анализа по почвенной влажности. Сравнение влажности почв с характеристиками рельефа методом множественной регрессии показало, что от 59 до 78% дисперсии влажности объясняется рельефом. Изменение влажности зависит от положения в катене, удаленности берега Охотского моря, от характеризующих особенности потоков кривизн. Объясненная изменчивость влажности возрастает от 73 до 82%, если в качестве предикторов пространственной изменчивости, помимо характеристик рельефа, дополнительно использовать температуры почв, гранулометрический состав и характеристики групп фитоценозов. Однако успешная верификация моделей, основанных только на характеристиках рельефа, позволяет получить матрицы влажности почв, которые могут быть использованы для расчета вероятностных карт характеристик фитоценозов.

Ключевые слова: влажность почв, пространственное моделирование, рельеф, множественная регрессия.

DOI: 10.31857/S0024114822020085

Ландшафты Нижнего Приамурья в основном исследуются на региональном уровне с целью их дальнейшей типизации (Никонов, 1975; Климина, 2007). Однако изучению их структурно-функциональных особенностей, которые лучше всего раскрываются на топологическом уровне (Крауклис, 1979), пока уделяется немного внимания (Петренко, 2017). Влажность почвы относится к факторам, напрямую воздействующим на флористическую и фитоценотическую структуру растительности и ее продуктивность (Раменский, 1971; Коломыц, 2010). Основной пропускной канал связей с климатом проходит здесь через влажность почвы, являясь, с одной стороны, геофизическим индикатором состояния геосистемы, с другой – может рассматриваться как один из ведущих факторов, определяющих ландшафтную организацию (Коломыц, 2010).

Показано, что рост, структура и продуктивность растительности связаны с влажностью почв (McLaughlin et al., 2017), изменение ее вследствие глобального потепления оценено как важное для изменения растительного покрова. При этом на крупных и средних масштабах рельеф играет зна-

чительную роль, поскольку собирающие воду части склонов создают убежища, где чувствительность экосистем к потеплению меньше, чем в других частях (Hoylman et al., 2019). Это открывает возможности оценки климатической адаптации растительности (Morelli et al., 2016). В Западной Европе предпринимаются попытки построения мелкомасштабных карт (разрешения 0.5°) влажности почв с помощью характеристик климата и снятой со спутника температуры поверхности, особое внимание привлекают периоды больше 10 дней без осадков (Folwell et al., 2016). Положено начало построению мелкомасштабных прогнозных карт влажности почв в Европе для оценки будущего состояния растительности в связи с изменением климата (Ruosteenoja et al., 2018). Отметим, что в гумидном климате растительность наиболее чувствительна к засухам, часто связанным не с уменьшением осадков, а с повышением температур (Vicente-Serrano et al., 2013), которое и происходит при глобальном потеплении.

Известно, что рельеф является перераспределителем тепла, влаги, света (Неуструев, 1977), растворимых солей и частиц почвы. Заметим, что

измерение прямых факторов среды даже наилучшим образом только в точках наблюдения не дает знания о закономерностях пространственной организации системы, о значениях в других точках. За это ответственна перераспределяющая роль рельефа, знание которой позволяет рассчитать значения как самих прямых факторов, так и характеристик растительности. Исследование роли рельефа в формировании пространственного распределения абиотических факторов среды на крупных масштабах (Шарая, Шарый, 2011; Шарая, Сидякина, 2018; Шарая, Ван, 2021) показало, что более 70% дисперсии абиотических характеристик экосистемы может объясняться рельефом. В крупном масштабе вероятностные карты свойств экосистемы можно рассчитать на основе выявленных тесных связей между этими свойствами, измеренными в разных точках, и рельефом. Подробные данные о рельефе открыты и легко доступны. В текущих условиях термоаридного изменения климата важно иметь такие карты, которые могут указать области, где ожидается значительное снижение почвенной влажности, а также ее стабильное сохранение, формирующее убежища.

Пространственные закономерности изменения влажности почв мы рассматриваем как фундаментальное свойство геосистемы, инвариантное в целом по отношению к погодным условиям, которые не могут менять общей картины распределения влажности, но лишь влияют на контраст этой картины. Например, повышенная влажность будет преобладать в долинах по сравнению со склонами практически независимо от текущих условий погоды, создавая в условиях глобального потепления убежища (Hoylman et al., 2019), при этом дефицит воды с возрастанием температуры будет расти даже при постоянных осадках (Lutz et al., 2010). Цель данной работы – выявить закономерности изменения влажности почв на примере территории заказника “Удыль” в Нижнем Приамурье путем сравнения значений влажности с характеристиками рельефа и другими факторами, в том числе методом множественной регрессии. На основе полученных уравнений рассчитать крупномасштабную карту влажности почв, которая может быть использована при анализе пространственной организации растительности и расчете карт характеристик фитоценозов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Физико-географическая характеристика района исследования. Исследования проводились в заказнике “Удыль”, который находится в Нижнеамурской области, являющейся составной частью Амурско-Приморской физико-географической страны. Область его ограничена с севера Охотским морем, с юга – долиной реки Амур, с восто-

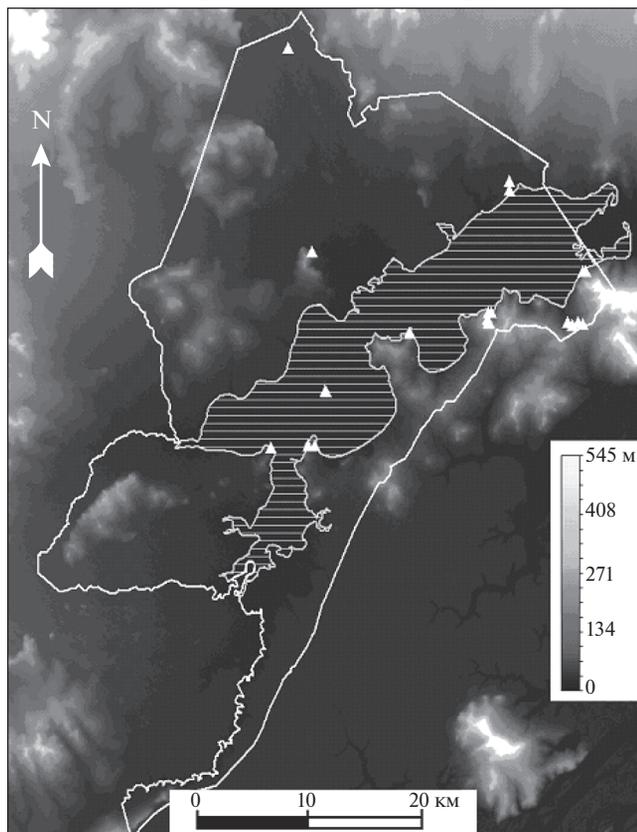
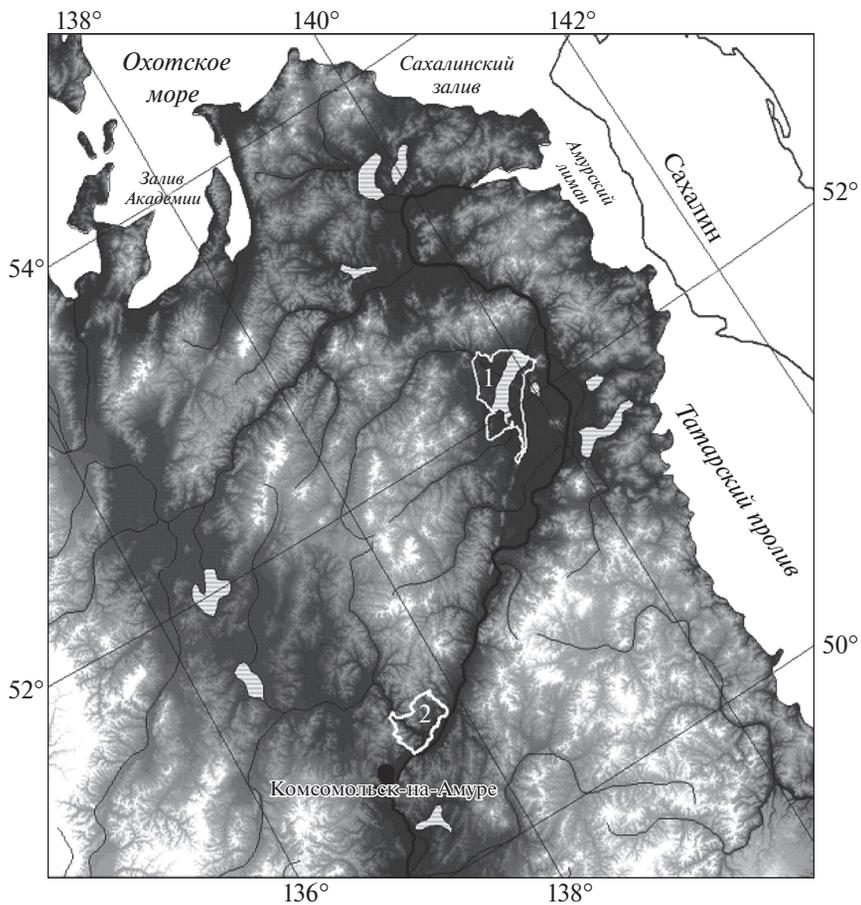
ка – Сахалинским заливом и Амурским лиманом, с запада – Буреинским нагорьем (рис. 1).

Рельеф исследуемой территории представлен поочередной сменой низко- и среднегорных коротких хребтов с хвойными и хвойно-широколиственными лесами и межгорными депрессиями с заболоченными днищами с крупными и мелководными озерами (Никонов, 1975). К зональным ландшафтам Нижнего Приамурья относятся бореальные средне- и южно-таежные (заказник “Удыль”); в южной части области частично представлены притихоокеанские суббореальные гумидные широколиственнолесные ландшафты (заповедник “Комсомольский”).

Заказник “Удыль” находится на северо-востоке Нижнеамурской области, на северо-западе Удыль-Кизинской низменности, вблизи поймы р. Амур. В заказнике преобладает озерно-аллювиальный низменный рельеф с короткими низкогорными хребтами (высота от 5 до 476 м), изучаемый участок находится в зоне островковой вечной мерзлоты. В низменной части распространены верховые болота и осоково-вейниковые луга на торфяно-глееземах и аллювиальных почвах. В низкогорной части произрастают лиственничные и елово-пихтовые леса, производные от них березовые и осиновые леса – на буроземах. Озеро Удыль расположено в центре заказника и занимает 25% его площади.

Климат заказника “Удыль” с жесткой зимой и умеренно теплым и влажным солнечным летом. Средняя многолетняя температура воздуха составляет -0.93°C , средняя для теплого и холодного периодов 13.1°C и -11.0°C соответственно. В среднем за год на территории выпадает 590 мм осадков, из них 63% – в теплый период. В заповеднике “Комсомольский”, расположенном на 200 км южнее по руслу р. Амур, в исследуемый период осадков выпадает примерно на 30% больше, среднегодовая температура воздуха близка к температуре в заказнике “Удыль”.

В заказнике “Удыль” летом 2014, 2016 и 2017 гг. в различных типах местоположения (геотопах), образующих систему местных ландшафтных сопряжений от элювиальных до супераквальных, заложили 25 пробных ландшафтно-экологических площадок. Выборку формировали рандомизированной и стратифицированной, т.е. площадки не располагали на одной трансекте, а распределяли по территории с целью большего охвата разнообразия лесных экосистем. На каждой из них проводилось описание растительности, почвенного профиля, были измерены температуры, влажность и гранулометрический состав почвы на разных глубинах, собраны данные о продуктивности фитоценозов. Влажность почв для горизонтов A_1 и C определяли визуальным полевым методом с выделением 5 категорий влажности



← **Рис. 1.** Расположение заказника “Удиль” (1) и заповедника “Комсомольский” (2) в Нижнем Приамурье наверху, внизу – заказник “Удиль” с площадками исследования, заштрихованная область – поверхность озера.

(Добровольский, 1982) в баллах: 1 – “сухая”, 2 – “свежая”, 3 – “влажная”, 4 – “сырая”, 5 – “мокрая”. С целью перевода балльной оценки значений влажности в проценты проведены 28 контрольных измерений в разных типах почв: 16 измерений – для бурозема грубогумусового, наиболее распространенного на лесной территории типа почвы, 4 измерения – для аллювиальной гумусовой почвы, 4 – для бурозема, 2 – для торфяно-глебезема, 2 – для дерново-подбуря. При расчете средних значений контрольных измерений учитывался тип почвы и ее гранулометрический состав.

Контрольные измерения влажности показали, что для горизонта A_1 значение балла, равное 1, отвечает среднему значению 16.4% влажности, 2 – 20.1%, 3 – 26.5%, 4 – 35.7%, 5 – 47.6%. Для горизонта C значение балла, равное 1, отвечает среднему значению 21.4% влажности, 2 – 26.1%, 3 – 34.5%, 4 – 46.4%, 5 – 61.8%.

Методы статистического анализа. Измеренные свойства почв и растительности сравнивали с характеристиками рельефа – морфометрическими величинами (МВ). Для этого использовали систему 18-ти базовых МВ (Sharay et al., 2002) и ряда составных (Шарый, Пинский, 2013). МВ рассчитывали из цифровой модели рельефа проекта NASA SRTM3 в проекции Меркатора UTM (северное полушарие, зона 54) с разрешением 50 м. Для анализа часть МВ – кривизны – преобразовывали для получения их нормального распределения по правилам, описанным в научной литературе (Шарый, Пинский, 2013), такие МВ помечали верхним индексом П.

Для оценки термо- и светорежима геосистемы использовали освещенность и экспозицию склонов. **Относительная освещенность склонов** $F_0(a, b)$ определяется как перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность, которая зависит от двух углов: склонения a Солнца над горизонтом и азимута Солнца b (Шарая, Шарый, 2011). Ее можно выражать в процентах (100% для перпендикулярного падения лучей и 0% – для теневых склонов) или в единицах энергии по формуле $F(a, b) = \tau F_0(a, b)/100$, где $\tau = 760 \text{ Вт/м}^2$ есть солнечная постоянная на уровне моря, а $F_0(a, b)$ – освещенность в процентах. Угол a выбран 35° , а b подбирали так, чтобы он отвечал наиболее тесной связи с исследуемым свойством геосистемы. Из-за цикличности экспозиции склонов A_0 (0° и 360° – одно и то же, северный склон) в статистическом анализе нельзя применять ее выражение непосредственно. В связи с этим ее преобразовывали в нециклические функции от A_0 , а именно $\sin A_0$,

$\cos A_0$, $\sin A_{45}$ и $\cos A_{45}$, где $A_{45} = A_0 + 45^\circ$ (Шарый, Смирнов, 2013). Основываясь на статистических сравнениях, выбирали ту из них, для которой связь с исследуемым свойством почв была самой тесной. Воздействие экспозиции крутых и пологих склонов на данный показатель учитывали с помощью произведения или частного функции на крутизну GA (например, $GA \cos A_0$ или $\cos A_0/GA$ – крутые и пологие склоны соответственно).

Анализ связей влажности почвы с факторами среды проведен с помощью методов множественной регрессии, усовершенствованной для анализа экосистем (Шарый, Пинский, 2013). В методе применяется модель с четырьмя предикторами, и выбор самых важных предикторов принимается посредством перебора всех комбинаций из четырех предикторов, для которых осуществляется критерий линейной независимости (фактор “вспухания” дисперсии ≤ 5.15); отбиралась та комбинация предикторов, для которой найден наибольший коэффициент детерминации. Таким способом решалась методическая задача, заключающаяся в том, чтобы в полученной модели важные факторы не зависели от субъективного выбора авторов или их предпочтений. Верификацию моделей осуществляли с помощью метода кросс-валидации Аллена с применением эмпирического критерия $Degr < 50\%$ (Шарый, Пинский, 2013), выполнение которого было нужно для расчета карт по моделям. В уравнениях предикторы располагаются в порядке уменьшения их статистической значимости. Расчет моделей и построение карт проводились с помощью программы П.А. Шарого “Аналитическая ГИС Эко” (Wood, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Расчет модели типов местоположений. Показано, что в крупном масштабе типы местоположения (МПЛ) являются основой для пространственного распределения лесных экосистем, в том числе влажности и температуры почвы (Коломыц, 2005; Шарая, Шарый, 2009, 2011). После сравнения выявленных во время полевых исследований типов местоположений на картографически привязанных площадках с рельефом была построена следующая модель:

$$\ln \text{МПЛ} = -0.004917Z - 0.3229k \text{min}^{\text{П}} + 1.892 \times 10^{-5}(Z - Z_{\text{CP}})^2 - 0.4876M^{\text{П}} + 1.312; \quad (1)$$

$$R^2 = 0.854 \quad (Degr = 6.5\%). \quad P < 10^{-6},$$

где МПЛ – тип местоположения, Z – высота, $k \text{min}$ – минимальная кривизна и M – кривизна,

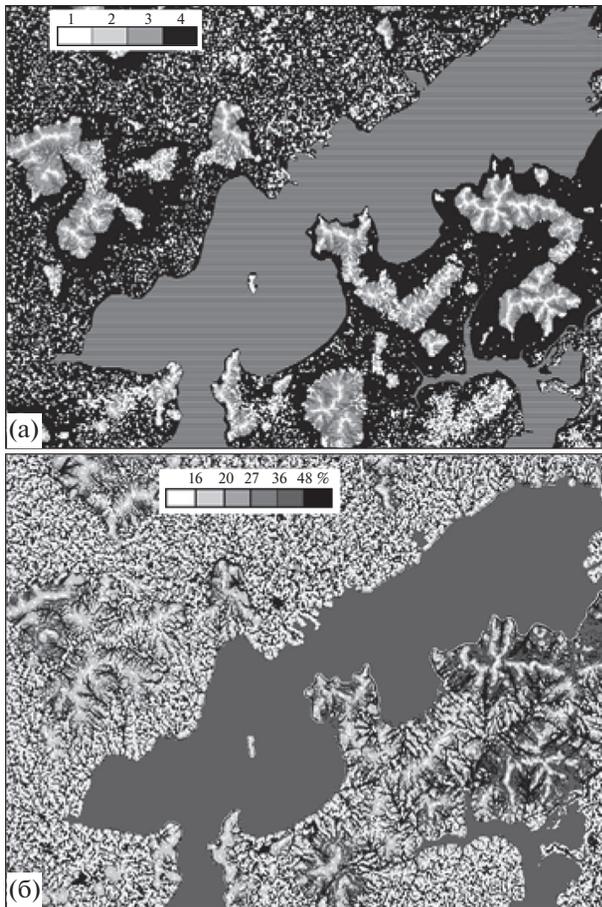


Рис. 2. Карты-схемы типов местоположений (а) и почвенной влажности в горизонте A_1 (б) на территории заказника. Типы местоположений: 1 – элювиальный и трансэлювиальный, 2 – трансаккумулятивный, 3 – аккумулятивный, 4 – супераккумулятивный.

описывающая несферичность. Типам местоположений были присвоены баллы, ранжированные по их положению в катене: элювиальный, трансэлювиальный (\mathcal{E} , $T\mathcal{E}$) – 1, трансаккумулятивный (TA) – 2, аккумулятивный (A) – 3 и супераккумулятивный (CA) – 4. Таким способом мы превратили качественный признак “типы местоположения” MPL в количественную дискретную переменную, для которой в статистических сравнениях нужно брать логарифм, чтобы приблизить распределение ошибок к нормальному. Модель (1) объясняет 85% изменчивости MPL характеристиками рельефа, содержит три предиктора со знаком “минус” – высота Z , минимальная кривизна $km\min$ и несферичность M . Они описывают возрастание значений MPL при снижении высоты – Z , на тальвегах – $km\min$ и в вытянутых долинах и оврагах – M . Третий предиктор, квадрат высоты $(Z - Z_{CP})^2$ со знаком “плюс”, показывает, что увеличение значений MPL с понижением высоты может нарушаться, когда в низкогорной местности \mathcal{E} , $T\mathcal{E}$ могут располагаться на высотах мень-

ших, чем TA и A . Это является следствием того, что пробные площади с разными типами местоположений находились не на одной трансекте, а являлись распределенными по всей местности. Модель (1) успешно прошла верификацию, поскольку имеет низкий показатель деградации ($Degr = 6.5\%$), что позволяет рассчитать по ней карту MPL (рис. 2а), которая в свою очередь может быть использована для расчета матриц влажности.

Связи влажности почв с характеристиками рельефа. В горизонтах A_1 и C влажность менялась от “сухой” до “мокрой”. Среднее значение влажности для горизонта A_1 во всех типах местоположений составило 29.3% (близко к “свежей”), для горизонта C – 38.0% (между “свежей” и “влажной”). Коэффициент вариабельности влажности в горизонтах несколько снижается с глубиной: A_1 – 64.5%, C – 56.7%. Коэффициент корреляции между значениями влажности двух горизонтов составлял $r = +0.65$.

Существенно возрастание влажности с увеличением площади сбора MCA – важной характеристикой потоков, описывающей, с какой площади на изучаемую площадку собираются потоки (коэффициент корреляции $r = +0.68$ для горизонта A_1 , $r = +0.65$ для C), с топографическим индексом влажности TI ($r = +0.65$ для A_1 , $r = +0.62$ для C), учитывающим не только площадь сбора, но и выполаживание склонов, которое способствует торможению или задержанию потоков влаги при их движении по склонам, с характеристикой мощности потоков SPI ($r = +0.65$ для A_1 , $r = +0.63$ для C). При этом связь влажности горизонта C с этими предикторами несколько слабее, чем для A_1 . Локальные характеристики потоков – кривизны – также заметно влияют на почвенную влажность в заказнике. Горизонтальная кривизна kh со знаком “минус” описывает собирающие склоны, теснота связи влажности горизонта A_1 с ней практически такая же, как с MCA и TI ($r = -0.68$ для горизонта A_1 , $r = -0.46$ для C). Следует отметить, что кривизна kh описывает первый механизм аккумуляции водных потоков и твердых частиц за счет их сближения – конвергенции. Вертикальная кривизна kv описывает, с одной стороны, профиль склонов – вогнутый (со знаком “минус”), выпуклый (со знаком “плюс”), с другой – второй механизм аккумуляции за счет замедления потоков на вогнутых склонах. Связь влажности с kv для горизонта A_1 заметно слабее, чем с kh ($r = -0.46$), а для горизонта C немного теснее ($r = -0.48$ для C).

Влажность зависит от типов местоположения MPL : движение вниз по катене приводит к росту влажности ($r = +0.63$ для A_1 , $r = +0.59$ для C). Эта связь с MPL автоматически означает связь со всеми предикторами, включенными в модель

МПЛ (1): с высотой Z , килевыми формами $k\min$ и несферичностью M .

Заметная связь обнаруживается для почвенной влажности с формами рельефа. Существенна зависимость влажности от форм, игнорирующих гравитацию (форм, сохраняющих параметры описания при любом повороте и наклоне в гравитационном поле): от средневогнутых, которые описывает средняя кривизна H со знаком "минус" ($r = -0.67$ для A_1 , $r = -0.52$ для C), от килевых форм (их описывает минимальная кривизна $k\min$ со знаком "минус" $r = -0.64$ для A_1 , $r = -0.52$ для C) и от форм, находящихся вне гребней, описываемых максимальной кривизной $kmax$ со знаком "минус" ($r = -0.66$ для A_1 , $r = -0.57$ для C). Заметим, что килевые формы и формы вне гребней не являются идентичными (последние включают в себя еще седловины). Значения коэффициентов корреляции для горизонта C с MB не снижаются сильно по сравнению с A_1 .

Теснота связи влажности с температурой почв такого же порядка, как и с MB ($r = -0.65$ для A_1 , $r = -0.59$ для C): возрастание температуры сопровождается снижением влажности в обоих горизонтах. Заметим, что выявленные закономерности изменения почвенной температуры на территории заказника показывают, что она возрастает с удалением от озера вверх по катене и на юго-западных склонах (Шарая, Ван, 2021). По связи влажности с температурой можно заключить, что влажность растёт с приближением к озеру, с ростом баллов *МПЛ* от элювиального к аккумулятивному, и на северо-восточных склонах и, соответственно снижается на юго-западных склонах. В заповеднике "Комсомольский", который находится на южной границе Нижнего Приамурья (Петренко, 2014), на распределение влажности почвы также влияет экспозиция склонов: на юго-западных склонах почва менее влажная. Подобные результаты получены для территорий южного Сихотэ-Алиня (Комарова, 2014).

Изменение почвенной влажности вслед за изменением рельефа можно оценить не только с помощью коэффициентов корреляции, но и сравнением влажности в контрастирующих условиях. В табл. 1 приведены отношения средних значений влажности почв для контрастирующих условий рельефа и других факторов. Из всего ряда рассмотренных факторов в табл. 1 перечислены те, для которых отношения в разных диапазонах условий различаются почти в полтора раза или больше.

Контрастирующие условия записаны в столбцах 1 и 4 таблицы через дробь: в числителе и знаменателе находятся сравниваемые условия. Сравнение среднего значения влажности на площадках с MCA большей, чем среднее значение для всей выборки ($MCA > MCA_{CP}$), и на площадках с меньшей средней ($MCA < MCA_{CP}$) даёт отношение

2.13 для горизонта A_1 и 2.29 для C . Иными словами, более чем в 2 раза возрастает влажность на площадках с площадью сбора больше среднего значения для обоих горизонтов. Подобная разница выявляется и для топографического индекса влажности TI (отношения 2.25 и 2.32 для горизонта A_1 и C соответственно).

Наибольшим отношением влажности характеризуются площадки элювиальных и аккумулятивных местоположений: 3.23 – для горизонта A_1 и 2.71 – для C . В табл. 1 приведены отношения для склонов хорошо выраженной северо-восточной и юго-восточной экспозиций, отвечающих $\sin A_{45} > 0.5$ и $\sin A_{45} < -0.5$ соответственно; эти отношения составляют 1.92 – для горизонта A_1 и 1.94 – для C . Следует отметить, что изменения влажности на этих склонах больше, чем при сравнении склонов северной ($\cos A_0 > 0.5$) и южной ($\cos A_0 < -0.5$) экспозиций, где отношения равны 1.76 – для горизонта A_1 и 1.46 – для C . Выявлено, что влажность растёт на изучаемом участке в направлении на северо-восток ($X + Y$) с приближением к пойме р. Амур в сторону берегов Охотского моря: отношение $(X + Y) > 0 / (X + Y) < 0$ равно 1.72 для A_1 . Заметные различия находим при сравнении грубогумусных буроземов с другими почвами (отношение "другие почвы/бурозем грубогумусный" равно 2.22 для A_1), а также при сравнении площадок с разными фитоценозами (отношение "другие фитоценозы/лиственничники" равно 1.60 для C) (табл. 1).

В целом из табл. 1 видно, что разделение изучаемой выборки только по диапазонам MB даёт существенные различия в значениях почвенной влажности. Это подтверждает возможность построения пространственной модели влажности по рельефу.

Расчет моделей влажности почвы. Распределение влажности в гумусовом горизонте почвы определяется следующим регрессионным уравнением:

$$\ln B_{л_A_1} = 0.9291 \ln MPЛ + 1.328khe^{\Pi} + 0.3819E^{\Pi} + 2.161 \times 10^{-6}(X + Y)/2^{1/2} - 1.037, \quad (2)$$

$$R^2 = 0.779 \quad (Degr = 11.2\%). \quad P < 10^{-4},$$

где $\ln B_{л_A_1}$ – влажность гумусового горизонта, логарифмированная из-за дискретности зависимой переменной. Модель (2) объясняет 78% дисперсии влажности и включает следующие предикторы, расположенные в порядке убывания их значимости: $\ln MPЛ$ – типы местоположений, khe – избыточная горизонтальная кривизна, характеризующая расчлененность рельефа, $(X + Y)$ – расстояние на северо-восток, E – разностная кривизна, описывающая преобладание первого механизма аккумуляции за счет сближения потоков над вторым механизмом вследствие замедления

Таблица 1. Отношение средних значений влажности почв для контрастирующих условий рельефа и других факторов

Диапазон контрастирующих условий	Отношение значений влажности		Диапазон контрастирующих условий	Отношение значений влажности	
	горизонт			горизонт	
	A_1	C		A_1	C
$(X + Y) > 0 / (X + Y) < 0^*$	1.72	1.60	$Z < 90 \text{ м} / Z > 90 \text{ м}$	1.60	1.30
$\sin A_{45} > +0.5 / \sin A_{45} < -0.5$	1.92	1.94	$H < 0 / H > 0$	1.99	1.50
$\cos A_0 > +0.5 / \cos A_0 < -0.5$	1.78	1.46	$k_{\min} < 0 / k_{\min} > 0$	1.74	1.86
$k_{\max} < 0 / k_{\max} > 0$	1.90	1.69	$kh < 0 / kh > 0$	1.96	1.88
$k_v < 0 / k_v > 0$	1.66	1.48	$M < M_{\text{ср}} / M > M_{\text{ср}}$	2.07	1.81
$MCA > MCA_{\text{ср}} / MCA < MCA_{\text{ср}}$	2.13	2.29	$TI > TI_{\text{ср}} / TI < TI_{\text{ср}}$	2.25	2.32
$MPL_CA / MPL_Э, TЭ$	3.23	2.71	$GA < GA_{\text{ср}} / GA > GA_{\text{ср}}$	1.30	1.33
$T < T_{\text{ср}} / T > T_{\text{ср}}$	1.78	1.75	$SPI > SPI_{\text{ср}} / SPI < SPI_{\text{ср}}$	2.05	2.10
<i>Почвы:</i> другие/бурозем грубогумусный	2.22	1.64	<i>Фитоценозы:</i> другие/лиственничники	1.34	1.60

Диапазоны условий: $(X + Y)$ – расстояние от центра озера Удиль до северо-восточного ($(X + Y) > 0$) и юго-западного ($(X + Y) < 0$) края карты; Z – абсолютная высота; рассматриваются диапазоны $Z < 90 \text{ м}$ и $Z > 90 \text{ м}$; $\sin A_{45}$ – “северо-восточность” склонов (диапазон $\sin A_{45} > +0.5$ включает склоны, отвечающие ориентации на северо-восток, $\sin A_{45} < -0.5$ отвечают ориентации склонов на юго-запад); H – средняя кривизна, со знаком “минус” отвечает средневогнутым формам, со знаком “плюс” – средневыпуклым; $\cos A_0$ – “северность” склонов ($\cos A_0 > +0.5$ включает склоны, отвечающие ориентации на север, склоны $\cos A_0 < -0.5$ включает склоны ориентации на юг); k_{\min} – со знаком “минус” описывает килевые формы, со знаком “плюс” – другие формы вне килей; k_{\max} – со знаком “плюс” описывает гребневые формы, со знаком “минус” – другие формы вне гребней; kh – со знаком “минус” описывает конвергентные склоны, которые собирают потоки за счет их сближения, со знаком “плюс” – дивергентные склоны, рассеивающие потоки; k_v – со знаком “минус” описывает вогнутые в профиле склоны, которые замедляют потоки, со знаком “плюс” – выпуклые, ускоряющие потоки; M – несферичность, малые значения описывают формы, близкие к сферическим, большие – далекие от сферических, то есть вытянутые; MCA – площадь сбора, описывает площадь, которая собирает потоки жидких и твердых частиц на данную площадку; TI – топографический индекс влажности; MPL – типы местоположения ($Э, TЭ$ – элювиальные и трансэлювиальные, CA – супераккумулятивные); GA – крутизна склонов; T – измеренная температура почвы (для горизонта A_1 рассматривается температура на глубине 30 см, для горизонта C – при 40 см, $T_{\text{ср}}$ – среднее значение по выборке); SPI – индекс мощности потоков; *Почвы* – определяется отношение влажности в двух группах: буроземы грубогумусные и все другие. *Фитоценозы* – определяется отношение влажности в двух группах: лиственничники и все другие.

их на вогнутых в профиле склонах. В целом модель описывает возрастание влажности гумусового горизонта почвы: а) при движении сверху вниз по ландшафтной катене $\ln MPL$; б) в местах сильно расчлененного в плане рельефа khe ; в) при движении по исследуемому участку от юго-западного угла карты к северо-восточному, т.е. к южному берегу Охотского моря $(X + Y)/2^{1/2}$; г) на участках, где преобладает первый механизм аккумуляция потоков воды и твердых частиц E . Модель (2) успешно прошла верификацию, поскольку имеет низкий показатель деградации $Degr = 11.2\%$, по ней может быть рассчитана карта (рис. 2б).

Распределение влажности почвы на максимальных глубинах в горизонте C описывает уравнение регрессии, приведенное ниже:

$$\ln B_{l_C} = 0.6910 \ln MPL + 2.361 \times 10^{-5} \times (X + Y)/2^{1/2} - 0.5061 \cos(A_0)/GA + 0.2924 F(35.170) - 16.29, \quad (3)$$

$$R^2 = 0.593 (Degr = 31.24\%). \quad P < 10^{-4},$$

где $\ln B_{l_C}$ – логарифм влажности почвенного горизонта C . Предикторы расположены в порядке убывания их статистической значимости: как и в случае с влажностью в горизонте A_1 , на распределение B_{l_C} оказывает влияние в первую очередь тип местоположения MPL , когда от водоразделов до тальвегов значения ее возрастают; направление на северо-восток $(X + Y)$ становится вторым по значимости влияния на B_{l_C} и определяет ее увеличение при приближении к южным берегам Охотского моря. Следующие два предиктора: $\cos(A_0)/GA$, который со знаком “минус” отвечает “южности” пологих склонов, и $F(35.170)$ – освещенность склонов с юга (азимут 170°), являются статистически незначимыми. В этом случае по принятым правилам статистического анализа нельзя доверять знакам этих предикторов в уравнении, однако их присутствие в модели увеличивает коэффициент детерминации и указывает на тенденцию зависимости влажности от экспозиции и освещенности. Такую тенденцию повышения влажности глубинных горизонтов почвы на пологих южных склонах при освещенности с юга

можно объяснить тем, что на них быстрее конденсируются промерзшие запасы влаги из-за большей освещенности и прогрева, чем на северных. Иными словами, на таких склонах может происходить большее оттаивание “замерзшей” влаги в горизонте *C*. Заметим, что при выборе диапазонов определенно южных и северных склонов ($\cos A_0 > +0.5$ и $\cos A_0 < -0.5$) мы получаем отношение, указывающее на то, что влажность в обоих горизонтах возрастает на северных склонах. В работах других авторов показано влияние на распределение влажности почвы площади водосбора (*MCA*), абсолютной высоты (*Z*) и вертикальной кривизны (*kv*) (Гопп, 2012; Гопп и др., 2017). В результатах наших исследований связи с этими МВ также выявлены (табл. 1), однако они не являются первостепенными. Показатель деградации модели (3) менее 50%, что указывает на успешную верификацию (Шарый, Пинский, 2013) и позволяет рассчитывать вероятностную карту влажности по матрицам МВ.

Следует отметить, что теснота связи с рельефом для горизонта A_1 (модель (2)) выше, чем для *C* (модель (3)), что, по-видимому, определяется “вмешательством” на глубине в распределение влажности других факторов, отличных от характеристик потоков на земной поверхности, которые более важны для гумусового горизонта.

Если в модель (2) для влажности A_1 ввести в качестве предиктора температуру верхнего слоя, получим уравнение:

$$\begin{aligned} \ln B_{l_A_1} = & -0.4016kh^{\Pi} + 8.364 \times 10^{-3} \times \\ & \times (T30 - T30_{cp})^2 + 0.5510khe^{\Pi} - 0.1143 \times \\ & \times F(35.240) + 6.894 R^2 = 0.816 (Degr = 8.5\%). \end{aligned} \quad (4)$$

$$P < 10^{-5},$$

где *T30* есть температура на глубине 30 см (нелинейное выражение от нее), *F(35.240)* есть освещенность с юго-запада (азимут 240°), остальные предикторы описаны выше. Коэффициент детерминации модели (4) возрастает по сравнению с моделью (2), а показатель деградации *Degr* – понижен.

Включение в модель (3) в качестве предикторов температуры перекрестного члена, учитывающего гранулометрический состав горизонта и свойства фитоценозов, приводит к следующему уравнению:

$$\begin{aligned} \ln B_{l_C} = & -0.0734T40 + 0.2396LEC \ln IC + \\ & + 8.437 \times 10^{-6} \times (Z - Z_{cp})^2 + 0.0707TI + 0.7976 \end{aligned} \quad (5)$$

$$R^2 = 0.731 (Degr = 11.3\%). \quad P < 10^{-4},$$

где *T40* есть температура на глубине 40 см, *LEC · lnIC* есть перекрестный член – произведение логарифма гранулометрического состава го-

ризонта *C*, определенного в баллах, на индикатор *LEC*, различающий листовенничные и другие фитоценозы (для площадок с листовенничниками он равен 1, для других – равен 0), *TI* есть топографический индекс влажности. Коэффициент детерминации модели (5) возрастает по сравнению с моделью (2), а показатель деградации *Degr* снижен.

Модели (4) и (5) характеризуются более тесными связями, отражают зависимость влажности от других факторов среды и более успешной верификацией (меньше *Degr*). Однако, несмотря на то, что эти модели выявляют закономерности и находят более влиятельные независимые переменные, для расчета карт они не подходят. Причина в том, что влажность есть сумма предикторов с регрессионными коэффициентами, поэтому необходимо иметь матрицы всех предикторов, а гранулометрический состав *IC* известен только на площадках наблюдения, но не для всей местности (нет матрицы). Матрицы характеристик рельефа рассчитываются по цифровой модели рельефа для всей местности, с этим нет проблем.

Влиятельность гранулометрического состава, напрямую связанного с литологией материнских пород, на влажность показана также для полигона Комсомольского заповедника (Петренко, 2014), подобную связь для заказника удалось установить методами теории информации (Ван, Юрикова, 2019).

Закономерности, выявленные для другой территории, могут отличаться от приведенных нами. Однако в отличие от динамичных, зависящих от сезона погодных условий данных о влажности, закономерности в каком-то смысле являются фундаментальным свойством, описывающим правила согласования компонентов в системе. Например, если почвенная влажность в оврагах по сравнению с приводораздельными областями в 3.2 раза выше, а на юго-западных склонах она меньше по сравнению с северо-восточными в 1.9 раза, то прошедшие дожди могут изменить отношения, но не изменят самой закономерности, выражаемой узором карты. Рассчитанные вероятностные карты влажности дают узор распределения влажности по территории. Дождливый или засушливый периоды меняют контраст, но не узор этой карты, причем узор важнее контраста, поскольку он много более стабилен и не изменится прежде изменения рельефа, создавая этим убежища для растительности при глобальном потеплении (Hoylman et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследовании показано, что влажность в обоих почвенных горизонтах увеличивается при движении вниз по ландшафтной катене, но также – при приближении к Охотскому морю. В гумусо-

вом горизонте A_1 возрастание влажности почвы происходит дополнительно при увеличении расчлененности местности и на конвергентных склонах долин и оврагов, где преобладает аккумуляция за счет сближения потоков. Модель распределения влажности в горизонте C дополнена статистически незначимыми предикторами — экспозицией пологих южных склонов $\cos(A_0)/GA$ и освещенностью склонов с юга $F(35,170)$, с которыми связь положительна. При использовании в моделях почвенной влажности (4) и (5) других факторов среды, помимо МВ, получаем в качестве влиятельных предикторов температуру, гранулометрический состав вкупе с индикатором, разделяющим фитоценозы на листовенничные и другие.

Знания о закономерностях изменения почвенной влажности важны для понимания согласования компонентов геосистем, а также для оценок их изменения в условиях меняющегося климата. На примере территории заказника “Удиль” мы показали, что закономерности могут быть найдены путем сравнения влажности с характеристиками рельефа. Подробные матрицы рельефа являются открытыми, что делает легко доступным анализ с их использованием. Выявление тесных статистических связей и успешная верификация моделей позволяет рассчитывать вероятностные карты влажности, которые являются более обоснованными связями с рельефом, чем полученные простой интерполяцией и экстраполяцией, поскольку рельеф является распределителем влаги, тепла и света.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ван П.С., Юрикова Е.А.* Информационно-статистическое моделирование организации лесных геосистем Нижнего Приамурья (на примере заказника “Удиль”) // Географические основы и экологические принципы региональной политики природопользования: Матер. Междунар. науч.-пр. конф., посв. памяти чл.-кор. РАН А.Н. Антипова. Иркутск, 2019. С. 788–791.
- Гопп Н.В.* Исследование влияния рельефа на почвенно-растительный покров // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2012. Т. 2. № 3. С. 77–81.
- Гопп Н.В., Нечаева Т.В., Савенков О.А., Смирнова Н.В., Смирнов В.В.* Методы геоморфометрии и цифрового картографирования для оценки пространственной изменчивости свойств агросерой почвы склона // Почвоведение. 2017. № 1. С. 24–34.
- Добровольский В.В.* Практикум по географии почв с основами почвоведения. М.: Просвещение, 1982. 127 с.
- Климина Е.М.* Ландшафтно-картографическое обеспечение территориального планирования (на примере Хабаровского края). Владивосток: Дальнаука, 2007. 132 с.
- Крауклис А.А.* Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука, 1979. 232 с.
- Коломыц Э.Г.* Бореальный экотон и географическая зональность: Атлас-монография. М.: Наука, 2005. 390 с.
- Коломыц Э.Г.* Локальные коэффициенты увлажнения и их значение для экологических прогнозов // Известия РАН. Сер. географ. 2010. № 5. С. 61–72.
- Комарова Т.А.* Сравнительная оценка условий среды на основе режимных наблюдений и экологических шкал // Комаровские чтения. 2004. № 50. С. 28–59.
- Неуструев С.С.* Элементы географии почв // Генезис и география почв. М.: Наука, 1977. С. 149–314.
- Никонов В.И.* Природные ландшафты Нижнего Приамурья // Сибирский географический сборник. 1975. № 10. С. 128–175.
- Петренко П.С.* Моносистемная организация лесных биогеоценозов на бореальном экотоне Нижнего Приамурья // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 84–92.
- Петренко П.С.* Пространственная организация лесных топогеосистем Нижнего Приамурья (на примере заповедника “Комсомольский”) // География и природные ресурсы. 2017. № 3. С. 36–45.
- Раменский Л.Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Шарая Л.С., Ван П.С.* Закономерные изменения температур почв на территории заказника “Удиль” (Нижнее Приамурье) // География и природные ресурсы. 2021. Т. 42. № 2(166). С. 51–58.
- Шарая Л.С., Сидякина Л.В.* Пространственная изменчивость зеленой массы травянистой растительности горы Могутова (Самарская Лука) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. XII. № 4. С. 94–103.
- Шарая Л.С., Шарый П.А.* Связь абиотических и биотических характеристик лесной экосистемы Жигули // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11. № 1. С. 22–29.
- Шарая Л.С., Шарый П.А.* Изучение пространственной организации лесных экосистем с помощью методов геоморфометрии // Экология. 2011. № 1. С. 3–10.
- Шарый П.А., Пинский Д.Л.* Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрациями металлов и рельефом // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1344–1356.
- Шарый П.А., Смирнов Н.С.* Механизмы влияния солнечной радиации и анизотропии местности на растительность темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Экология. 2013. № 1. С. 11–19.
- Hoylman Z.H., Jencso K.G., Hu J., Holden Z.A., Allred B., Dobrowski S., Robinson N., Martin J.T., Affleck D., Seielstad C.* The topographic signature of ecosystem climate sensitivity in the western United States // Geophysical Research Letters. 2019. V. 46. № 24. P. 14508–14520.
- Folwell S.S., Harris P.P., Taylor C.M.* Large-scale surface responses during European dry spells diagnosed from land surface temperature // J. Hydrometeorology. 2016. V. 17. № 3. P. 975–993.
- Lutz J.A., van Wageningen J.W., Franklin J.F.* Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park // J. Biogeography. 2010. V. 37. № 5. P. 936–950.

McLaughlin B.C., Ackerly D.D., Klos P.Z., Natali J., Dawson T.E., Thompson S.E. Hydrologic refugia, plants, and climate change // *Global Change Biology*. 2017. V. 23. № 8. P. 2941–2961.

Morelli T.L., Daly C., Dobrowski S.Z., Dulen D.M., Ebersole J.L., Jackson S.T., Lundquist J.D., Millar C.I., Maher S.P., Monahan W.B., Nydick K.R., Redmond K.T., Sawyer S.C., Stock S., Beissinger S.R. Managing climate change refugia for climate adaptation // *PLoS ONE*. 2016. V. 11. № 8. P. e0159909.

Ruosteenoja K., Markkanen T., Venäläinen A., Räisänen P., Peltola H. Seasonal soil moisture and drought occurrence in Europe in CMIP5 projections for the 21st century // *Climate Dynamics*. 2018. V. 50. № 3. P. 1177–1192.

Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis // *Geoderma*. 2002. V. 107. P. 1–32.

Vicente-Serrano S.M., Gouveia C., Camarero J.J., Beguería S., Trigo R., López-Moreno J.I., Azorín-Molina C., Pasho E., Lorenzo-Lacruz J., Revuelto J., Morán-Tejeda E., Sanchez-Lorenzo A. Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2013. V. 110. № 1. P. 52–57.

Wood J. Overview of software packages used in geomorphometry // *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science*. Amsterdam etc.: Elsevier, 2009. V. 33. Chapter 10. P. 257–267.

Natural Changes in Soils' Moisture in Coniferous Forests of the “Udyly” Natural Reserve in the Lower Amur Basin

L. S. Sharaya^{1, *} and P. S. Van²

¹*Institute of Ecology of Volga Basin of the RAS, Komzina st., 10, Tolyatti, Samara Oblast, 445003 Russia*

²*Federal State Budget Institution “Zapovednoye Priamur'ye”, Serysheva st., 60, Khabarovsk, 680038 Russia*

*E-mail: l_sharaya@mail.ru

In the low-mountainous part of the “Udyly” nature reserve, covered by larch and spruce-fir forests, landscape-ecological studies have been carried out on 25 test sites. In order to search for spatial change patterns, data were collected on soil moisture and temperatures, as well as the characteristics of phytocenoses. The results of the soil moisture analysis are reported in this article. Correlations between soil moisture and the landscape characteristics, obtained using the multiple regression method, showed that from 59 to 78% of the moisture variance can be explained by the landscape properties. The changes in humidity depend on the plot's position in the catena, the distance to the coast of the Sea of Okhotsk, and on the characteristic features of curvature flows. The explained variability of moisture content increases from 73 to 82% if, in addition to the landscape characteristics, other characteristics are additionally used as predictors of spatial variability, such as soil temperatures, particle size distribution, and characteristics of groups of phytocenoses. However, the successful verification of models based only on the landscape characteristics allows to obtain soil moisture matrices, which can be used to calculate probability maps of the phytocenoses characteristics.

Keywords: soil moisture, spatial modelling, landscape, multiple regression.

REFERENCES

Dobrovolskii V.V., *Praktikum po geografii pochv s osnovami pochvovedeniya* (Practical course on soil geography with the basics of soil science), Moscow: Prosveshchenie, 1982, 127 p.

Folwell S.S., Harris P.P., Taylor C.M., Large-scale surface responses during European dry spells diagnosed from land surface temperature, *J. Hydrometeorology*, 2016, Vol. 17, No. 3, pp. 975–993.

Gopp N.V., Issledovanie vliyaniya rel'efa na pochvenno-rastitel'nyi pokrov (Research of influence of a relief on a soil and vegetation cover), *Interespo Geo-Sibir'*, 2012, Vol. 2, No. 3, pp. 77–81.

Gopp N.V., Nechaeva T.V., Savenkov O.A., Smirnova N.V., Smirnov V.V., The methods of geomorphometry and digital soil mapping for assessing spatial variability in the properties of agrogray soils on a slope, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 1, pp. 20–29.

Hoylman Z.H., Jencso K.G., Hu J., Holden Z.A., Allred B., Dobrowski S., Robison N., Martin J.T., Affleck D., Seielstad C., The topographic signature of ecosystem climate

sensitivity in the western United States, *Geophysical Research Letters*, 2019, Vol. 46, No. 24, pp. 14508–14520.

Klimina E.M., *Landshaftno-kartograficheskoe obespechenie territorial'nogo planirovaniya (na primere Khabarovskogo kraja)* (Landscape and cartographic support of territorial planning (on the example of the Khabarovsk Territory)), Vladivostok: Dal'nauka, 2007, 132 p.

Kolomyts E.G., *Boreal'nyi ekoton i geograficheskaya zonal'nost'* (Boreal ecotone and geographic zoning), Moscow: Nauka, 2005, 390 p.

Kolomyts E.G., Lokal'nye koeffitsienty uvlazhneniya i ikh znachenie dlya ekologicheskikh prognozov (Local humidify factors and there importance for the ecological prognoses), *Izvestiya RAN. Ser. geograf.*, 2010, No. 5, pp. 61–72.

Komarova T.A., Sravnitel'naya otsenka uslovii sredy na osnove rezhimnykh nablyudenii i ekologicheskikh shkal (Comparative estimation of environment condition by means of regime observations and ecological scales), *Komarovskie chteniya*, 2004, No. 50, pp. 28–59.

- Krauklis A.A., *Problemy eksperimental'nogo landshaftovedeniya* (Experimental Landscape Science Challenges), Novosibirsk: Nauka, 1979, 232 p.
- Lutz J.A., van Wagendonk J.W., Franklin J.F., Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park, *J. Biogeography*, 2010, Vol. 37, No. 5, pp. 936–950.
- McLaughlin B.C., Ackerly D.D., Klos P.Z., Natali J., Dawson T.E., Thompson S.E., Hydrologic refugia, plants, and climate change, *Global Change Biology*, 2017, Vol. 23, No. 8, pp. 2941–2961.
- Morelli T.L., Daly C., Dobrowski S.Z., Dulen D.M., Ebersole J.L., Jackson S.T., Lundquist J.D., Millar C.I., Maher S.P., Monahan W.B., Nydick K.R., Redmond K.T., Sawyer S.C., Stock S., Beissinger S.R., Managing climate change refugia for climate adaptation, *PLoS ONE*, 2016, Vol. 11, No. 8., pp. e0159909.
- Neustruev S.S., Elementy geografii pochv (Elements of soil geography), In: *Genezis i geografiya pochv* (Genesis and soil geography), Moscow, 1977, pp. 149–314.
- Nikonov V.I., Prirodnye landshafty Nizhnego Priamur'ya (Natural landscapes of the Lower Amur region), *Sibirskii geograficheskii sbornik*, 1975, No. 10, pp. 128–175.
- Petrenko P.S., Monosistemnaya organizatsiya lesnykh biogeotsenozov na boreal'nom ekotone Nizhnego Priamur'ya (Monosystem organization of forest geosystems on the boreal ecotone in Lower By-Amur region), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2014, Vol. 16, No. 1, pp. 84–92.
- Petrenko P.S., Prostranstvennaya organizatsiya lesnykh topogeosistem Nizhnego Priamur'ya (na primere zapovednika "Komsomol'skii") (Spatial organization of spatial topogeosystems in the Lower Amur region (a case study of the Komsomol'skii Zapovednik)), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2017, No. 3, pp. 36–45.
- Ramenskii L.G., *Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova* (Problems and methods in the study of the plant cover: collected works), Leningrad: Nauka, 1971, 334 p.
- Ruostenoja K., Markkanen T., Venäläinen A., Räisänen P., Peltola H., Seasonal soil moisture and drought occurrence in Europe in CMIP5 projections for the 21st century, *Climate Dynamics*, 2018, Vol. 50, No. 3, pp. 1177–1192.
- Sharaya L.S., Sharyi P.A., Izuchenie prostranstvennoi organizatsii lesnykh ekosistem s pomoshch'yu metodov geomorfometrii (Geomorphometric study of the spatial organization of forest ecosystems), *Ekologiya*, 2011, No. 1, pp. 3–10.
- Sharaya L.S., Sharyi P.A., Svyaz' abioticheskikh i bioticheskikh kharakteristik lesnoi ekosistemy Zhiguli (Relationships between abiotic and biotic features in the forest ecosystem Zhiguli), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2009, Vol. 11, No. 1–1, pp. 22–30.
- Sharaya L.S., Sidiyakina L.V., Prostranstvennaya izmenchivost' zelenoi massy travyanistoi rastitel'nosti gory Mogutova (Samarskaya Luka) (Spatial variability of green mass of herbaceous plants on Mount Mogutova (Samarskaya Luka)), *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy*, 2018, Vol. XII, No. 4, pp. 94–103.
- Sharaya L.S., Van P.S., Zakonomernye izmeneniya temperatur pochv na territorii zakaznika "Udyl'" (Nizhnee Priamur'e) (Regular changes in soil temperatures on the territory of the Udyl' wildlife reserve (Lower Amur region)), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2021, Vol. 42, No. 2(166), pp. 51–58.
- Shary P.A., Pinskii D.L., Statistical evaluation of the relationships between spatial variability in the organic carbon content in gray forest soils, soil density, concentrations of heavy metals, and topography *Eurasian Soil Science.*, 2013, Vol. 46, No. 11, pp. 1076–1087.
- Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V., Fundamental quantitative methods of land surface analysis, *Geoderma*, 2002, Vol. 107, pp. 1–32.
- Shary P.A., Smirnov N.S., Mechanisms of the effects of solar radiation and terrain anisotropy on the vegetation of dark conifer forests in the Pechora-Ilych state biosphere reserve, *Russian J. Ecology*, 2013, Vol. 44, No. 1, pp. 9–17.
- Van P.S., Yurikova E.A., Informatsionno-statisticheskoe modelirovanie organizatsii lesnykh geosistem Nizhnego Priamur'ya (na primere zakaznika "Udyl'") (Informational statistic modeling of forest geosystems' organization for the Low Priamurye territory (by the example of "Udyl'" nature reserve)), *Geographical foundations and environmental principles of regional policy of nature management*, Proc. of International Sci.-Pract. Conf., Irkutsk, pp. 788–791.
- Vicente-Serrano S.M., Gouveia C., Camarero J.J., Beguería S., Trigo R., López-Moreno J.I., Azorín-Molina C., Pasho E., Lorenzo-Lacruz J., Revuelto J., Morán-Tejeda E., Sanchez-Lorenzo A., Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2013, Vol. 110, No. 1, pp. 52–57.
- Wood J., Overview of software packages used in geomorphometry, In: *Geomorphometry: Concepts, Software, Applications. Developments in Soil Science*, Amsterdam etc.: Elsevier, 2009, Vol. 33, Chapter 10, pp. 257–267.

УДК 582.475.3:630*552:551.583.4(282.247.11)

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КЛИМАТИЧЕСКОГО СИГНАЛА В РАДИАЛЬНОМ ПРИРОСТЕ ЕЛИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ПЕЧОРЫ¹

© 2022 г. А. В. Манов^а, *, И. Н. Кутявин^а^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

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

Поступила в редакцию 22.04.2021 г.

После доработки 18.06.2021 г.

Принята к публикации 06.10.2021 г.

В работе представлено описание статистических зависимостей климатического воздействия на радиальный прирост деревьев ели в сети из шести дендрохронологических участков в ельниках, растущих в разных лесорастительных подзонах Печорского бассейна. Для ели на каждом участке получена обобщенная древесно-кольцевая хронология продолжительностью 127–174 лет, которая отражает локальные особенности ее роста. С помощью кластерного анализа выделена группа обобщенных хронологий со сходными параметрами, включающая притундровые и северотаежные ельники. Отдельно от кластера отстоит хронология ели в более продуктивных среднетаежных ельниках. В пределах кластера ширина годичных колец ели отражает положительный сигнал температуры воздуха в июне и отрицательный сигнал на термические условия вегетационного сезона прошлого года. В конце вегетации на рост стволов ели в толщину положительно влияют атмосферные осадки. В среднетаежных ельниках на фоне слабых неустойчивых климатических сигналов выделяется достоверная отрицательная связь между радиальным приростом ели и температурой воздуха в мае. Использование корреляционных функций со скользящими 15-дневными рядами климатических переменных позволило уточнить временной диапазон влияния изменений температуры воздуха и осадков вегетационного сезона на ширину годичных колец ели. С изменением климатических условий окружающей среды меняются отношения сигнал/климат в древесно-кольцевых хронологиях ели.

Ключевые слова: ель сибирская, радиальный прирост, обобщенная древесно-кольцевая хронология, функция отклика, температура воздуха, атмосферные осадки.

DOI: 10.31857/S0024114822010053

Печорский бассейн – водосборная площадь размером 32.2 млн га – расположен на северо-востоке европейской части России и охватывает часть территории Республики Коми и Ненецкого автономного округа (рис. 1). Северную часть бассейна занимает тундра, большая часть его территории располагается в бореальной зоне. Лесопокрываемая площадь бассейна составляет около 17 млн га, из которой 35% относится к притундровой зоне, 34% – к подзоне северной и 31% – к подзоне средней тайги (Бобкова, 2003). В бассейне р. Печоры расположены самые крупные резерваты темнохвойной тайги на европейском Севере (национальный парк «Югыд ва» и Печоро-Илычский заповедник). Аборигенные леса являются индикатором глобальных природных процессов, поэтому в условиях меняющегося климата нуж-

даются в постоянном мониторинге развития и состояния.

Большинство дендроклиматических исследований посвящены пограничным лесным сообществам, развивающимся в экстремальных экологических условиях на северной и высокогорной границе леса, где радиальный прирост древесных растений лимитирован единственным климатическим фактором – температурой воздуха (Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996; Шишов, 2007; Манов, 2014; Манов, Загирова, 2015 и др.), и на южной границе леса, где он регулируется количеством осадков (Балыбина, 2006; Тишин, 2008; Магда и др., 2011; Матвеев, Тимащук, 2019; Бабушкина, 2020 и др.). С улучшением условий произрастания спектр лимитирующих факторов, определяющих рост деревьев, увеличивается, вследствие чего климатическая составляющая в регулировании ширины годичных колец может проявляться нестабильно. Реакция древесных растений на

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

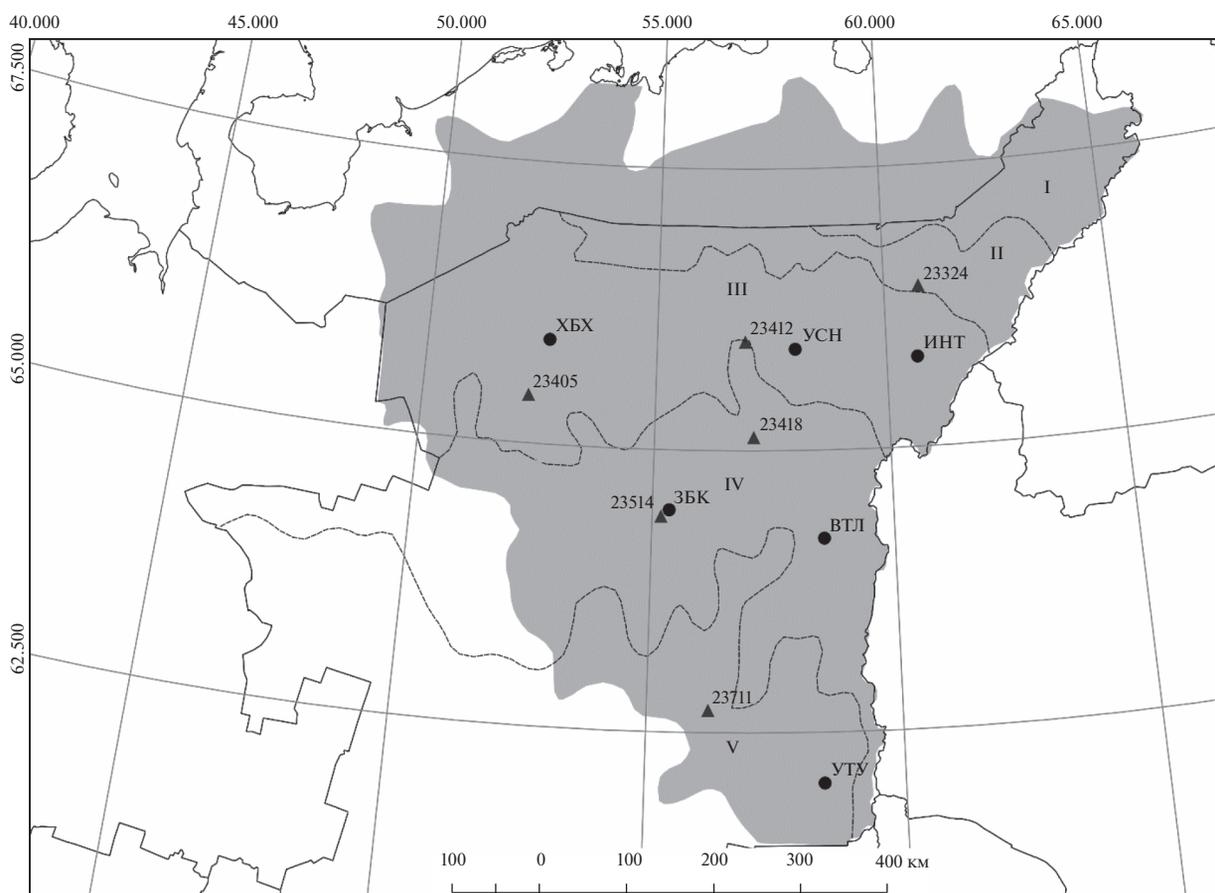


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Серая область – территория Печорского бассейна; точка – район сбора образцов древесины; треугольники – ключевые метеостанции; буквами указан код участка, цифрами – синоптический индекс метеостанций: 23405 – Усть-Цильма; 32412 – Усть-Уса; 23324 – Петрунь; 23514 – Ираель; 23418 – Печора; 23711 – Троицко-Печорск. Природные подзоны: I – зона тундр, II – лесотундра, III – притундровая полоса, IV – северная тайга, V – средняя тайга.

окружающую среду в этих условиях во многом определяется их адаптивными способностями (Ваганов, Шашкин, 2000).

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) является доминирующей породой в лесах Печорского бассейна и распространена в таежной зоне и лесотундре (Лесное ..., 2000). Она формирует смешанные по видовому составу разновозрастные древостои, и как эдификатор трансформирует экологические условия для развития подчиненных ярусов растительности. Благодаря своей экологической пластичности ель может развиваться как на песчаных, так и на суглинистых почвах (Коренные ..., 2006). Являясь долговечной и отзывчивой на изменения внешних условий породой, ель хорошо подходит для древесно-кольцевого анализа (Шиятов и др., 2000).

Исследований по выявлению климатического сигнала в радиальном приросте ели в масштабе такого крупного региона Европы с малонарушенными лесами, как Печорский бассейн, до настоящего времени не проводилось. У сосны обыкновенной

(*Pinus sylvestris* L.) отклик годовых колец на климатические факторы изучался на локальных территориях бассейна, приуроченных к северному пределу произрастания сосняков лишайниковых (Манов, 2014; Гурская и др., 2017). В верховьях р. Печоры проводились исследования по сопоставлению древесно-кольцевых хронологий сосны с реконструированными пожарами в том же районе (Drobyshev et al., 2004).

Настоящая работа направлена на выявление связей между количественными показателями радиального прироста ныне растущих старых деревьев ели и климата (температура воздуха, осадки), в зависимости от временного периода и лесорастительных условий в Печорском бассейне.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Краткая метеорологическая характеристика бассейна реки Печоры представлена по материалам Научно-прикладного справочника ... (1989) и Атласа ... (1997). Отмечено, что большая протя-

женность Печорского бассейна с юга на север (750 км), а в нижнем течении и с запада на восток (700 км), а также различия физико-географических условий создают разные климатические условия региона. Климат бассейна суровый, зима многоснежная, продолжительная, морозная, лето короткое, умеренно теплое, в северных регионах прохладное. Весна и осень длительные, холодные, однако прибрежные районы нижней Печоры из-за больших масс теплой воды, поступающей с юга, долгое время подпитываются теплом. Многоводная река, обширные и многочисленные болота, обилие осадков на фоне слабого испарения обуславливают избыточную влажность климата бассейна. Световой период с июня по июль длится круглые сутки, что обуславливает увеличение суммы ФАР, снижая перепады температуры в течение суток.

На лесной территории Печорского бассейна среднегодовая температура воздуха понижается с юга на север от -1.1 до -3.5°C , годовое количество осадков в этом направлении также снижается от 700 до 500 мм. В горных районах Урала количество осадков доходит до 1500 мм. Переход среднесуточной температуры через 0°C весной в верховьях Печоры наблюдается со второй декады апреля, а на северной границе лесорастительной зоны – с первой декады июня. Продолжительность вегетационного периода (количества дней с температурой воздуха $\geq +5$) в этом регионе составляет 30–40 дней на севере и около 100 дней на юге.

В большинстве районов высоких и средних широт Северного полушария с начала 20-го столетия отмечается потепление климата и слабый рост атмосферных осадков. Не обошли они стороной и Печорский бассейн. Так, севернее 64 параллели норма годовой температуры воздуха повысилась на $0.3-0.5^{\circ}\text{C}$, а южнее ее – на $0.1-0.3^{\circ}\text{C}$. Осадки весьма непостоянны в пространстве, считается, что в арктических регионах они увеличиваются каждое десятилетие на $0.5-1\%$ (McBean et al., 2005).

Большая часть территории Печорского бассейна приходится на низменность с одноименным названием, которая располагается между Тиманским кряжем и Уральским хребтом и простирается на север до Баренцева моря (Атлас ..., 1964).

В растительном покрове Печорского бассейна преобладают хвойные леса (85.3% лесопокрытой площади), из них 63% занимают ельники. Ель распространена по всей территории бассейна, за исключением площадей с мощными песчаными грунтами.

Лесные сообщества для изучения подбирались на относительно ровном рельефе произрастания, причем самые старые деревья на протяжении жизни не подвергались влиянию антропогенных, эн-

томо-фитопатологических и катастрофических факторов, что могло повлиять на прирост и состояние древостоев.

Дендрохронологический материал собирали в еловых фитоценозах на шести участках, которые распределены по территории Печорского бассейна по широте и долготе (рис. 1). Они располагаются в притундровой зоне и подзонах северной и средней тайги. Каждый участок занимает однородные природно-климатические условия и объединяет близлежащие ельники из одной группы типов леса. Участкам присвоен трехбуквенный код по названиям близлежащих населенных пунктов: ХБХ – с. Хабариха; УСН – г. Усинск; ИНТ – г. Инта; ЗБК – п. Зеленоборск; ВТЛ – г. Вуктыл; УТУ – с. Усть-Унья.

В притундровой зоне расположены дендрохронологические участки ХБХ ($65^{\circ}56'$ с.ш.; $52^{\circ}39'$ в.д.), УСН ($65^{\circ}54'$ с.ш.; $58^{\circ}01'$ в.д.) и ИНТ ($65^{\circ}48'$ с.ш.; $60^{\circ}40'$ в.д.). Участки ХБХ и УСН находятся на Печорской низменности, а участок ИНТ – в предгорьях Приполярного Урала. Растительный покров участков представлен переувлажненными ельниками сфагновой группы типов. Участки ЗБК ($64^{\circ}28'$ с.ш.; $55^{\circ}21'$ в.д.) и ВТЛ ($64^{\circ}13'$ с.ш.; $58^{\circ}33'$ в.д.) расположены в подзоне северной тайги. Западный участок ЗБК находится на территории Печорской низменности и представлен ельниками зеленомошной группы типов, а восточный ВТЛ – в предгорьях на границе Северного и Приполярного Урала – ельниками долгомошной группы. Участок УТУ ($62^{\circ}03'$ с.ш.; $58^{\circ}27'$ в.д.) расположен в подзоне средней тайги в предгорьях Северного Урала и включает в себя ельники зеленомошной группы типов.

В работе были использованы архивы инструментальных метеоданных (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori>) с суточным ходом температуры воздуха и атмосферных осадков по ключевым (имеющим длительный, непрерывный период наблюдений), наиболее близко расположенным к дендрохронологическим участкам метеостанциям (рис. 2).

Сбор и подготовку образцов древесины (кернов, спилов) для анализа проводили по методикам, принятым в дендрохронологии (Шиятов и др., 2000; Горячев, 2003; Grissino-Mayer, 2003). Измерение ширины годичных колец и перекрестную датировку образцов древесины выполняли на измерительном приборе LINTAB под биноклем с использованием программ TSAP (Rinn, 1996) и COFENA (Grissino-Mayer, 2001). Анализ полученных результатов (индивидуальных хронологий) делали в программных пакетах dplR (Bunn, 2008) и treeclim (Zang, Biondi, 2015) из среды R (<https://cran.r-project.org>). Индивидуальные хронологии подвергались стандартизации (расчет индексов прироста) путем использования отрицательной экспоненциальной функции для ис-

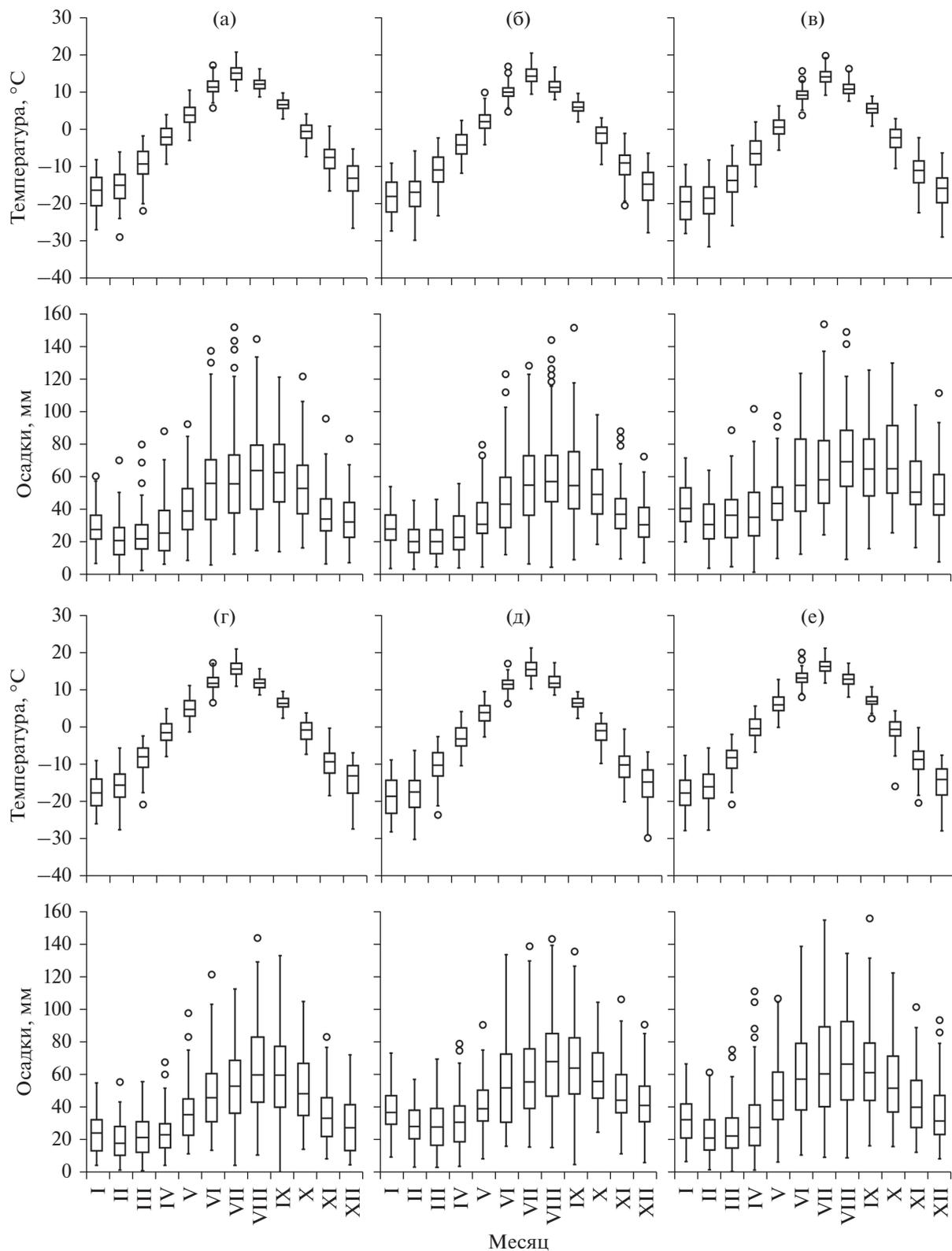


Рис. 2. Климатограммы по данным метеостанций: а – Усть-Цильма (1920–2013); б – Усть-Уса (1936–2014); в – Петрунь (1934–2013); г – Израель (1960–2015); д – Печора (1944–2014); е – Троицко-Печорск (1893–2018). Прямоугольники – интерквартильный размах; горизонтальные линии – медианы; вертикальные усы – диапазон данных; маркеры – выбросы единичных данных.

ключения неклиматических трендов, а также удаления автокорреляционной зависимости с помощью модели авторегрессии. Полученные остаточные индексы прироста были объединены в обобщенный ряд для каждого участка путем расчета взвешенных средних. Качество древесно-кольцевых хронологий оценивали по их статистическим характеристикам: коэффициенту корреляции Пирсона, среднему коэффициенту чувствительности, автокорреляции первого порядка и общему популяционному сигналу хронологии *EPS*. За пороговую величину *EPS* принято значение 0.85, при которой общая дисперсия ниже этого порога указывает на недопустимое количество шума в хронологиях (Wigley et al., 1984).

Для выявления возможного сходства признаков обобщенных древесно-кольцевых хронологий ели из разных условий местопроизрастания применен метод одиночной связи в кластерном анализе в программном пакете *pvclust* (Suzuki, Shimodaira, 2006) из среды R.

Степень влияния климата на радиальный прирост ели оценивали по показателям функции отклика за период с мая предыдущего года (относительно времени формирования годичного кольца) по сентябрь текущего года. Данный подход основан на получении значений коэффициентов множественной линейной регрессии для климатических переменных отдельных месяцев, статистическая значимость которых проверялась бутстреп-методом (Zang, Biondi, 2015).

Временные интервалы положительных и отрицательных климатических сигналов в радиальном приросте ели определяли для вегетационного периода текущего года (с мая по сентябрь), в течении которого фиксируется максимальный прирост древесины. Для анализа были рассчитаны коэффициенты корреляции Пирсона между климатическими переменными в 15-дневном скользящем окне с шагом 5 дней. Длительный промежуток времени дает возможность фиксирования климатических изменений годичными кольцами (Бенькова и др., 2012).

Стабильность отношений сигнал/климат в древесно-кольцевых хронологиях ели в течение продолжительного времени по каждому месяцу вегетационного периода текущего года оценивали с помощью скользящей корреляционной функции в дендроклиматическом окне с 25-летним интервалом и с шагом 5 лет (Zang, Biondi, 2015). В работах преимущественно используют интервалы скользящего окна от 20 до 35 лет. В пределах рассматриваемого нами периода 1899–2018 гг. 25 и 30-летние интервалы имеют наиболее схожий характер и показывают больше статистически значимых значений корреляции индексов радиального прироста ели с температурами и осадками, чем 20 и 35-летние. Детальней результаты исследования демон-

Таблица 1. Статистические показатели древесно-кольцевых хронологий ели

Код участка	<i>N</i>	<i>r</i>	<i>Sens</i>	<i>Ar1</i>	<i>EPS</i> ≥ 0.85
ХБХ	24	$\frac{0.60}{0.66}$	$\frac{0.30}{0.37}$	$\frac{0.67}{0}$	1856–2013
УСН	12	$\frac{0.71}{0.69}$	$\frac{0.28}{0.35}$	$\frac{0.74}{0}$	1854–2014
ИНТ	28	$\frac{0.61}{0.65}$	$\frac{0.26}{0.31}$	$\frac{0.55}{0}$	1883–2013
ЗБК	37	$\frac{0.54}{0.60}$	$\frac{0.26}{0.31}$	$\frac{0.62}{0}$	1889–2015
ВТЛ	30	$\frac{0.59}{0.64}$	$\frac{0.26}{0.33}$	$\frac{0.71}{0}$	1883–2014
УТУ	30	$\frac{0.60}{0.63}$	$\frac{0.23}{0.29}$	$\frac{0.76}{0}$	1845–2018

Примечание. *N* – число деревьев в хронологии; *r* – межсерийный коэффициент корреляции; *Sens* – коэффициент чувствительности; *Ar1* – автокорреляция первого порядка; *EPS* – общий популяционный сигнал хронологии. В числителе представлены расчеты по стандартным древесно-кольцевым хронологиям, в знаменателе – по остаточным.

стрирует 25-летнее скользящее окно из-за краткости периода времени.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На шести дендрохронологических участках ельников в Печорском бассейне были датированы образцы древесины с 400 вековых деревьев ели. Из них методом перекрестной датировки отобрана 161 индивидуальная древесно-кольцевая хронология, показывающая достаточно высокие межсерийные корреляционные связи (*r*) и чувствительность (*Sens*) к внешним факторам среды (табл. 1). Исключение нами значительного числа датированных образцов древесины ели из работы обусловлено индивидуальностью динамики радиального прироста деревьев в сомкнутых, полидоминантных, разновозрастных древостоях. В относительно благоприятных почвенно-климатических условиях лимитирующие ширину годичных колец факторы, мы полагаем, могут меняться под действием конкурентных взаимоотношений между деревьями, тем самым уменьшая влияние климатических условий на их прирост. Так, с улучшением экологических условий при продвижении с севера на юг теснота связи (*r*) между индивидуальными сериями хронологий и их чувствительность (*Sens*) снижаются, резко увеличивается число деревьев ели, отличающихся неоднородностью динамики прироста ствола по толщине. Во всех дендрохронологических участках отмечаются высокие значения автокорреляции первого порядка (*Ar1*), что свидетельствует о

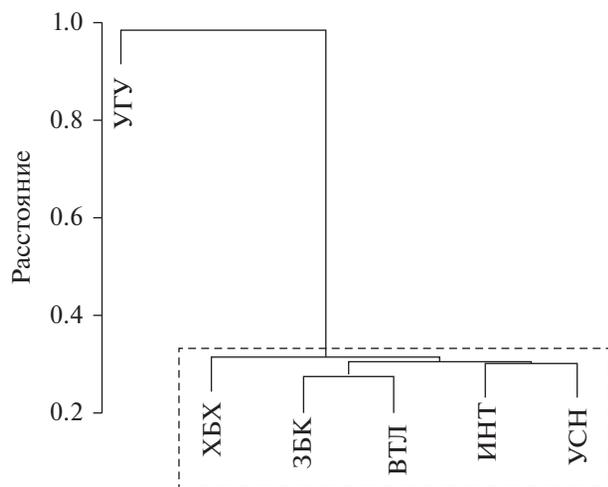


Рис. 3. Дендрограмма кластеризации обобщенных древесно-кольцевых хронологий ели.

связи текущего годовичного прироста древесины ели с погодными условиями прошлых лет. Согласно показателям $EPS \geq 0.85$, древесно-кольцевые хронологии имеют достаточную обеспеченность дендрохронологическими данными. Хорошая согласованность этих индивидуальных рядов позволила объединить их в шесть обобщенных хронологий длительностью от 127 до 174 лет (табл. 1).

По итогам кластерного анализа обобщенных древесно-кольцевых хронологий ели выявлена группа хронологий, объединяющая участки притундровой зоны и северной тайги: ХБХ, УСН, ИНТ, ЗБК и ВТЛ (рис. 3). Отдельно от них отстоит обобщенная хронология участка УТУ, представленная наиболее продуктивными древостоями среднетаежных ельников зеленомошной группы типов. Итоги кластеризации обобщенных хронологий согласуются с результатами функции отклика радиального прироста ели на погодные условия в районах исследований (рис. 4). Степень воздействия температуры воздуха и осадков на радиальный прирост деревьев ели по притундровым и северотаежным дендрохронологическим участкам имеет относительную схожесть. Древесно-кольцевые хронологии в еловых сообществах притундровой зоны (ХБХ, УСН, ИНТ) наиболее чувствительны к июньской температуре и слабее реагируют на июльскую, о чем свидетельствует достоверная положительная связь радиального прироста ели на температуру воздуха летних месяцев (рис. 4, I, а–в). Также положительный отклик на июньскую температуру показывают древесно-кольцевые хронологии подзоны северной тайги на участках ЗБК и ВТЛ, однако отчетливый сигнал июльской температуры в радиальном приросте ели в них отсутствует (рис. 4, I, г, д). Древесно-кольцевая хронология по среднетаежным ельникам на участке УТУ значимые положительные

связи с температурой воздуха не проявляет (рис. 4, I, е). Отрицательное влияние температуры воздуха на радиальный прирост ели возникает в ряде хронологий в весенний и осенний периоды (рис. 4, I, а, г, е). Достоверную отрицательную связь демонстрируют древесно-кольцевые хронологии ели из притундровой зоны и северной тайги (ХБХ, ИНТ, ЗБК, ВТЛ) с температурой воздуха вегетационного периода предыдущего года (рис. 4, I, а, в, г, д). В зимние месяцы участие температуры в ростовых процессах ели не выражено. Сходство во влиянии атмосферных осадков на радиальный прирост ели между дендрохронологическими участками ХБХ, УСН, ИНТ, ЗБК (рис. 4, II, а–г) отмечается лишь в последние месяцы вегетационного периода (август, сентябрь). А прямое влияние зимних осадков на рост взрослых деревьев в многоснежном регионе мы считаем маловероятным.

Как показал анализ функции отклика, климатический сигнал радиального прироста ели проявляется в основном в течение вегетационного периода. Для этого периода при помощи корреляционного анализа были выявлены календарные сроки с положительными и отрицательными связями прирост/климат (рис. 5). Древесно-кольцевые хронологии с дендрохронологических участков притундровой зоны ХБХ, УСН, ИНТ показывают длительный (с середины мая по конец июля), а затем короткий (в середине августа) положительный сигнал на температуру воздуха (рис. 5, а–в). В средней тайге в древесно-кольцевых хронологиях на участках ЗБК и ВТЛ положительный температурный сигнал проявляется слабее, чем в притундровых ельниках (рис. 5, г, д). В радиальном приросте ели с участка УТУ отражается длительный отрицательный климатический сигнал, длящийся до середины июля, и снова он принимает отрицательное значение через 25 дней (рис. 5, е). Реакция радиального прироста ели на атмосферные осадки в продолжение вегетационного сезона слабо согласуется между участками. Лишь с конца июля в большинстве древесно-кольцевых хронологий ели с северных и центральных участков (ХБХ, ИНТ, ЗБК и ВТЛ) проявляется положительный сигнал на осадки (рис. 5, а, в, г, д).

В течение всего анализируемого периода ни одна древесно-кольцевая хронология не проявляет стабильного климатического сигнала (табл. 2). Древесно-кольцевые хронологии ели в условиях Севера на участках ХБХ и ИНТ в притундровой зоне показывают положительный сигнал температуры воздуха июня лишь в начале наблюдений (до 1968 года), а затем он ослабевает до статистически незначимого уровня. Наоборот, у древесно-кольцевых хронологий ели на участках УСН, ЗБК и ВТЛ положительный сигнал температуры июня встречается в последние 40 лет. Древесно-кольце-

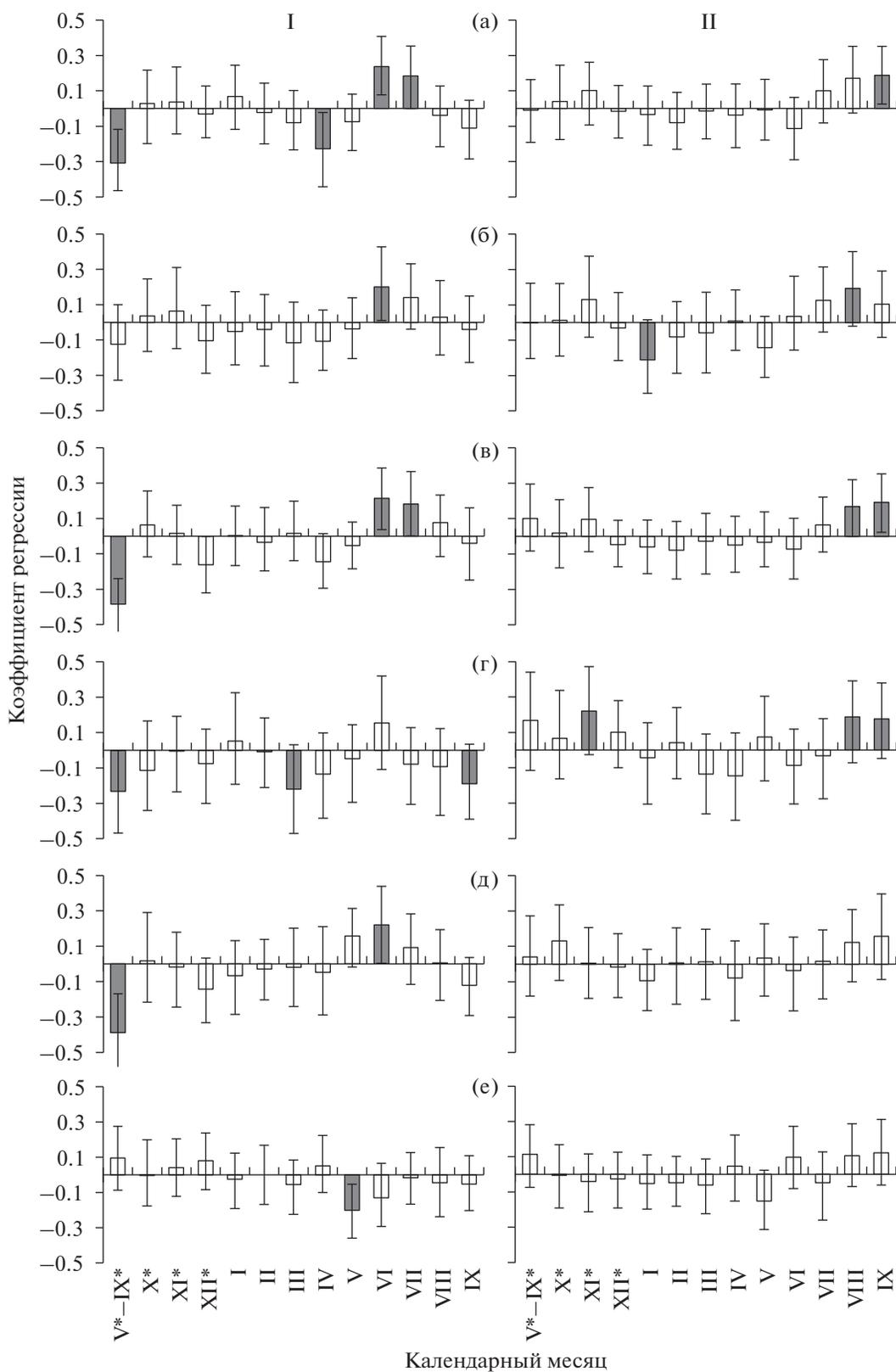


Рис. 4. Функция отклика радиального прироста ели на среднемесячные температуры воздуха (колонка I) и суммы месячных осадков (колонка II) за вегетационный период предыдущего года (V*–IX*) и за период с октября предыдущего года (X*) по сентябрь текущего года (IX). Темные столбцы – уровень значимости $p \leq 0.05$, вертикальные линии – 95%-ный доверительный интервал.

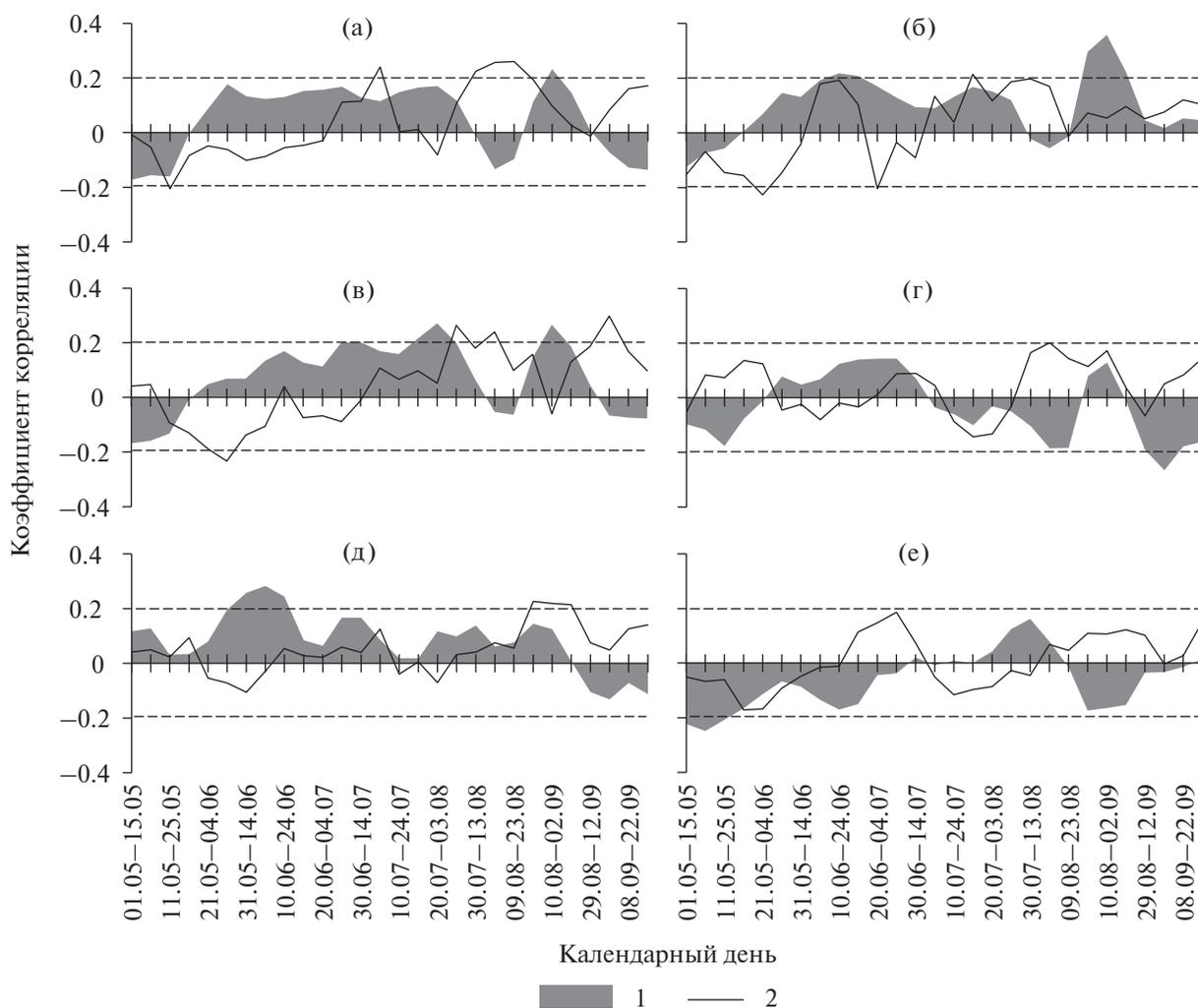


Рис. 5. Корреляция древесно-кольцевых хронологий ели со средней температурой воздуха (1) и суммой осадков (2) в 15-дневном скользящем окне с шагом 5 дней по участкам: а – ХБХ; б – УСН; в – ИНТ; г – ЗБК; д – ВТЛ; е – УТУ. Пунктирные линии указывают на коэффициенты корреляции $r \geq 0.2$ при значимости $p \leq 0.05$.

вая хронология южных районов бассейна (УТМ) имеет отрицательный сигнал температуры мая в начале наблюдений (до 1943 г.). Непрерывное положительное влияние атмосферных осадков на радиальный прирост ели отмечается в августе с 1944 по 1998 гг. в древесно-кольцевых хронологиях на участке ХБХ. В остальных хронологиях осадки имеют кратковременный как положительный, так и отрицательный сигнал.

На большей части территории Печорского бассейна лимитирующим фактором прироста древесины ели является температура воздуха, которая в зависимости от календарной даты может иметь как положительный (вегетационный период текущего года), так и отрицательный (вегетационный период предыдущего года) сигнал. В Северной Европе большинство хронологий ширины годичных колец хвойных деревьев имеют оптимальный положительный сезонный сигнал температуры возду-

ха с июня по август, а в Северной Сибири он короче – с июня по июль (Briffa et al., 2002). В центральной и северной Фенноскандии древесно-кольцевые хронологии ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в значительной степени коррелируют с текущей летней температурой, особенно с июньской, сила связи которых увеличивается с юга на север (Mäkinen et al., 2002). А влияние летних атмосферных осадков на радиальный прирост ели в этом регионе имеет слабовыраженный отрицательный сигнал. В лесах Печорского бассейна, приуроченных к притундровой зоне и подзоне северной тайги, ель показывает слабую положительную реакцию прироста по толщине на осадки августа-сентября, что, на наш взгляд, носит локальный характер. Показано, что в бореальном биоклиматическом поясе отсутствует какая-либо пространственная согласованность влияния осадков вегетационного сезона на ширину

Таблица 2. Временная динамика климатического сигнала в радиальном приросте ели за вегетационный период

Год	ХБХ	УСН	ИНТ	ЗБК	ВТЛ	УТУ
1899–1923						–T(V)
1904–1928						–T(V)
1909–1933						–T(V)
1914–1938						–T(V)
1919–1943						–T(V)
1924–1948	+T(VI, VII)					+T(VII) –O(VII)
1929–1953	+T(VI, VII)					–T(VI)
1934–1958	+T(VI) +O(VII) –O(VI)		+T(VI, VII)			–
1939–1963	+T(VI, VIII)	+O(VII)	+T(VI)			–T(VI)
1944–1968	+T(VI) +O(VIII)	+O(VII)	+T(VI) +O(IX)			–T(VI)
1949–1973	+O(VIII)	–	–		–	–
1954–1978	+O(VIII)	–	–		+O(IX)	–
1959–1983	+O(VIII)	+O(VIII)	–		+O(VIII)	–
1964–1988	+O(VIII)	+O(VIII)	–O(V)	–	+O(VIII)	+O(VIII)
1969–1993	–	+T(VIII)	–	–	+T(VII, VIII)	+O(VIII)
1974–1998	+T(VII) +O(VIII)	–T(IX) +O(IX)	+O(VIII) –O(V)	+O(VIII)	+T(VIII) +O(VIII)	–
1979–2003	+O(IX)	+T(VI) –T(IX) +O(VI, IX)	+O(VIII, IX) –O(V)	–T(IX)	+T(VI)	+O(VIII)
1984–2008	–T(IX)	+O(VI, IX) –O(V)	–T(IX) +O(VIII) –O(V)	–T(IX)	+T(VI)	–
1989–2013	–T(IX)	+T(VI) –O(V)	+T(VII) –T(IX) –O(V)	+T(VI) –T(IX)	+T(VI) –T(IX)	–
1994–2018						–

Примечание. В таблице приведены коэффициенты корреляции на уровне $p < 0.05$; в скобках указаны календарные месяцы; T – температура воздуха; O – осадки; +/- – знаки отклика; – – статистически значимые коэффициенты отсутствуют. Интервалы времени (годы) – скользящее окно шириной 25 лет со смещением 5 лет.

годовых колец хвойных деревьев (Briffa at al., 2002).

Проявление отрицательных связей ширины годовых колец ели с температурой воздуха в весенний период мы связываем с термическими условиями корнеобитаемого слоя почвы. По К.С. Бобковой (1987), в сомкнутом насаждении в условиях средней тайги начало роста корней ели наблюдается при достижении среднесуточной температуры почвы +3...+6°C. В условиях Печорского бассейна ростовые процессы в корнях могут задерживаться до конца мая-начала июня, пока не сойдет снежный покров и температура почвы не повысится до указанных выше величин. Однако

положительные значения среднесуточных температур приземного воздуха начинаются с середины апреля в южной части и с последней декады мая в северо-восточной части бассейна (Атлас, 1997). На наш взгляд, сочетание этих факторов, когда почва еще слабо прогрета, а воздух уже нагрелся до величин, достаточных для начала ростовых процессов, приводит к отрицательному воздействию температурных условий на радиальный прирост деревьев ели в начале вегетационного сезона.

Выявленный нами в большинстве древесно-кольцевых хронологий ели Печорского бассейна отрицательный сигнал на температурные условия прошлогоднего вегетационного сезона был также

отмечен для ели сибирской, произрастающей от Полярного до Северного Урала (Шиятов и др., 1992) и на северной границе леса Западной Сибири (Ваганов и др., 1996). Такой же отрицательный сигнал был выявлен и в некоторых древесно-кольцевых хронологиях ели европейской и сибирской из банка данных (The International Tree-Ring Data Bank) для Европейского Севера России (Мацковский и Соломина, 2011). Отрицательный сигнал встречается в древесно-кольцевых хронологиях ели европейской в Московской области (Липаткин и др., 2007; Мацковский, Соломина, 2011), на юго-западе Германии и юге Финляндии (Mäkinen et al., 2002), а также в хронологиях ели Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch. & С.А. Mey) в центральном Тянь-Шане Киргизии (Соломина и др., 2011) и Китая (Wang et al., 2005). Этот единый фактор, влияющий на радиальный прирост елей из разных ареалов обитания, с трудом поддается объяснению. Мы придерживаемся трактовки С.Г. Шиятова и др. (1992) и Н. Mäkinen et al. (2002), которые считают, что отрицательная связь между температурами предыдущего лета и текущим приростом древесины деревьев ели может быть связана с расходом продуктов фотосинтеза на цветение ее в следующем сезоне.

Обнаруженный с помощью корреляционного анализа в 15-ти дневном скользящем окне в древесно-кольцевых хронологиях притундровых ельников положительный температурный сигнал в середине августа, вероятно, отражает период формирования поздней древесины ели, когда еще погода в данном регионе остается довольно теплой. В более южных условиях местообитания на ширину годичных колец ели усиливается влияние конкурентных отношений между растениями за питательные элементы в почве и жизненное пространство, которые, вероятно, заглушают климатический сигнал, что ведет к снижению чувствительности древесно-кольцевых хронологий.

На неустойчивость связи прирост/климат в течение всего периода учета климатических данных по ключевым метеостанциям могла повлиять общая для всей России и всего северного полушария тенденция потепления климата в последние 40 лет и слабое увеличение количества атмосферных осадков (Доклад ..., 2019). Улучшение термических условий в Печорском бассейне должно способствовать усилению температурного сигнала в ширине годичных колец ели. Однако, как показывают наши исследования, это происходит не на всех участках. Наоборот, в притундровой зоне, где сильнее всего должен был проявиться этот сигнал, древесно-кольцевые хронологии в ельниках на участках ХБХ и ИНТ после 1968 года демонстрируют его спад. В последнее время появились суждения об ослаблении реакции радиального прироста деревьев на повышение температуры (Briff et al., 1998). Так, в субарктических районах

Урала и Сибири при потеплении климата в 20–40-е гг. XX в. увеличение прироста деревьев было более синхронным с повышением температуры, чем при потеплении климата в конце этого века (Ваганов и др., 1996). Согласно исследованиям Т.Х. Максимова и Т. Койке (1999), в условиях повышенной температуры воздуха и удвоенной концентрации углекислоты отмечается гомеостатическая приспособленность древесных пород к этим факторам. Авторы указывают, что продукционный процесс растений в условиях возможного потепления климата будет в основном лимитирован эндогенными факторами – устойчивой проводимостью, а также экзогенными – обеспеченностью растений влагой и минеральными органогенами, особенно азотом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что бассейн реки Печоры охватывает большую территорию, включающую разные лесорастительные подзоны и типы леса, где продолжительность вегетационного периода варьирует в пространстве, результаты данного исследования показывают наличие единого климатического сигнала в древесно-кольцевых хронологиях – температура воздуха в июне, которая определяет изменчивость радиального прироста деревьев ели в притундровых и северотаежных ельниках.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук Капитолине Степановне Бобковой за ценные советы и обсуждение в ходе подготовки рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Коми Автономной Советской Социалистической Республики. М.: ГУТК, 1964. 112 с.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.
- Бабушкина Е.А. Факторы динамики радиального прироста и структуры годичных колец древесных растений в семиаридных экосистемах Юга Сибири: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Абакан, 2020. 358 с.
- Балыбина А.С. Реконструкция колебаний климата в Предбайкалье дендрохронологическим методом // География и природные ресурсы. 2006. № 4. С. 123–129.
- Бенькова В.Е., Шашкин А.В., Наурузбаев М.М., Прокушкин А.С., Симанько В.В. Значение микроэкологических условий для роста лиственницы Гмелина в экотоне верхней границы леса на полуострове Таймыр // Лесоведение. 2012. № 5. С. 59–70.
- Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.

- Бобкова К.С.* Древесные ресурсы лесов бассейна реки Печоры // География и природные ресурсы. 2003. № 3. С. 92–96.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. 246 с.
- Ваганов Е.А., Шапкин А.В.* Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
- Горячев В.М.* Подготовка дендрохронологических образцов для измерения под микроскопом // Лесоведение. 2003. № 1. С. 65–77.
- Гурская М.А., Кукарских В.В., Ланге Е.* Реконструкция температуры летних месяцев на основе годичных колец сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., произрастающей в бассейне р. Печора // Известия РАН. Серия географическая. 2018. № 2. С. 59–73.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М., 2019. 79 с. http://www.meteorf.ru/upload/pdf_download/o-klimate-rt-2018.pdf
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М.: ИПЦ “Дизайн. Информация. Картография”, 2000. 512 с.
- Липаткин В.А., Румянцев Д.Е., Стоноженко Л.В., Коротков С.А., Крылов А.М.* Выявление климатической обусловленности в колебаниях радиального прироста методом корреляционного анализа: обсуждение адекватности подхода и причин возникающих затруднений // Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях: монография. М.: МГУЛ, 2007. С. 113–124.
- Магда В.Н., Блок Й., Ойдунаа О.Ч., Ваганов Е.А.* Выделение климатического сигнала на увлажнение из древесно-кольцевых хронологий в горных лесостепях Алтае-Саянского региона // Лесоведение. 2011. № 1. С. 28–37.
- Максимов Т.Х., Койке Т.* Физиологические аспекты адаптации хвойных и лиственных пород деревьев якутской и японской популяции при возможном потеплении климата // Физиология растений – наука 3-го тысячелетия: Тез. докл. 4-го съезда о-ва физиологов раст. России. М., 1999. Т. 1. С. 412–413.
- Манов А.В.* Радиальный прирост сосны обыкновенной в островном массиве бора лишайникового Печорского заполярья // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2014. Вып. 4(20). С. 43–49.
- Манов А.В., Загирова С.В.* Климатический сигнал в древесно-кольцевых хронологиях лиственницы на западном макросклоне приполярного Урала // Известия РАН. Серия географическая. 2015. № 4. С. 70–79.
- Матвеев С.М., Тимащук Д.А.* Дендроклиматический анализ 200-летнего древостоя сосны обыкновенной в Воронежском биосферном заповеднике // Лесоведение. 2019. № 2. С. 93–104.
- Мацковский В.В., Соломина О.Н.* Климатический сигнал в ширине годичных колец хвойных деревьев на севере и в центре Европейской России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2011. Т. XXIV. С. 256–270.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1–6. Выпуск 1. Архангельская и Вологодская области, Коми АССР. Книга 1. Л.: Гидрометиздат, 1989. 484 с.
- Соломина О.Н., Долгова Е.А., Максимова О.Е.* Реконструкция гидрометеорологических условий последних столетий на Северном Кавказе, в Крыму и на Тянь-Шане по дендрохронологическим данным. М.; СПб.: Нестор-История, 2012. 232 с.
- Тишин Д.В.* Дендроклиматические исследования ели финской (*Picea fennica* (REGEL) KOM.) на южной границе ареала // Ученые записки Казанского государственного университета. 2008. Т. 150. Кн. 4. С. 219–225.
- Шишов В.В., Наурызбаев М.М., Ваганов Е.А., Ивановский А.Б., Корец М.А.* Анализ изменчивости радиального прироста древесных растений на территории севера Евразии в последние десятилетия // Известия РАН. Серия географическая. 2007. № 3. С. 49–59.
- Шиятов С.Г., Мазена В.С., Фриттс Г.* Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб: Гидрометеоиздат, 1992. Т. XIV. С. 125–134.
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазена В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М.* Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
- Шиятов С.Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- Briffa K.F., Schweingruber F., Jones P., Osborn T.J., Shiyatov S.G., Vaganov E.A.* Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes // Nature. 1998. V. 391. № 12. P. 678–682.
- Briffa K.R., Osborn T.J., Schweingruber F.H., Harris I.C., Jones P.D., Shiyatov S.G., Vaganov E.A.* Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals // The Holocene. 2002. V. 12. № 6. P. 737–757.
- Bunn A.G.* A dendrochronology program library in R (dplR) // Dendrochronologia. 2008. V. 26. № 2. P. 115–124.
- Drobyshev I., Niklasson M., Angelstam P.* Contrasting tree-ring data with fire record in a pine-dominated landscape in the Komi republic (eastern European Russia): recovering a common climate signal // Silva Fennica. 2004. V. 38(1). P. 43–53.
- Grissino-Mayer H.D.* Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA // Tree-ring research. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.
- Grissino-Mayer H.D.* A manual and tutorial for the proper use of an increment borer // Tree-ring research. 2003. Vol. 59. No. 2. P. 63–79.
- Mäkinen H., Nöjd P., Kahle H.-P., Neumann U., Tveite B., Mielikäinen K., Röhle H., Spiecker H.* Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe // Forest Ecology and Management. 2002. V. 171. № 3. P. 243–259.
- McBean G., Alekseev G., Chen D., Førland E., Fyfe J., Groisman P.Y., King R., Melling H., Vose R.* Arctic: Arctic Climate Impact Assessment // Chapter 2. Arctic climate: past and

present. Cambridge University Press, Cambridge, 2005. P. 21–60.

Rinn F. Tsap version 3.5. Reference Manual. Computer program for tree-ring analysis and presentation. Helenberg, Germany, Frank Rinn, 1996. 264 p.

Suzuki R., Shimodaira H. PvcIust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering // *Bioinformatics*. 2006. V. 22(12). P. 1540–1542.

Wang T., Ren H., Ma K. Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central

Tianshan Mountains, northwestern China // *Trees*. 2005. V. 19. P. 735–741.

Wigley T.M.L., Briffa K.R., Jones P.D. On the average value of correlated time series, with applications in dendrochronology and hydrometeorology // *Journal of climate and applied meteorology*. 1984. V. 23. № 2. P. 201–213.

Zang C., Biondi F. treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships // *Ecography*. 2015. V. 38. № 4. P. 431–436.

Spatial-Time Variability of a Climatic Signal in Spruce Radial Growth in Pechora River Basin

A. V. Manov^{1,*} and I. N. Kutjavin¹

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

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

The paper presents a description of statistical dependences of the climatic impact on the spruce trees' radial growth in a network of six dendrochronological sites in spruce forests growing in different forest-growing sub-zones of the Pechora basin. For each site, a generalized growth ring chronology was obtained for a period of 127–174 years, which reflects the local tree-growth features. Using the cluster analysis, a group of generalized chronologies with similar parameters, including data from sub-tundra and northern taiga spruce forests, was identified. Separately from the cluster is the chronology of spruce in the more productive middle taiga spruce forests. Within the cluster, the width of the spruce annual rings reflects a positive signal of the air temperature in June and a negative signal of the thermal conditions of the growing season of the previous year. At the end of the growing season, precipitation has a positive effect on the spruce trunks' growth in thickness. In middle-taiga spruce forests, against the background of weak unstable climatic signals, a reliable negative relationship between the radial growth of spruce and the air temperature in May stands out. The use of correlation functions with sliding 15-day series of climatic variables made it possible to clarify the time range of the influence of changes in growing season's air temperature and precipitation on the width of spruce growth rings. With the climatic conditions changes, the signal/climate correlations in the tree-ring chronologies of spruce change as well.

Keywords: Siberian spruce, radial growth, generalized growth-ring chronology, response function, air temperature, atmospheric precipitation.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Biology of the Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the RAS.

REFERENCES

Atlas Komi ASSR (Atlas of Komi Autonomous Soviet Socialist Republic), Moscow: Glavnoe upravlenie geodezii i kartografii Gosudarstvennogo geologicheskogo komiteta SSSR, 1964, 112 p.

Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii (Climatic and hydrological atlas of the Republic of Komi), Moscow: Drofa; DiK, 1997, 116 p.

Babushkina E.A., *Faktory dinamiki radial'nogo prirosta i struktury godichnykh kolets drevesnykh rastenii v semiaridnykh ekosistemakh Yuga Sibiri. Diss. d-ra biol. nauk* (Factors of the dynamics of radial growth and the structure of annual rings of woody plants in semiarid ecosystems of southern Siberia. Doctor's biol. sci. thesis), Abakan, 2020, 358 p.

Balybina A.S., *Rekonstruktsiya kolebanii klimata v Predbaikal'e dendrokronologicheskim metodom* (Reconstructing the climate fluctuations in the Prebaikalia using

the dendrochronological method), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2006, No. 4, pp. 123–129.

Ben'kova V.E., Shashkin A.V., Naurzbaev M.M., Prokushkin A.S., Siman'ko V.V., *Znachenie mikroekologicheskikh uslovii dlya rosta listvennitsy Gmelina v ekotone verkhnei granitsy lesa na poluostrove Taimyr* (The role of local environmental conditions for Gmelin larch growth in the ecotone of the upper limit of forest growth on Taymyr Peninsula), *Lesovedenie*, 2012, No. 4, pp. 73–84.

Bobkova K.S., *Biologicheskaya produktivnost' khvoynykh lesov evropeiskogo Severo-Vostoka* (Biological productivity of coniferous forests of European North-East), Leningrad: Nauka, 1987, 156 p.

Bobkova K.S., *Drevesnye resursy lesov basseina reki Pechora* (Wood resources of the forests of the Pechora basin), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2003, No. 3, pp. 92–96.

Briffa K.F., Schweingruber F., Jones P., Osborn T.J., Shiya-tov S.G., Vaganov E.A., *Reduced sensitivity of recent tree-*

- growth to temperature at high northern latitudes, *Nature*, 1998, Vol. 391, No. 12, pp. 678–682.
- Briffa K.R., Osborn T.J., Schweingruber F.H., Harris I.C., Jones P.D., Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals, *The Holocene*, 2002, Vol. 12, No. 6, pp. 737–757.
- Bunn A.G., A dendrochronology program library in R (dplR), *Dendrochronologia*, 2008, Vol. 26, No. 2, pp. 115–124.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2018 god*, (Report on climate features in the Russian Federation for 2018), Moscow: Rosgidromet, 2019, 79 p, available at: http://www.meteorf.ru/upload/pdf_download/o-klimata-rf-2018.pdf
- Drobyshev I., Niklasson M., Angelstam P., Contrasting tree-ring data with fire record in a pine-dominated landscape in the Komi republic (eastern European Russia): recovering a common climate signal, *Silva Fennica*, 2004, Vol. 38(1), pp. 43–53.
- Goryachev V.M., Podgotovka dendrokronologicheskikh obraztsov dlya izmereniya pod mikroskopom (Preparation of dendrochronological samples for microscopic measurements), *Lesovedenie*, 2003, No. 1, pp. 65–77.
- Grissino-Mayer H.D., A manual and tutorial for the proper use of an increment borer, *Tree-ring research*, 2003, Vol. 59, No. 2, pp. 63–79.
- Grissino-Mayer H.D., Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA, *Tree-ring research*, 2001, Vol. 57, No. 2, pp. 205–221.
- Gurskaya M.A., Kukarskikh V.V., Lange E., Rekonstruktsiya temperatury letnikh mesyatsev na osnove godichnykh kolets sosny obyknovnoy *Pinus sylvestris* L., proizrastayushchei v basseine r. Pechora (Reconstruction of summer month temperatures based on Scots pine tree rings (*Pinus sylvestris* L.) growing in the Pechora River basin), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2018, No. 2, pp. 59–73.
- Korennye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint-Petersburg: Nauka, 2006, 337 p.
- Lesnoe khozyaistvo i lesnye resursy Respubliki Komi* (Forestry and forest resources of the Komi Republic), Moscow: Dizain. Informatsiya. Kartografiya, 2000, 512 p.
- Lipatkin V.A., Rummyantsev D.E., Stonozhenko L.V., Korotkov S.A., Krylov A.M., Vyyavlenie klimaticheskoi obuslovennosti v kolebaniyakh radial'nogo prirosta metodom korrelyatsionnogo analiza: obsuzhdenie adekvatnosti podkhoda i prichin voznikayushchikh zatrudnenii (Identification of climatic conditionality in fluctuations of radial growth by the method of correlation analysis: discussion of the adequacy of the approach and the reasons for the arising difficulties), In: *Dendrokronologicheskaya informatsiya v lesovodstvennykh issledovaniyakh* (Dendrochronological information in silvicultural research), Moscow: MGUL, 2007, pp. 113–124.
- Magda V.N., Oidupaa O.C., Vaganov E.A., Block J., Extraction of the climatic signal for moisture from tree-ring chronologies of Altai-Sayan mountain forest-steppes, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 716–724.
- Mäkinen H., Nöjd P., Kahle H.-P., Neumann U., Tveite B., Mielikäinen K., Röhlé H., Spiecker H., Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe, *Forest Ecology and Management*, 2002, Vol. 171, No. 3, pp. 243–259.
- Maksimov T.K., Koike T., Fiziologicheskie aspekty adaptatsii khvoinykh i listvennykh porod derev'ev yakutskoi i yaponskoi populyatsii pri vozmozhnom poteplenii klimata (Physiological aspects of adaptation of coniferous and deciduous trees of the Yakut and Japanese populations with a possible warming of the climate), *Fiziologiya rastenii – nauka 3-go tysyacheletiya* (Plant Physiology – Science of the 3rd Millennium), Moscow, Abstracts of the 4th Congress of the Society of Plant Physiologists, Vol. 1, pp. 412–413.
- Manov A.V., Radial'nyi prirost sosny obyknovnoy v ostrovnom massive bora lishainikovogo Pechorskogo zapolyar'ya (Reconstruction of summer month temperatures based on scots pine tree rings (*Pinus sylvestris* L.), growing in the Pechora River basin), *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*, 2014, No. 4(20), pp. 43–49.
- Manov A.V., Zagirova S.V., Klimaticheskii signal v drevesno-kol'tsevykh khronologiyakh listvennitsy na zapadnom makrosklone pripolyarnogo Urala (Climatic signal in tree-ring chronologies of larch on the western macroslope of the Sub-Polar Urals), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2015, No. 4, pp. 70–79.
- Matskovskii V.V., Solomina O.N., Klimaticheskii signal v shirine godichnykh kolets khvoinykh derev'ev na severe i v tsentre Evropeiskoi Rossii (Climatic signal in tree-ring width of conifers in the north and centre of European Russia), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 2011, Vol. XXIV, pp. 256–270.
- Matveev S.M., Timashchuk D.A., Dendroclimatic assessment of a 200-year-old Scots pine stand in the Voronezh Biosphere Reserve, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 682–691.
- McBean G., Alekseev G., Chen D., Førland E., Fyfe J., Groisman P.Y., King R., Melling H., Vose R., Arctic: Arctic Climate Impact Assessment, In: *Arctic climate: past and present*, Cambridge: Cambridge University Press, 2005, pp. 21–60.
- Nauchno-prikladnoi spravochnik po klimatu SSSR. Seriya 3. Mnogoletnie dannye* (Research and practical handbook on climate of the USSR. Series 3. Long-term data), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, Parts 1–6, Vol. 1, Arkhangelsk and Vologda regions, Komi ASSR, 693 p.
- Rinn F., *Tsap version 3.5. Reference Manual. Computer program for tree-ring analysis and presentation*, Helenberg, Germany, Frank Rinn, 1996, 264 p.
- Shishov V.V., Naurzbaev M.M., Vaganov E.A., Ivanovskii A.B., Korets M.A., Analiz izmenchivosti radial'nogo prirosta drevesnykh rastenii na territorii severa Evrazii v poslednie desyatiletiya (The analysis of tree-ring growth on Eurasian North at the last decades), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2007, No. 3, pp. 49–59.
- Shiyatov S.G., *Dendrokronologiya verkhnei granitsy lesa na Urale* (Dendrochronology of the upper limit of forests in Urals), Moscow: Nauka, 1986.
- Shiyatov S.G., Mazepa V.S., Fritts G., Vliyaniye klimaticheskikh faktorov na radial'nyi prirost derev'ev v vysokogor'yakh Urala (The influence of climatic factors on the radial growth of trees in the high mountains of the Urals), In: *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem* (Challenges of ecological monitoring and model-

- ing of ecosystems), Saint Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992, Vol. XIV, pp. 125–134.
- Shiyatov S.G., Vaganov E.A., *Metody dendrokronologii. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoi informatsii* (Methods of dendrochronology. Fundamental of dendrochronology. Collection of data from tree-rings), Krasnoyarsk: Izd-vo KrasGU, 2000, Vol. 1, 80 p.
- Solomina O.N., Dolgova E.A., Maksimova O.E., *Rekonstruktsiya gidrometeorologicheskikh uslovii poslednikh stoletii na Severnom Kavkaze, v Krymu i na Tyan'-Shane po dendrokronologicheskim dannym* (Reconstruction of hydrology and weather of recent centuries in Northern Caucasus, Crymea and Tyan-Shan from dendrochronological data), Moscow-Saint-Petersbourg: Nestor-Istoriya, 2012, 231 p
- Suzuki R., Shimodaira H., Pvcust: an R package for assessing the uncertainty in hierarchical clustering, *Bioinformatics*, 2006, Vol. 22(12), pp. 1540–1542.
- Tishin D.V., Dendroklimaticheskie issledovaniya eli finskoi (*Picea fennica* (REGEL) KOM.) na yuzhnoi granitse areala (Dendroclimatic studies of Finnish spruce (*Picea fennica* (REGEL) KOM.) At the southern border of the range), *Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2008, Vol. 150, No. 4, pp. 219–225.
- Vaganov E.A., Shashkin A.V., *Rost i struktura godichnykh kolets khvoinykh* (Growth and structure of coniferous tree-rings), Novosibirsk: Nauka, 2000, 232 p.
- Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Mazepa V.S., *Dendroklimaticheskie issledovaniya v Uralo-Sibirskoi Subarktike* (Dendroclimatic studies in the Ural-Siberian subarctic zone), Novosibirsk: Nauka, 1996, 244 p
- Wang T., Ren H., Ma K., Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China, *Trees*, 2005, Vol. 19, pp. 735–741.
- Wigley T.M.L., Brifa K.R., Jones P.D., On the average value of correlated time series, with applications in dendrochronology and hydrometeorology, *J. climate and applied meteorology*, 1984, Vol. 23, No. 2, pp. 201–213.
- Zang C., Biondi F., treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships, *Ecography*, 2015, Vol. 38, No. 4, pp. 431–436.

ИСТОРИЯ ИЗМЕНЕНИЙ В ЭКОНОМИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ
ЛЕСНЫХ РЕСУРСОВ ДЛЯ ФИНАНСИРОВАНИЯ
ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ¹

© 2022 г. В. В. Беспалова*

*Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
Институтский пер., д. 5, г. Санкт-Петербург, 194021 Россия***E-mail: weronika2002@yandex.ru*

Поступила в редакцию 26.07.2020 г.

После доработки 07.04.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Россия обладает огромным потенциалом лесных ресурсов, но не получает должных доходов от использования своей собственности. Основным источником получения дохода являются платежи за пользование лесными ресурсами. Низкий уровень ставок лесных платежей не способствует улучшению финансирования отрасли. Средств, выделяемых из бюджета, постоянно не хватает, что сказывается на уменьшении объемов лесовосстановления, снижении выделяемых средств на охрану лесов от пожаров, защиту от вредителей и болезней. В статье рассматриваются исторические вопросы, связанные с доходностью отрасли, современное состояние отрасли в области использования лесов и формирования платежей за их использование. Изменения в подходах к расчету платы за использование древесных ресурсов приведут к экономической эффективности использования лесов и, как следствие, к повышению финансирования лесного хозяйства Российской Федерации.

Ключевые слова: лесопользование, платежи за древесные ресурсы, рента, ставка платежа, затраты и доходы на ведение лесного хозяйства, запас древесины на 1 га, оценка лесных ресурсов.

DOI: 10.31857/S0024114822020048

Для сохранения лесоресурсного потенциала должно быть заложено условие выполнения принципа непрерывного неистощительного пользования лесом для всех, кто имеет отношение к эксплуатации и воспроизводству лесов. Системе управления лесами необходимо строиться исходя из принципа устойчивого развития, обеспечивая при этом эффективное развитие лесного хозяйства (Писаренко, 2004; Моисеев, 2008; Петров, 2010; Петрунин, 2019). Затраты на ведение лесного хозяйства должны покрываться доходами, полученными от использования лесов (Воронков, 2000; Петров, 2002; Niskanen et al., 2002; Зозуля, 2007; Беспалова, 2019).

Леса занимают 30% территории планеты. Лесная площадь мира составляет 4.1 млрд га, при этом земли, покрытые лесом, – 3.5 млрд га, запас древесины – 336 млрд м³.

Объемы, состояние и использование лесных ресурсов по странам имеют довольно большие различия. Распределение мирового запаса лесов по странам показано на рис. 1.

Территория РФ имеет довольно значительный лесной потенциал, который при своем рациональном использовании может обеспечить наиболее полное удовлетворение в древесных ресурсах всех потребностей нашей экономики, населения и экспортных потребностей зарубежных стран, а также получить высокий доход от их использования.

Как видно из рис. 1, лесопокрытая площадь в России составляет 21% всех мировых запасов древесины. Если это перевести в цифры, то, по данным Государственного лесного реестра (ГЛР), по состоянию на 01.01.2019 г. площадь земель РФ, на которых расположены леса, составила 1187.7 млн га, в том числе площадь земель лесного фонда – 1146.1 млн га. Лесистость территории РФ составляет 46.5%. Общий запас древесины оценен в объеме 79.5 млрд м³, в том числе 44.1 млрд м³ спелых и перестойных насаждений, на долю ценных хвойных пород приходится 78.5%.

Годичный прирост леса в Российской Федерации насчитывает 970 млн м³, размер ежегодного допустимого изъятия древесины (расчетной лесосеки) по всем видам рубок составляет 705 млн м³. Расчетная лесосека в Российской Федерации в 2018 г. освоена на 33.8%. Динамика объема заго-

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (№ 19-110-50345).

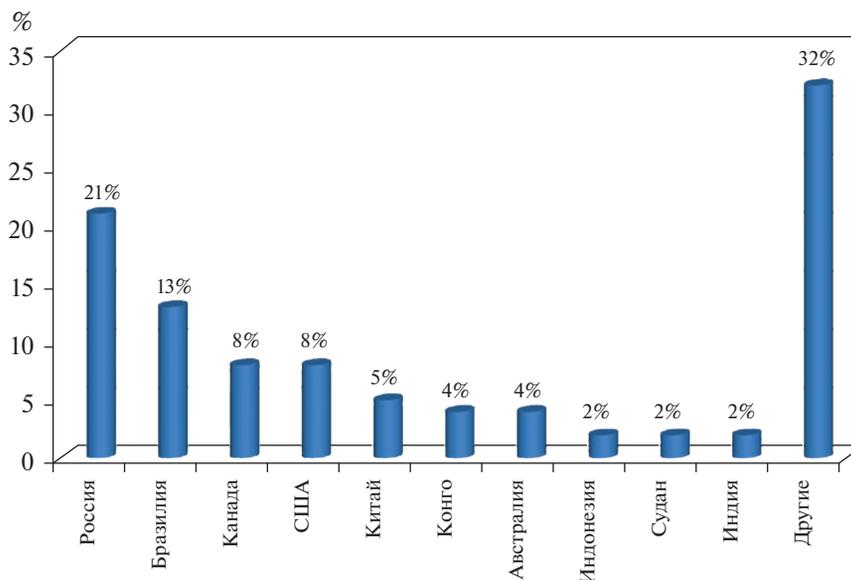


Рис. 1. Крупнейшие страны по запасам древесины, % от мирового запаса древесины (по данным FAO, Глобальная оценка лесных ресурсов).

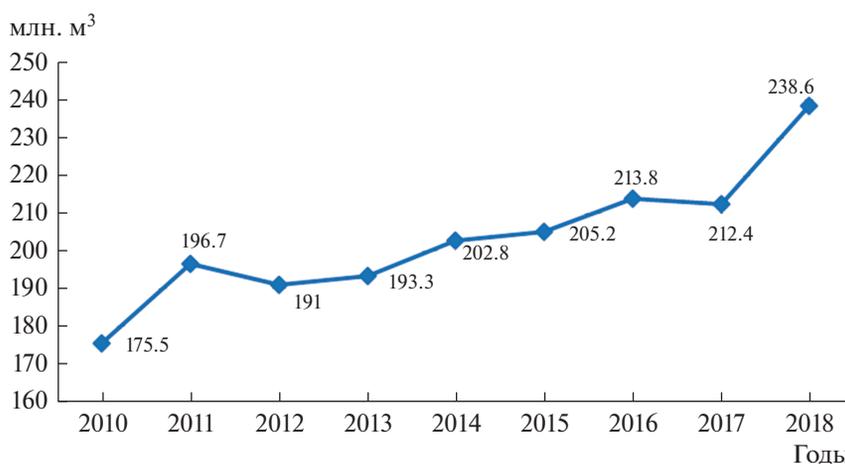


Рис. 2. Динамика объема заготовки древесины на территории РФ, млн м³ (по данным Федерального агентства лесного хозяйства).

товки древесины на территории РФ по годам представлена на рис. 2.

Объем заготовки в 2018 г. составил 238.6 млн м³. По сравнению с 2017 г. данный показатель увеличился на 12.3%. За период 2010–2018 гг. наблюдается тенденция к увеличению объемов заготовки древесины: суммарный рост равен 37.4%, что составляет 63.1 млн м³ древесины.

Данные по объемам заготовки ведущих лесных держав за 2018 г. представлены на рис. 3. По нему видно, что ведущее место по освоению расчетной лесосеки и объемам заготовки древесины принадлежит США, Индии, Китаю и Бразилии.

Функционирование лесного хозяйства в России напрямую связано с экономическими и пра-

вовыми преобразованиями, происходящими в стране. Для обеспечения социально-экономического устойчивого развития отрасли необходимо иметь научно обоснованный экономический механизм формирования платежей за использование лесных ресурсов.

Проблемы отрасли, необходимость повышения ее роли в экономике страны позволяют привлечь внимание к данной проблеме, поскольку она приобретает особую актуальность как фактор дальнейшего экономического развития лесного хозяйства.

Распоряжением Правительства Российской Федерации от 26.09.2013 г. № 1724-р утверждены «Основы государственной политики в области

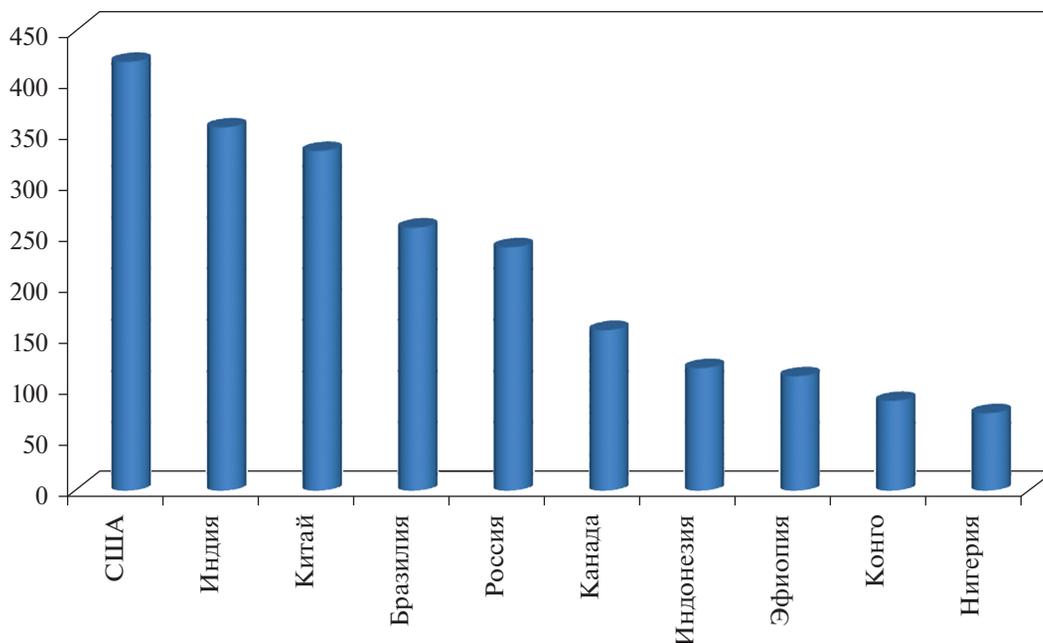


Рис. 3. Лидирующие страны по объему лесозаготовок, млн м³ (по данным FAO, Глобальная оценка лесных ресурсов).

использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов в Российской Федерации до 2030 г.”, в которых предложены механизмы совершенствования экономических отношений в лесной отрасли. Особая роль принадлежит совершенствованию системы платежей за лесные ресурсы. Эти задачи содержатся и в поручении Президента Российской Федерации от 31.01.17 г. № 173-пр по вопросам использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов, а также оборота лесоматериалов, где в числе мер, направленных на повышение экономической эффективности лесопромышленного комплекса, названо “рассмотрение целесообразности увеличения размеров платы за использование лесов”. Благодаря данным мерам появляется большая возможность сделать лесное хозяйство высокодоходной отраслью (Петров, 2019).

Правительством РФ активно обсуждается вопрос установления платежей за использование лесных ресурсов на базе ренты. Это прослеживается в Указе Президента РФ от 07.05.2018 № 204 “О национальных целях и стратегических задачах развития Российской Федерации на период до 2024 года” и в Распоряжении Правительства РФ от 20.09.2018 г. № 1980-р “Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 г.”. Ранее многие лесоэкономисты придерживались именно этой точки зрения: оценку лесных ресурсов должны производить, применяя рентный подход к установлению платы за них (Петров, 2002; Починков, 2002; Чупров, 2004; Петрунин, 2005; Панкратова, 2010).

Заготовка древесины является основным видом лесопользования. Уровень цен на продукцию из древесины оказывает прямое влияние на уровень платежей за древесные ресурсы (Plotkowski et al., 2016). Канада давно формирует лесные платежи, опираясь на рыночные цены за древесину на корню (Пирс, 1992). Разработанный там метод формирования платежей основан на распределении дохода, полученного от заготовки и переработки древесины между частным бизнесом и бюджетом провинции, который образуется после возмещения бизнесу текущих затрат и получения прибыли в нормативном отношении к задействованному капиталу из рыночной цены на продукцию из заготовленной и переработанной древесины.

Исторические данные по экономической оценке лесных ресурсов. Обратимся к истории вопроса финансирования лесного хозяйства России и определения методов расчета платежей за используемые древесные ресурсы, за счет которых это финансирование производилось.

Изначально пользование лесами было бесплатным, и оно не отвечало интересам государства, которое испытывало потребность в денежных средствах. Необходимость в их получении заключалась в постоянно увеличивающихся расходах, в том числе на охрану лесов и на лесоустройство. Трудности с финансированием и вызвали потребность поднятия вопроса о введении платного отпуска древесины на корню. Так, утвержденными Правилами по отпуску лесных земель 1766 г. было предусмотрено ее выделение за установленную плату.

Начало платному отпуску древесины на корню было положено в 1769 г. императрицей Екатериной II. В 1798 г. леса объявляются государственными и учреждается Лесной департамент. В 1799 г. император Павел I установил первые лесные таксы (ставки платы за отпуск древесины) (Лазарев, 1997). Размер таксы выводился из рыночной цены круглого леса за вычетом издержек по его заготовке и вывозке с учетом процента на вложенный капитал. Такая остаточная стоимость была представлена еще основателем классической политической экономии шотландцем А. Смитом и названа земельной рентой (Смит, 1997). Рентный подход был положен в основу вышедших в 1883 г. Наставлений для составления такс на лесные материалы из казенных лесных дач. Стоимость лесоматериалов на рынке зависела от их качества и размера, места и времени продажи. Государство извлекало значительные доходы из лесопользования, и величина лесного дохода являлась важной статьёй доходов бюджета страны.

В 1917–1937 гг. применялись дореволюционные таксы. В этот период был опубликован труд профессора Лесотехнической академии М.М. Орлова по лесостроительству, в котором была изложена теория корневой ценности леса (Орлов, 1928). Затем рыночные таксы были заменены налогом с продаж в размере 5%, что быстро привело к бесхозяйственному отношению к лесным ресурсам (Креслин, 1934). Лесное хозяйство стало ощущать нехватку бюджетных средств на воспроизводство лесов.

По окончании Второй мировой войны было определено, что рентный подход к оценке стоимости древесины в условиях социалистического строя не пригоден. Решили, что больше будет подходить концепция затрат на воспроизводство лесных ресурсов, и в 1948 г. профессорами П.В. Васильевым и Н.П. Анучиным были разработаны и внедрены советские лесные таксы (Анучин, 1949; Васильев, 1968). Они имели серьезный недостаток: не учитывали дифференциацию лесных ресурсов в зависимости от их потребительских свойств и затрат на заготовку.

С середины XX в. вопросами платежей за древесину стали заниматься наиболее активно. Их изучали такие российские ученые, как П.В. Васильев (1968), П.Т. Воронков (1976), А.П. Петров и др. (1993), А.С. Лазарев (1997) и др. Этими учеными рассматривались разные подходы к установлению платежей. И до сих пор единого решения по данному вопросу не найдено.

Во времена существования Советского Союза лесной доход (или называемая в то время попённая плата) имел статус налогового платежа. Соответственно, получателем этого платежа была бюджетная система. Платежи должны были возмещать все необходимые затраты на ведение лес-

ного хозяйства, однако, как мы говорили, этого не происходило. Окупалось даже менее половины всех необходимых затрат на проведение лесовосстановительных мероприятий, борьбу с пожарами, уход за лесом и другие мероприятия. Существовала так называемая затратная концепция попённой платы (Вигандт, 2015).

В 1981 г. данная концепция стала претерпевать изменения. Лесные таксы определялись с учетом корневой стоимости леса, объема древесины в расчетной лесосеке, транспортных расходов:

$$R = \frac{S + (T \max - T)}{V}, \quad (1)$$

где R – лесная такса;

S – корневая стоимость леса;

T_{\max} – максимальная сумма транспортных расходов для предельного расстояния вывозки;

T – сумма транспортных расходов для вывозки леса;

V – объем древесины в расчетной лесосеке.

По данному методу оценка лесных ресурсов определялась как разность между приведенными замыкающими (предельно допустимыми) и прямыми (индивидуальными) затратами на производство продукции. Попённая плата оставалась на низком уровне. Действующие лесные таксы были построены на уровне расходов на лесное хозяйство и не содержали всего дифференциального дохода (ренты). Стимулы к рациональному использованию лесных ресурсов отсутствовали. При этом был образован порочный круг: затраты определяли попённую плату, а последняя – плановые затраты на лесовыращивание. Этот круг разрывался только директивными повышениями попённой платы при пересмотрах цен на лесопродукцию (Синицын и др., 1991). Ставки попённой платы в утверждаемом государством прейскуранте были дифференцированы по поясам (с учетом лесистости территории), разрядам (с учетом расстояния вывозки), категориям крупности древесины и породам. С принятием Постановления Совета Министров РСФСР от 17.01.1991 № 26 “О совершенствовании управления лесами” был дан толчок к принятию нового лесного закона. Основами лесного законодательства РФ в 1993 г. (утв. Верховным Советом РФ 06.03.1993 № 4613-1) изменился подход к получению дохода от использования лесного фонда. Платежи за пользование древесиной были переименованы из лесных такс в лесные подати. Лесные ресурсы стали передаваться в аренду и продаваться на аукционах. Лесные подати и арендная плата формировались на базе договорных цен на древесину на корню без каких-либо методических рекомендаций.

В 1994 г. государство в лице Рослесхоза утверждает Методические рекомендации по расчету минимальных ставок лесных податей и ставок

Таблица 1. Доля лесного комплекса в ВВП Российской Федерации в 2007–2018 гг.

Год	ВВП номинальный (в текущих ценах)*, млрд руб.	Удельный вес лесной отрасли в ВВП		Фактическое поступление платы за использование лесов, млн руб.	Удельный вес поступления платы за использование лесов в ВВП	
		удельный вес, %	изменение удельного веса к предыдущему году, %		удельный вес, %	изменение удельного веса к предыдущему году, %
2007	33247.5	1.30	—	14684.1	0.044	—
2008	41276.8	1.09	83.8	18483.2	0.045	102.3
2009	38807	1.04	95.4	16490.3	0.042	93.3
2010	46308.5	1.23	118.3	19959.4	0.043	102.4
2011	60282.5	1.17	95.1	21635.6	0.036	83.7
2012	68163.9	1.23	105.1	22580.7	0.033	91.7
2014	79199.7	1.11	94.9	25403.9	0.032	100.0
2015	83232.6	1.10	99.1	26492.6	0.032	100.0
2016	86044.6	1.12	101.8	29519.8	0.034	106.3
2017	92037.2	0.96	85.7	33396.1	0.036	105.9
2018	103626.6	1.14	118.8	46042.5	0.044	122.2

* На момент написания статьи (По данным Федеральной государственной статистики <https://www.gks.ru/>, дата обращения 30.01.2020, и Федерального агентства лесного хозяйства <https://roslesinforg.ru/atlas>, дата обращения 30.01.2020).

арендной платы при передаче участков лесного фонда в аренду, применение которых носило рекомендательный характер. В результате утверждения этого документа начался период государственного администрирования, вытеснив при этом короткий период рыночного ценообразования на древесину на корню (Петров, 2019).

Принятым в 1997 г. Лесным кодексом РФ были установлены минимальные ставки платы за древесину на корню. Согласно статье 104 Кодекса они могли быть увеличены по согласованию с территориальными органами управления лесным хозяйством или же определены по результатам лесных аукционов. При аренде участков лесного фонда наниматели вносили плату, размер которой определялся договором аренды. Суммы лесных податей и арендной платы в размере минимальных ставок платы за древесину, отпускаемую на корню, поступали в федеральный бюджет (40%) и бюджеты субъектов РФ (60%).

Довольно длительное время, с 01.01.1999 г. по 01.01.2005 г., система налогов и сборов предусматривала взимание лесного налога. После этого периода платежи за пользование лесными ресурсами вывели из состава налогов и сборов, регулируемых Налоговым кодексом РФ (Варламов, 2006).

В настоящее время лесная плата регулируется Лесным кодексом, принятым от 04.12.2006 № 200-ФЗ (последняя ред. от 27.12.2018), и трансформирована в «платежи за пользование лесными участками». Данный вид платежей включает в

себя два вида ставок: 1) за единицу объема древесины при аренде лесных участков; 2) за единицу объема древесины, заготавливаемой на землях, находящихся в федеральной собственности по договору купли-продажи лесных насаждений.

Различие состоит в следующем: на арендаторов, в отличие от лиц, заключающих договоры купли-продажи лесных насаждений, возложено бремя затрат на осуществление мероприятий по охране, защите, воспроизводству лесов (ст. 19 Лесного кодекса).

Показателем экономического развития страны является валовой внутренний продукт (ВВП) — общая рыночная стоимость всех готовых товаров и услуг, произведенных на территории страны в течение года. Доля лесного сектора в ВВП страны незначительна. Динамика доли вклада в ВВП предприятий лесного комплекса и поступления платы за использование лесов за период с 2007 по 2018 гг. приведена в табл. 1.

Как видно из представленных данных, доля лесного комплекса в ВВП РФ составила в 2018 году 1.14%, доля вклада в ВВП в части поступления платы за использование лесов составила в 2018 г. 0.044%.

Низкий уровень ставок за использование лесов, а также низкий уровень переработки древесины, вследствие чего теряется большая часть добавочной стоимости предприятий лесного комплекса, являются одной из причин низкого удельного веса лесного комплекса в ВВП России.



Рис. 4. Соотношение суммы платежей за использование лесов (доходы) и объемов финансирования на ведение и развитие лесного хозяйства (расходы) по годам, млрд руб. (по данным Федерального агентства лесного хозяйства <https://roslesinforg.ru/atlas>, дата обращения 30.01.2020).

Значительный лесной потенциал страны существенно недоиспользуется. Решить вышеназванную проблему можно также путем изменения системы ценообразования и формирования условий для глубокой, комплексной и рациональной переработки лесных ресурсов.

Показателем оценки эффективности использования лесов с точки зрения вклада лесного хозяйства в достижение ключевых показателей экономического развития страны является соотношение доходов и расходов бюджетной системы России, направленных на цели развития лесного хозяйства.

Динамика доходов и расходов за 2007–2018 гг. приведена на рис. 4.

Как видно из приведенных данных, на протяжении всего анализируемого периода объемы финансирования на цели развития лесного хозяйства (расходы) превышают доходы от платежей за использование лесов. Это может говорить о том, что система лесопользования в России является экономически неустойчивой. Для того чтобы изменить ситуацию, необходимо, чтобы доходы от использования лесов как минимум компенсировали расходы на ведение лесного хозяйства. В связи с этим, а также на основании поручения Президента России от 31.01.2017 № Пр-173 необходимо принять меры, направленные на повышение экономической эффективности лесопромышленного комплекса.

Основную долю в общей сумме доходов бюджетной системы РФ от использования лесов составляет заготовка древесины, что видно из рис. 5.

В целях повышения экономической эффективности использования лесов необходимо предложить более эффективный метод расчета платежей за древесные ресурсы.

Предложение о применении рентного метода по расчету платы за использование древесных ресурсов в целях совершенствования их экономической оценки. Лесной кодекс предусматривает в основном осуществление заготовки древесины на основании договоров аренды лесных участков (ст. 29 Лесного кодекса РФ). По их результатам в 2018 г. заключено 14046 договоров, что на 17.4% больше по сравнению с 2016 г. (следует из табл. 2). В 2018 г. заключено 5216 договоров купли-продажи, что на 44.4% ниже по сравнению с 2016 г. Это говорит о наметившейся тенденции передачи участков лесного фонда для заготовки древесины больше по договорам аренды, чем по договорам купли-продажи.

На сегодняшний день размер арендной платы исчисляется на основе минимального размера арендной платы в соответствии с частями 2, 3 и 4 статьи 73 ЛК РФ.

Пользование лесными участками осуществляется в двух формах: с изъятием лесных ресурсов и без их изъятия. При первой форме минимальный

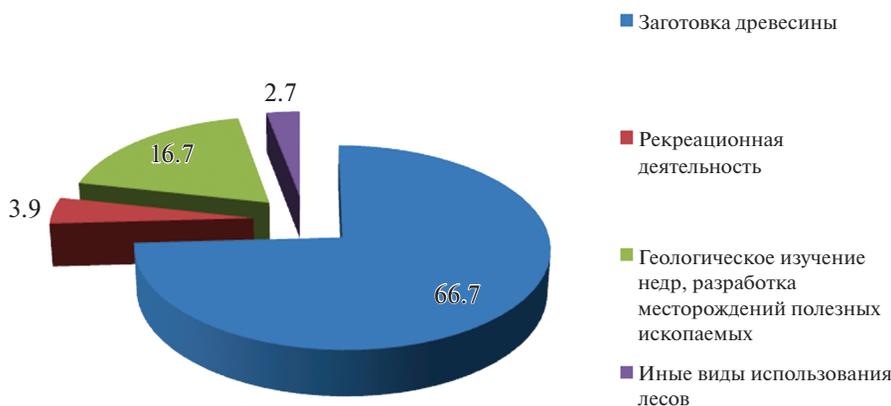


Рис. 5. Структура доходов лесного хозяйства по видам использования лесов за 2018 г., % (по данным Федерального агентства лесного хозяйства <https://roslesinforg.ru/atlas>, дата обращения 30.01.2020).

размер арендной платы определяется произведением ставки платы за единицу объема лесных ресурсов на объем их изъятия. При второй форме – произведением ставки платы за единицу площади лесного участка на площадь аренды. При оформлении в аренду участка на новый срок он представляется без проведения торгов и арендная плата определяется в соответствии с методикой, утвержденной постановлением Правительства Российской Федерации от 01.02.2016 № 53 “Об утверждении методики определения размера арендной платы по договору аренды лесного участка, заключаемому в соответствии с пунктом 2 части 4 статьи 74 Лесного Кодекса Российской Федерации”. Ставки платы установлены Постановлением Правительства Российской Федерации от 22.05.2007 № 310 “О ставках платы за единицу объема лесных ресурсов и ставках платы за единицу площади лесного участка, находящегося в федеральной собственности” (далее – Постановление № 310). При рассмотрении целесообразности увеличения размеров платы за использование лесов было принято Постановление Правительства

РФ от 11.11.2017 № 1363 “О коэффициентах к ставкам платы за единицу объема лесных ресурсов и ставкам платы за единицу площади лесного участка, находящегося в федеральной собственности”, устанавливающее коэффициенты индексации к действующим ставкам. Данное увеличение ставок позволяет повысить собираемость средств за используемые лесные ресурсы. Но это повышение является не столь значительным, поэтому минимальные размеры ставок требуют пересмотра с учетом новых условий развития лесного хозяйства и лесного комплекса.

На рис. 6 представлены фактически сложившиеся величины средних ставок платы за заготовку древесины, начиная с 2007 г. До настоящего времени они не претерпели существенных изменений и остаются низкими, а также не связаны с затратами на воспроизводство лесов. Все это еще раз подтверждает необходимость в принятии мер по пересмотру действующих ставок. И одной из таких мер может стать применение метода расчета платежей за пользование древесными ресурса-

Таблица 2. Показатели использования древесины за 2016–2018 гг., тыс. м³

Показатели	Год		
	2016	2017	2018
Допустимый объем изъятия древесины (расчетная лесосека), всего	703021.1	704797.0	720682.8
Общий объем заготовки ликвидной древесины, в том числе	213805.7	212382.4	238582.2
– по договорам аренды	173066.9	169430.4	192720.1
– по договорам купли-продажи	37892.6	40520.7	42836.0
Отклонение объема заготовки древесины от допустимого объема	489215.3	492410.6	491100.6
Для справки:			
Количество заключенных договоров аренды, шт.	11965	13379	14046
Количество заключенных договоров купли-продажи, шт.	9378	7138	5216

(по данным Федерального агентства лесного хозяйства <https://roslesinforg.ru/atlas>, дата обращения 30.01.2020).

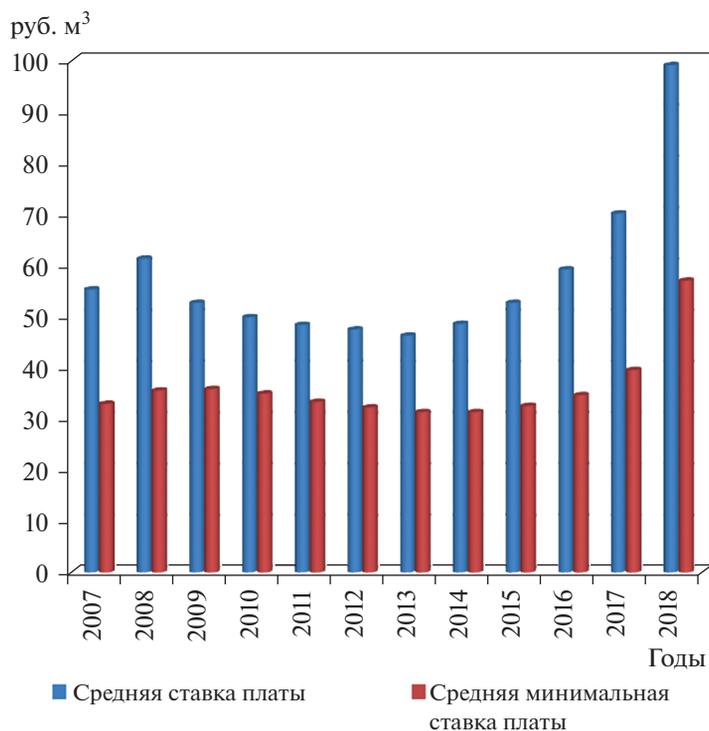


Рис. 6. Динамика изменения ставок платы за заготовку 1 м³ древесины, руб. м⁻³ (по данным Федерального агентства лесного хозяйства <https://roslesinforg.ru/atlas>, дата обращения 30.01.2020).

ми на базе ренты. Данный метод может позволить увеличить поступления в доходную часть бюджета, возмещающая затраты на ведение лесного хозяйства.

Лесной рентный доход представляет собой остаточную стоимость, образующуюся как разница между ценой продуктов леса и затратами на производство, транспортировку, включая предпринимательскую прибыль (Fare et al, 2004; Воронков, 2008; Петров, 2010; Zhang, Pearse, 2012; Bepalova et al., 2019). При этом возможны два подхода к расчету лесной ренты, отличающиеся между собой продуктами леса: подход, основанный на определении дохода на базе цен круглых лесоматериалов, и на базе цен продукции переработки древесины (пиломатериалы, фанера, бумага и т.п.).

“Рыночная цена на сортаменты в России должна иметь две оценки: максимальную оценку, соблюдающую интересы предпринимательства, и минимальную оценку, соблюдающую интересы государства. При этом верхний предел цены должен являться остаточной стоимостью древесины, образующейся при вычитании из рыночной цены конечной продукции нормативных затрат на ее производство (заготовку, переработку), транспортных расходов по доставке сырья с мест заготовки до мест переработки древесины, а также нормативной прибыли в производстве по заготовке и переработке сырья. Нижним пределом

рыночной цены будут являться расчеты, исходящие из нормативных затрат на лесопользование, охрану и защиту лесов, ведение лесного хозяйства. Нижний предел цены, в отличие от верхнего, может приниматься в значении, одинаковом для всех сортиментов. Для проведения подобных расчетов необходимо рассматривать по каждому предприятию по отдельности попроцессные способы учета информации” (Петров, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В статье рассмотрены место и роль России в лесопользовании, дан исторический анализ вопроса, связанного с начислением и расчетом платежей за пользование древесных ресурсов, влияющих на финансирование лесного хозяйства Российской Федерации. Платежи за древесные ресурсы являются основополагающими в вопросе уровня доходности лесной отрасли, ее статусе среди других отраслей народного хозяйства. Экономические и правовые преобразования в России всегда играли исключительную роль в вопросах, связанных как с доходностью отрасли при использовании лесных ресурсов, так и ее финансированием. Доходы, полученные от пользования лесными ресурсами, должны полностью компенсировать расходы на ведение лесного хозяйства, воспроизводство, охрану и защиту лесов. Изме-

нения в подходах к расчету платы за использование древесных ресурсов приведут к экономической эффективности использования лесов и, как следствие, к повышению финансирования лесного хозяйства Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н.П.* Лесные таксы. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. 96 с.
- Арнольд Ф.К.* Библиографическое обозрение. Отчет по лесному управлению Министерства государственных имуществ за 1881 г. // Лесной журн. 1884. Вып. 10. 591 с.
- Варламов А.А.* Земельный кадастр. Оценка земель. М.: Колос, 2006. Т. 4. 463 с.
- Васильев П.В.* Экономическая оценка лесных ресурсов // Оценка природных ресурсов. М.: Мысль, 1968. С. 86–97.
- Воронков П.Т.* Экономическая оценка лесных угодий. Новосибирск: Наука, 1976. 134 с.
- Воронков П.Т.* Платежи за лесные ресурсы в XXI в. // Лесные экономические вести. 2000. № 4(26). С. 33–34.
- Воронков П.Т.* Новая система установления платы за использование лесов // Лесное хозяйство. 2008. № 1. С. 21–23.
- Вигандт Л.С.* Экономический обзор подходов к формированию платы за лесопользование (на примере Забайкальского края) // Вестник Забайкальского гос. ун-та, (Transbaikal State University J.). 2015. № 4(119). С. 120–125.
- Зозуля В.В.* О проблемах платежей за использование лесных ресурсов // Финансы. 2007. № 11. С. 36–38.
- Креслин Э.П.* Рентное лесное хозяйство в России. Л.: Гослестехиздат, 1934. 138 с.
- Лазарев А.С.* Лесной доход. М.: Финстатинформ, 1997. 261 с.
- Лесной кодекс РФ от 29.01.1997 N 22-ФЗ (ред. от 24.07.2007). Режим доступа: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_13183/, свободный. Загл. с экрана. Яз. рус. (дата обращения 01.02.2020).
- Лесной кодекс Российской Федерации от 04.12.2006 N 200-ФЗ (ред. от 27.12.2018). Режим доступа: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/, свободный. Загл. с экрана. Яз. рус. (дата обращения 01.02.2020).
- Методические рекомендации по расчету минимальных ставок лесных податей и ставок арендной платы при передаче участков лесного фонда в аренду (утв. Рослесхозом 01.02.1994). URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_25154/ (дата обращения 01.02.2020).
- Министерство финансов Советского Союза, “Государственный бюджет СССР. Статистический сборник”, Библиотека “Исторический бюджет”. Режим доступа: <https://historylib.minfin.ru>, свободный. Загл. с экрана. Яз.рус. (дата обращения 31.01.2020)
- Моисеев Н.А.* Проблемы лесной экономики в науке и практике // Лесное хозяйство. 2008. № 4. С. 6–11.
- Наставление для составления такс на лесные материалы из казенных лесных дач. СПб: Тип. Киришбаума, 1883. 90 с.
- О коэффициентах к ставкам платы за единицу объема лесных ресурсов и ставкам платы за единицу площади лесного участка, находящегося в федеральной собственности: постановление Правительства РФ от 11.11.2017 № 1363 // Режим доступа: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_282588/, свободный. — Загл. с экрана (дата обращения: 03.03.2019).
- О национальных целях и стратегических задачах развития Российской Федерации на период до 2024 г.: Указ Президента Российской Федерации от 7 мая 2018 г. № 204. URL: <https://minenergo.gov.ru/view-pdf/11246/84473> (дата обращения 18.02.2019).
- Об утверждении Основ государственной политики в области использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов в Российской Федерации до 2030 г.: Распоряжение Правительства РФ от 26.09.2013 № 1724-р // Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/499047151> свободный. — Загл. с экрана (дата обращения: 12.03.2020).
- Орлов М.М.* Корневая ценность леса и лесные таксы // Лесоустройство. Л., 1928. Т. 2. С. 50–86.
- Основы лесного законодательства РФ (утв. ВС РФ 06.03.1993 N 4613-1) Режим доступа: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_1762/, свободный. — Загл. с экрана (дата обращения: 01.02.2020).
- Панкратова Н.Н.* Отраслевые особенности учета затрат и проблемы финансирования лесного хозяйства. // Вестник Тихоокеанского гос. ун-та. 2010. № 4. С. 161–168.
- Перечень поручений по вопросам использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов, а также оборота лесоматериалов от 31 января 2017 года № 173-пр // Официальный сайт Президента Российской Федерации www.kremlin.ru. Режим доступа: <http://www.kremlin.ru/acts/assignments/orders/53811> свободный. — Загл. с экрана (дата обращения: 03.03.2019).
- Петров А.П.* Рентные платежи — действенный механизм повышения доходности лесопользования // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2002. № 3. С. 82–84.
- Петров А.П.* Лесные отношения в Российской Федерации: коррупционные факторы и риски, пути их устранения. Пушкино: ВИПКЛХ, 2010. 84 с.
- Петров А.П.* Государственное управление лесами. Пушкино: ВИПКЛХ, 2011. 204 с.
- Петров А.П.* Экономические отношения в лесном хозяйстве: прошлое, настоящее и вызовы будущего // Вопросы лесной науки. 2019. Т. 2(1). С. 22–40.
- Петров А.П., Ильин В.А., Николаева Г.Н.* Экономика лесного хозяйства. М.: Экология, 1993. 20 с.
- Петрунин В.В.* О развитии системы рентных платежей при пользовании лесными ресурсами // Налоговый вестник. 2005. № 5. С. 3–8.
- Петрунин Н.А.* Развитие арендных отношений в лесном секторе экономики РФ и их влияние на доходность лесной отрасли // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2019. С. 68–80.
- Пирс П.Х.* Введение в лесную экономику. Перевод с английского. Под редакцией А.П. Петрова. М.: Экология, 1992. 224 с.
- Писаренко А.И., Страхов В.В.* Лесное хозяйство России от пользования — к управлению. М.: Юриспруденция, 2004. 552 с.
- Постановление Совмина РСФСР от 17.01.1991 № 26 “О совершенствовании управления лесами”. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_1762/

www.libussr.ru/doc_ussr/usr_18015.htm (дата обращения 12.03.2020).

Постановление Правительства Российской Федерации от 22.05.2007 № 310 “О ставках платы за единицу объема лесных ресурсов и ставках платы за единицу площади лесного участка, находящегося в федеральной собственности” Режим доступа: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_68813/ (дата обращения 12.03.2020).

Постановление Правительства Российской Федерации от 01.02.2016 № 53 “Об утверждении методики определения размера арендной платы по договору аренды лесного участка, заключаемому в соответствии с пунктом 2 части 4 статьи 74 Лесного кодекса Российской Федерации” Код доступа: <http://static.government.ru/media/files/rLFAfGlu6w9GK9T3dYAgcVGVW-W2PoCgA.pdf/>, свободный. – Загл. с экрана (дата обращения: 01.02.2020).

Починков С.В. Лесной доход и организация лесопромышленного производства // Лесное хозяйство. 2002. № 4. С. 20–25.

Путятинская Ю.В., Яруллин Р.Р. Дискуссионный характер платежей за пользование лесными ресурсами // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 3(23). С. 121–124.

Смит А. Исследование о природе и причинах богатства народов. М.: Ось-89, 1997. 255 с.

Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 г.: Распоряжение Правительства РФ от 20.09.18 № 1980-р URL: <http://government.ru/docs/34064/> (дата обращения 12.03.2020).

Синицын С.Г., Кузьмичев А.С., Соколов Д.М. Направления исторического развития организации лесопользования // Организация лесохозяйственного производства, механизация, охрана и защита леса. М.: ВНИИЦ-лесресурс. Обзорная информация, 1991. Вып. 7. 32 с.

Федеральное агентство лесного хозяйства [Электронный ресурс] // Федеральное агентство лесного хозяй-

ства. URL: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (дата обращения 12.03.2020).

Чупров Н.П. К методике экономической оценки и доступности древесных ресурсов леса // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 2004. № 6. С. 103–108.

Чупров Н.П. Платежам за лесные ресурсы – научную основу // Лесное хозяйство. 2004. № 3. С. 8–11.

Bespalova V.V., Bogatova E.Yu., Filinova I.V. Economic estimation of woody and non-woody forestry resources in present conditions // Advances in Economics, Business and Management Research-Paris. France: Atlantis Press. 2019. № 114. P. 250–256.

Bespalova V., Gedio V., Polyanskaya O., Shaitarova O., Tereshchenko S. Sustainable forest management is one of Russia's economic problems // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science № 316 IV Scientific-technical conference “Forests of Russia: Policy, Industry, Science and Education” 22–24 May 2019, St. Petersburg, Russia.

Färe R.S., Grosskopf S., Hernandez-Sancho F. Environmental Performance: An Index Number Approach. Resource and Energy Economics. 2004. V. 26(4). P. 343–352.

Niskanen A., Petrov A., Filoushkina G. Economic accessibility of forest resources in Northern Russia // Scientific paper presented in Biennial meeting of the Scandinavian Society of Forest Economics and 3rd Berkeley – KVL Conference of Natural Resources Management, May 21–25. 2002. Lilleleje, Denmark.

Plotkowski L., Zajc S., Wysoska-Fijorek E., Gruchala A., Piekutin J., Parzych S. Economic optimization of the rotation age of stands. Folia Forestalia Polonica. 2016. V. 58(4). P. 183–188.

Food and Agriculture Organization of the United Nations [Электронный ресурс] // FAO URL: <http://www.fao.org/forest-resources-assessment/ru/> (дата обращения 16.03.2021).

Zhang D., Pearse P.H. Forest Economics. The University of British Columbia. 2012. 390 p.

History of Changes in an Economic Assessment of Forest Resources for Financing the Forest Industry of the Russian Federation

V. V. Bespalova*

Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln., 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

**E-mail: weronika2002@yandex.ru*

Russia has a huge potential for forest resources, but does not receive adequate income from the use of its property. The main source of income for the state is payments for the use of forest resources. The low level of forest payment rates does not contribute to the financial improvement of the sector. The funds allocated from the budget are constantly in short supply, which leads to the decrease in the reforestation volume, as well as in funds allocated for the protection of forests from fires, pests and diseases. The article examines the historical issues related to the profitability of the industry and its current state regarding the forest use and the formation of payments. Changing the approaches to payments calculation for the use of wood resources will lead to the economic efficiency of forest use and, as a consequence, to an increase in forestry financing in the Russian Federation.

Keywords: forest use, payments for wood resources, rent, payment rate, expenses and profits from the forestry, wood stock on 1 ha, forest resources assessment.

Acknowledgements: The study has been carried out with the financial support from the RFBR (№ 19-110-50345).

REFERENCES

- Anuchin N.P., *Lesnye taksy* (Forest tax), Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1949, 96 p.
- Arnol'd F.K., Bibliograficheskoe obozrenie. Otchet po lesnomu upravleniyu Ministerstva gosudarstvennykh imushchestv za 1881 g. (Bibliographic review. Forestry Management Report of the Ministry of State Property for 1881), *Lesnoi zhurnal*, 1884, Vol. 10, 591 p.
- Bespalova V., Gedio V., Polyanskaya O., Shaitarova O., Tereshchenko S., Sustainable forest management is one of Russia's economic problems, IOP Conference Series: Earth and Environmental Science № 316 IV Scientific-technical conference "Forests of Russia: Policy, Industry, Science and Education", 22–24 May 2019, St. Petersburg, Russia.
- Bespalova V.V., Bogatova E.Yu., Filinova I.V., Economic estimation of woody and non-woody forestry resources in present conditions, In: *Advances in Economics, Business and Management Research*, Paris, France: Atlantis Press, 2019, No. 114, pp. 250–256.
- Chuprov N.P., K metodike ekonomicheskoi otsenki i dostupnosti drevesnykh resursov lesa (On technique of economic evaluation and accessibility of forest wood resources), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2004, No. 6, pp. 103–108.
- Chuprov N.P., Platezham za lesnye resursy – nauchnyu osnovu (Scientific basis for payments for forest resources), *Lesnoe khozyaistvo*, 2004, No. 3, pp. 8–11.
- Färe R.S., Grosskopf S., Hernandez-Sancho F., Environmental Performance: An Index Number Approach, *Resource and Energy Economics*, 2004, Vol. 26(4), pp. 343–352. <http://www.fao.org/forest-resources-assessment/ru/> (March 16, 2021).
- <http://www.rosleshoz.gov.ru> (March 12, 2020)
- Kreslin E.P., *Rentnoe lesnoe khozyaistvo v Rossii* (Rental forestry in Russia), Leningrad: Goslestekhizdat, 1934, 138 p.
- Lazarev A.S., *Lesnoi dokhod* (Forest income), Moscow: Finstatinform, 1997, 261 p.
- Lesnoi kodeks RF ot 29.01.1997 N 22-FZ (red. ot 24.07.2007)* (Forest Code of the Russian Federation of January 29, 1997 N 22-FZ (of July 24, 2007)), available at: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_13183/ (February 01, 2020).
- Lesnoi kodeks Rossiiskoi Federatsii ot 04.12.2006 № 200-F* (Forest Code of the Russian Federation of 04.12.2006 No. 200-F), available at: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/ (February 01, 2020).
- Metodicheskie rekomendatsii po raschetu minimal'nykh stavok lesnykh podatei i stavok arendnoi platy pri peredache uchastkov lesnogo fonda v arendu (utv. Rosleskhozom 01.02.1994)* (Methodological recommendations for calculating the minimum rates of forest taxes and rental rates when transferring forest land plots for lease (approved by Rosleskhoz 01.02.1994)), available at: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_25154/ (February 01, 2020).
- Ministerstvo finansov Sovetskogo Soyuza, "Gosudarstvennyi byudzhet SSSR. Statisticheskii sbornik", Biblioteka "Istoricheskii byudzhet"* (Ministry of Finance of the Soviet Union, "State Budget of the USSR. Statistical collection", Library "Historical budget"), available at: <https://historylib.minfin.ru> (January 31, 2020).
- Moiseev N.A., Problemy lesnoi ekonomiki v nauke i praktike (Problems of forestry in science and practice), *Lesnoe khozyaistvo*, 2008, No. 4, pp. 6–11.
- Nastavlenie dlya sostavleniya taks na lesnye materialy iz kazennykh lesnykh dach*, (Manual for drawing up rates for forest materials from state forest dachas), Saint Petersburg: Tip. Kirshbauma, 1883, 90 p.
- Niskanen A., Petrov A., Filoushkina G., Economic accessibility of forest resources in Northern Russia, *KVL Conference of Natural Resources Management*, Scientific paper presented in Biennial meeting of the Scandinavian Society of Forest Economics and 3rd Berkeley, May 21–25. 2002, Gilleleje, Denmark.
- O koeffitsientakh k stavkam platy za edinitsu ob'ema lesnykh resursov i stavkam platy za edinitsu ploshchadi lesnogo uchastka, nakhodyashchegosya v federal'noi sobstvennosti: postanovlenie Pravitel'stva RF ot 11.11.2017 № 1363* (On the ratios to the rates of payment per unit volume of forest resources and rates of payment per unit area of a forest plot in federal ownership: Decree of the Government of the Russian Federation of 11.11.2017 No. 1363), available at: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_282588/ (March 03, 2019).
- O natsional'nykh tselyakh i strategicheskikh zadachakh razvitiya Rossiiskoi Federatsii na period do 2024 goda: Ukaz Prezidenta Rossiiskoi Federatsii ot 7 maya 2018 goda № 204* (On the national goals and strategic objectives of the development of the Russian Federation for the period up to 2024: Decree of the President of the Russian Federation dated May 7, 2018 No. 204.), available at: <https://minenergo.gov.ru/view-pdf/11246/84473> (February 18, 2019).
- Ob utverzhdenii Osnov gosudarstvennoi politiki v oblasti ispol'zovaniya, okhrany, zashchity i vosproizvodstva lesov v Rossiiskoi Federatsii do 2030 goda: Rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 26.09.2013 № 1724-r* (On the approval of the Fundamentals of State Policy in the Field of Use, Conservation, Protection and Reproduction of Forests in the Russian Federation until 2030: Order of the Government of the Russian Federation of September 26, 2013 No. 1724-r), available at: <http://docs.cntd.ru/document/499047151> (March 12, 2020).
- Orlov M.M., Kornevaya tsennost' lesa i lesnye taksy (Standing forest value and forest taxes), In: *Lesoustroistvo* (Forest management), Leningrad: 1928, Vol. 2, pp. 50–86.
- Osnovy lesnogo zakonodatel'stva RF (utv. VS RF 06.03.1993 N 4613-1)* (Fundamentals of forestry legislation of the Russian Federation (approved by the Supreme Soviet of the Russian Federation 03.06.1993 No. 4613-1), available at: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_1762/ (February 01, 2020).
- Pankratova N.N., Otrasleye osobennosti ucheta zatrat i problemy finansirovaniya lesnogo khozyaistva (Branch features of cost accounting and financing problems in forest industry), *Vestnik Tikhookeanskogo gos. un-ta*, 2010, No. 4, pp. 161–168.
- Perechen' poruchenii po voprosam ispol'zovaniya, okhrany, zashchity i vosproizvodstva lesov, a takzhe oborota lesomaterialov ot 31 yanvarya 2017 goda № 173-pr* (The list of instructions on the use, protection, protection and reproduction of forests, as well as the turnover of timber dated January 31, 2017 No. 173-p), available at: <http://www.kremlin.ru/acts/assignments/orders/53811> (March 03, 2019).
- Petrov A.P., Ekonomicheskie otnosheniya v lesnom khozyaistve: proshloe, nastoyashchee i vyzovy budushchego

- (Forestry economics: past, present and future challenges), *Voprosy lesnoi nauki*, 2019, Vol. 2(1), pp. 22–40.
- Petrov A.P., *Gosudarstvennoe upravlenie lesami* (State Forest Management), Pushkino: VIPKLH, 2011, 204 p.
- Petrov A.P., Il'in V.A., Nikolaeva G.N., *Ekonomika lesnogo khozyaistva* (Forest Economics), Moscow: Ekologiya, 1993, 20 p.
- Petrov A.P., *Lesnye otnosheniya v Rossiiskoi Federatsii: korruptsionnye faktory i riski, puti ikh ustraneniya* (Forest relations in the Russian Federation: corruption factors and risks, ways to eliminate them), Pushkino: VIPKLH, 2010, 84 p.
- Petrov A.P., Rentnye platezhi – deistvennyi mekhanizm povysheniya dokhodnosti lesopol'zovaniya (Rent payments are an effective mechanism for increasing the profitability of forest use), *Ispol'zovanie i okhrana prirodnnykh resursov v Rossii*, 2002, No. 3, pp. 82–84.
- Petrinin N.A., Razvitie arendnykh otnoshenii v lesnom sektore ekonomiki RF i ikh vliyanie na dokhodnost' lesnoi otrasli (The development of lease relations in Russian forest economy and their impact on the forest industry profitability), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*, 2019, No. 1, pp. 68–80.
- Petrinin V.V., O razvitiu sistemy rentnykh platezhei pri pol'zovanii lesnymi resursami (On the development of the system of rent payments for the use of forest resources), *Nalogovyi vestnik*, 2005, No. 5, pp. 3–8.
- Pirs P.K., *Vvedenie v lesnuyu ekonomiku* (Introduction to the forest economy), Moscow: Ekologiya, 1992, 224 p.
- Pisarenko A.I., Strakhov V.V., *Lesnoe khozyaistvo Rossii ot pol'zovaniya – k upravleniyu*. (Forestry in Russia from use to management), Moscow: Yurisprudentsiya, 2004, 552 p.
- Plotkowski L., Zajc S., Wysoska-Fijorek E., Gruchala A., Piekutin J., Parzych S., Economic optimization of the rotation age of stands, *Folia Forestalia Polonica*, 2016, Vol. 58(4), pp. 183–188.
- Pochinkov S.V., Lesnoi dokhod i organizatsiya lesopromyshlennogo proizvodstva (Forest income and organization of timber industry), *Lesnoe khozyaistvo*, 2002, No. 4, pp. 20–25.
- Postanovlenie Pravitel'stva Rossiiskoi Federatsii ot 01.02.2016 № 53 "Ob utverzhdenii metodiki opredeleniya razmera arendnoi platy po dogovoru arendy lesnogo uchastka, zaklyuchaemomu v sootvetstvii s punktom 2 chasti 4 stat'i 74 Lesnogo kodeksa Rossiiskoi Federatsii"* (Decree of the Government of the Russian Federation of 01.02.2016 No. 53 "On approval of the methodology for determining the amount of rent under a lease agreement for a forest plot concluded in accordance with paragraph 2 of part 4 of Article 74 of the Forest Code of the Russian Federation"), available at: <http://static.government.ru/media/files/rLFfAG1u6w9GK9T3dYAgcVGVVW2PoCgA.pdf/> (February 01, 2020)
- Postanovlenie Pravitel'stva Rossiiskoi Federatsii ot 22.05.2007 № 310 "O stavkakh platy za edinitsu ob'ema lesnykh resursov i stavkakh platy za edinitsu ploshchadi lesnogo uchastka, nakhodnyashchegosya v federal'noi sobstvennosti"* (Decree of the Government of the Russian Federation of May 22, 2007 No. 310 "On rates of payment per unit volume of forest re-
- sources and rates of payment per unit area of a forest plot in federal ownership"), available at: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_68813/ (March 12, 2020).
- Postanovlenie Sovmina RSFSR ot 17.01.1991 № 26 "O sovershenstvovanii upravleniya lesami"* (Resolution of the Council of Ministers of the RSFSR dated 01.17.1991 No. 26 "On improving forest management"), available at: http://www.libussr.ru/doc_ussr/usr_18015.htm (March 12, 2020).
- Putyatinskaya Y.V., Yarullin R.R., Diskussionnyi kharakter platezhei za pol'zovanie lesnymi resursami (Disputable character of charges for forest resources use), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2009, No. 3(23), pp. 121–124.
- Sinityn S.G., Kuz'michev A.S., Sokolov D.M., Napravleniya istoricheskogo razvitiya organizatsii lesopol'zovaniya (Directions of the historical development of forest management), In: *Organizatsiya lesokhozyaistvennogo proizvodstva, mekhanizatsiya, okhrana i zashchita lesa* (Organization of forestry production, mechanization, protection and protection of forests), Moscow: VNIITslesresurs, Obzornaya informatsiya, 1991, Vol. 7, 32 p.
- Smit A., *Issledovanie o prirode i prichinakh bogatstva narodov* (An Inquiry into the Nature and Causes of the Wealth of Nations), Moscow: Os'-89, 1997, 255 p.
- Strategiya razvitiya lesnogo kompleksa Rossiiskoi Federatsii do 2030 goda: Rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 20.09.18 №1980-r* (The strategy for the development of the forestry complex of the Russian Federation until 2030: Order of the Government of the Russian Federation of 20.09.18 No. 1980-r), available at: <http://government.ru/docs/34064/> (March 12, 2020).
- Varlamov A.A., Zemel'nyi kadastr. Otsenka zemel'* (Land Registry. Land valuation), Moscow: Kolos, 2006, Vol. 4, 463 p.
- Vasil'ev P.V., Ekonomicheskaya otsenka lesnykh resursov (Economic assessment of forest resources), In: *Otsenka prirodnnykh resursov* (Assessment of natural resources), Moscow: Mysl', 1968, pp. 86–97.
- Vigandt L.S., Ekonomicheskii obzor podkhodov k formirovaniyu platy za lesopol'zovanie (na primere Zabaikal'skogo kraja) (Economic review of approaches to rent formation for forest use (on the example of Transbaikalian Territory)), *Vestnik Zabaikal'skogo gos. un-ta (Transbaikalian State University J.)*, 2015, No. 4(119), pp. 120–125.
- Voronkov P.T., *Ekonomicheskaya otsenka lesnykh ugodii* (Economic valuation of forested areas), Novosibirsk: Nauka, 1976, 134 p.
- Voronkov P.T., Novaya sistema ustanovleniya platy za ispol'zovanie lesov (New system for establishing fee for the use of forests), *Lesnoe khozyaistvo*, 2008, No. 1, pp. 21–23.
- Voronkov P.T., Platezhi za lesnye resursy v XXI veke (Payments for forest resources in the 21st century), *Lesnye ekonomicheskie vesti*, 2000, No. 4(26), pp. 33–34.
- Zhang D., Pearse P.H., *Forest Economics*, The University of British Columbia, 2012, 390 p.
- Zozulya V.V., O problemakh platezhei za ispol'zovanie lesnykh resursov (On the problems of payments for the forest resources use), *Finansy*, 2007, No. 11, pp. 36–38.