

## СОДЕРЖАНИЕ

---



---

**Номер 5, 2022**


---



---

**Оригинальные статьи**

Модели фитомассы деревьев березы и осины для дистанционного зондирования в климатических градиентах Евразии <i>В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, И. М. Данилин</i>	451
Картографирование фитоценологического разнообразия горнотаежных лесов Северо-Восточного Забайкалья <i>М. В. Бочарников, А. А. Виноградов</i>	461
Инвентаризация и картографирование почв национального парка “Смоленское Поозерье” <i>О. В. Шопина, М. И. Герасимова, И. М. Бавшин, В. Р. Хохряков, И. Н. Семенов</i>	478
Структура и состояние древостоя на низинном черноольховом болоте в Тверской области <i>В. Г. Стороженко, Т. В. Глухова</i>	494
Динамика размерной и возрастной структуры древостоев коренных сосняков Северного Предуралья <i>И. Н. Кутявин, А. В. Манов</i>	504
Структура ценопопуляции можжевельника многоплодного в Талгинском ущелье Предгорного Дагестана <i>Г. А. Садыкова</i>	520
Молекулярно-генетическая характеристика популяций сосны обыкновенной в Красноярском крае по панели 15 ядерных микросателлитных локусов <i>Д. Н. Шуваев, А. А. Ибе, Ю. Е. Шерба, Т. В. Сухих, Е. А. Шилкина, М. А. Шеллер, Е. А. Усова, Е. В. Лисотова, М. В. Репях, О. М. Ступакова</i>	530
Смолопродуктивность потомств сосны обыкновенной разных селекционных категорий <i>А. А. Высоцкий, Ю. Н. Исаков, О. В. Комарова</i>	540
Потенциал заготовки лесных ягод при различных способах ведения лесного хозяйства на основе модельного прогноза <i>А. А. Колычева, С. И. Чумаченко, Д. Н. Тебенькова</i>	549
Litter turnover and nutrients dynamic in a tropical moist deciduous forest of India <i>E. K. Ramya, S. Sharmila, and S. Mownika</i>	564
Разложение опада березы повислой на фоне выщелачивания и засоления в лабораторном эксперименте <i>Т. В. Нечаева, Н. В. Смирнова, С. А. Худяев, И. И. Любечанский</i>	580

---



---

## CONTENTS

---

---

No. 5, 2022

---

---

### Original Articles

Phytomass Models for Aspen and Birch Trees for Remote Scanning in Climatic Gradients of Eurasia <i>V. A. Usoltsev, I. S. Tsepordey, and I. M. Danilin</i>	451
Mapping the Phytocenotic Diversity of Mountain Taiga of the North-Eastern Transbaikal Region <i>M. V. Bocharnikov and A. A. Vinogradov</i>	461
Soil Inventory and Mapping in the “Smolenskoye Poozerye” National Park <i>O. V. Shopina, M. I. Gerasimova, I. M. Bavshin, V. R. Khokhryakov, and I. N. Semenkov</i>	478
Structure and Condition of the Lowland Black Alder Swamp Stand in the Tver Region <i>V. G. Storozhenko and T. V. Glukhova</i>	494
Size and Age Structure Dynamics in Native Pine Forests of the Northern Cis-Ural Region <i>I. N. Kutyavin and A. B. Манов</i>	504
Persian Juniper Cenopopulations Structure in the Talginskoye Gorge of Piedmont Dagestan <i>G. A. Sadykova</i>	520
Molecular Genetic Characteristic of the Scots Pine Population in Krasnoyarsk Territory Using the 15 Nuclear Microsatellite Loci Panel <i>D. N. Shuvaev, A. A. Ibe, Yu. Ye. Shcherba, T. V. Sukhikh, Ye. A. Shilkina, M. A. Sheller, Ye. A. Usova, Ye. V. Lisotova, M. V. Repyakh, and O. M. Stupakova</i>	530
Resin Production Capabilities of Self-Fertilisation Offspring of Scots Pine Trees from Different Selection Categories <i>A. A. Vysotskiy, Yu. N. Isakov, and O. V. Komarova</i>	540
Forest Berries Harvesting Potential under Different Forest Management Approaches According to a Simulation <i>A. A. Kolycheva, S. I. Chumachenko, and D. N. Tebenkova</i>	549
Litter Turnover and Nutrients Dynamic in a Tropical Moist Deciduous Forest of India <i>E. K. Ramya, S. Sharmila, and S. Mownika</i>	564
<i>Betula pendula</i> Leaf Litter Decomposition in a Laboratory Experiment Simulating Leaching and Salinization <i>T. V. Nechaeva, N. V. Smirnova, S. A. Khudayev, and I. I. Lyubechanskii</i>	580

---

---

УДК 630\*52:630\*174.754

## МОДЕЛИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ БЕРЕЗЫ И ОСИНЫ ДЛЯ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ В КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ<sup>1</sup>

© 2022 г. В. А. Усольцев<sup>a, b, \*</sup>, И. С. Цепордей<sup>a</sup>, И. М. Данилин<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

<sup>b</sup>Уральский государственный лесотехнический университет,  
ул. Сибирский тракт, д. 37, Екатеринбург, 620100 Россия

<sup>c</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук,  
Академгородок, 50, Красноярск, 660036 Россия

\*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2021 г.

После доработки 30.12.2021 г.

Принята к публикации 06.04.2022 г.

Лесные экосистемы играют большую роль в стабилизации климата, и непрерывный мониторинг их фитомассы имеет первостепенное значение. Технология бортового лазерного сканирования получила широкое распространение при оценке фитомассы деревьев путем дистанционной регистрации таких таксационных показателей, как диаметр и площадь проекции кроны и высота дерева. В работе использована авторская база данных 755 и 296 модельных деревьев соответственно березы (*Betula* spp.) и осины (*Populus* spp.) Евразии с замеренными показателями высоты дерева и диаметра кроны, а также фитомассы ствола, листвы, ветвей и корней. Для всех компонентов фитомассы выявлена положительная связь с диаметром кроны и высотой дерева. На статистически достоверном уровне установлено, что фитомасса листвы, ветвей, стволов и надземная у деревьев березы соответственно на 4.7, 1.3, 9.6 и 8.0% больше, чем у осины, при равных значениях как диаметра кроны, так и высоты дерева. Это вызвано тем, что при одной и той же высоте дерева диаметр кроны у осины на 12% больше, чем у березы. Фитомасса всех компонентов равновеликих деревьев описывается пропеллеро-образной 3D-зависимостью от зимних температур и осадков. В теплых регионах при повышении осадков фитомасса увеличивается, но по мере перехода к холодным регионам она характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах фитомасса возрастает, но по мере перехода в сухие условия снижается. Вклад таксационных показателей деревьев, их видовой принадлежности и климатических переменных в объяснение изменчивости компонентов фитомассы составляет соответственно 79.0, 4.6 и 16.4%. Климатические переменные в наибольшей степени объясняют изменчивость фитомассы стволов, ветвей и надземной (от 18 до 22%) и в наименьшей степени – листвы (около 7%). Полученные результаты могут быть полезны при лазерном мониторинге фитомассы лесов и при прогнозировании возможных изменений в структуре фитомассы деревьев при климатических отклонениях.

*Ключевые слова:* компоненты фитомассы, лазерное зондирование деревьев, аллометрические модели, диаметр кроны, высота дерева, средняя температура января, годовые осадки.

DOI: 10.31857/S0024114822050072

Антропогенные изменения окружающей среды влияют на экосистемы на всех уровнях организации (Díaz et al., 2019). В функциональной биогеографии предполагается, что свойства растений отражают адаптацию растительности к изменяющимся условиям окружающей среды, в том числе климата (Reichstein et al., 2014). Современные глобальные модели растительности нацелены на реализацию адаптивных реакций расте-

ний в контексте теории оптимальности (Корзухин, Семевский, 1992). Поскольку реакция растений на стрессы проявляется в изменении их фитомассы, представляет интерес знание того, как изменения климата повлияют на фитомассу и способность лесов депонировать углерод (Franklin et al., 2020; Tautenhahn et al., 2020).

В течение последних двух десятилетий для оценки наземной фитомассы интенсивно используется технология бортового лазерного зондирования, обеспечивающая получение высоко-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках Госзадания FEUZ-2021-0014.

точной информации о пространственных и темпоральных характеристиках лесов. Благодаря способности проникновения сквозь толщу полога, данные лазерного зондирования, представляющие трехмерные облака точек, дают подробную 3D-картину структуры леса (Данилин и др., 2005; Ковязин и др., 2020; Camarretta et al., 2021).

В ходе исследований по Международной биологической программе для трех климатических зон Сибири были предложены зависимости фитомассы крон сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) от ширины кроны (Поздняков et al., 1969). За последние годы достигнуты существенные успехи в области обнаружения отдельных деревьев и регистрации их формы и структуры (диаметр кроны, высота дерева, площадь проекции и объем кроны) на основе новых высокопроизводительных алгоритмов и применения беспилотных летательных аппаратов (БПЛА, или дронов) (Ковязин и др., 2016; Усольцев, 2016). При этом диаметр кроны может обладать большей способностью объяснять изменчивость надземной фитомассы (10.5%) по сравнению с высотой дерева (6.0%) (Goodman et al., 2014).

Для нескольких видов лиственницы Китая (лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), лиственницы Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), лиственницы ольгинской (*L. olgensis* A. Henry), лиственницы тонкочешуйной (*L. kaempferi* (Lamb.) Carr.), лиственницы принца Рупрехта (*L. principisrupprechtii* Mayr.), лиственницы Мастерса (*L. mastersiana* Rehder & E.H. Wilson), лиственницы Потанина (*L. himalaica* W.C. Cheng et L.K. Fu) и лиственницы Гриффитца (*L. speciosa* W.C. Cheng & Y.W. Law)) были проанализированы аллометрические модели связи надземной и подземной фитомассы деревьев с диаметром ствола, а также с диаметром ствола и высотой дерева. Включение в аллометрические модели климатических показателей в качестве дополнительных независимых переменных существенно улучшило точность оценок и дало возможность прогнозирования фитомассы при изменении климата (Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017). Однако такие модели разработаны без деления надземной фитомассы на компоненты и применимы лишь для территории Китая.

Березовые и осиновые леса повсеместно распространены в бореальной зоне и часто произрастают совместно с преобладанием того или другого вида. Береза и осина предпочитают разные экологические ниши, которые часто перекрываются. Работ, посвященных изучению растительности этих формаций, сравнительно немного (Дегтева и др., 2001; Попов, 2017). Лесостепная зона Западной Сибири представлена смешанными березово-осиновыми древостоями, в 90% площади которых преобладает береза и в 10% площади преобладает осина (Грибанов и др., 1970). Эти

леса имеют характер небольших островков (колков) площадью от 0.2 до 30 га, которые занимают плоские блюдцеобразные впадины, сформировавшиеся вследствие оседания грунта под влиянием выщелачивания. По опушкам таких “блюдец” растет обычно береза повислая (*Betula pendula* Roth), которая ближе к центру сменяется березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), а центр “блюдца”, часто подверженный весеннему застою, часто подверженному увлажнению, бывает занят осиной (Усольцев, 1985). В последние годы происходит гибель колков на территории Западной Сибири вследствие переувлажнения (Володченкова, Гуц, 2011). Это явление циклически повторяется каждые 30–40 лет, но масштабы нынешней гибели колков беспрецедентны (Перепечина, 2009). Являются ли причины нынешней гибели колков антропогенными или климатическими и какое влияние это окажет на соотношение березы и осины в регионе, пока неизвестно.

В субарктическом регионе Швеции в течение последних десятилетий отмечена интенсивная экспансия осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в экотоне, в котором в течение последних 4 тыс. лет доминировала береза Черепанова (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *czerepanovii* (Orlova) Hämet-Ahti). В экспансии осины решающее значение имело поражение березы в результате вспышек травяной моли, вредоносному влиянию которой осина не подвержена. Предполагается, что при дальнейшем потеплении экспансия осины в субарктический экотон продолжится (Van Bogaert et al., 2009; 2010). При прогнозировании устойчивости и продуктивности популяций березы и осины в связи с изменением климата необходимо знать реакцию этих видов на стрессы, выраженную в том числе изменением структуры их фитомассы.

В данном исследовании мы намерены:

- 1) установить, имеются ли статистически значимые различия фитомассы деревьев березы и осины при оценке ее с помощью бортовой лидарной техники;
- 2) выяснить, как компоненты фитомассы соотносятся не только с таксационными показателями деревьев, но и с колебаниями температур и осадков на территории Евразии;
- 3) какой вклад в объяснение изменчивости компонентов фитомассы вносят таксационные показатели деревьев, видовая принадлежность и климатические переменные.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для решения поставленных задач мы использовали авторскую базу эмпирических данных о фитомассе лесообразующих пород Евразии (Усольцев, 2016). Из нее отобрано 755 и 296 модельных деревьев соответственно березы и осины с заме-

**Таблица 1.** Статистики модельных деревьев березы и осины

Обозначение статистик*	Анализируемые показатели**								
	<i>h</i>	<i>l<sub>cr</sub></i>	<i>d<sub>cr</sub></i>	<i>P<sub>s</sub></i>	<i>P<sub>b</sub></i>	<i>P<sub>f</sub></i>	<i>P<sub>a</sub></i>	<i>P<sub>r</sub></i>	<i>P<sub>r</sub>/P<sub>a</sub></i>
<i>Betula</i>									
Mean	15.6	7.2	2.9	98.6	16.2	2.5	117.3	47.6	0.35
Min	1.50	0.70	0.30	0.02	0.003	0.004	0.03	0.06	0.24
Max	27.8	18.1	13.4	984.8	267.2	29.5	1279.1	458.8	0.5
SD	6.4	3.2	1.9	130.6	29.8	3.5	159.7	105.0	0.066
CV, %	40.7	44.8	64.7	132.4	183.7	142.5	136.2	220.5	18.9
<i>n</i>	747.0	720.0	755.0	755.0	755.0	755.0	755.0	20.0	20.0
<i>Populus</i>									
Mean	15.4	6.3	3.1	102.3	22.4	3.5	128.2	18.3	0.19
Min	2.10	0.70	0.40	0.10	0.001	0.001	0.12	4.60	0.17
Max	28.8	15.0	11.0	955.0	354.4	38.6	1091.1	31.9	0.22
SD	6.6	2.9	1.9	161.9	48.9	6.0	210.6	19.3	0.037
CV, %	43.1	47.0	59.9	158.2	218.2	170.9	164.2	105.8	19.5
<i>n</i>	296.0	295.0	296.0	296.0	296.0	296.0	296.0	2.0	2.0

\* Mean, Min и Max – соответственно среднее, минимальное и максимальное значения; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации; *n* – число наблюдений.

\*\* *h* – высота дерева, м; *l<sub>cr</sub>* – длина кроны, м; *d<sub>cr</sub>* – диаметр кроны, м; *P<sub>s</sub>*, *P<sub>b</sub>*, *P<sub>f</sub>*, *P<sub>a</sub>*, *P<sub>r</sub>* – соответственно фитомасса ствола в коре, ветвей, листы, надземной и корней в абсолютно сухом состоянии, кг.

ренными таксационными и биопродукционными показателями (табл. 1). Род Береза представлен в основном видами березы пушистой и березы повислой и в меньшей мере видами березы даурской (*B. dahurica* Pall.), березы ребристой (*B. costata* Trautv.), березы плосколистной (*B. platyphylla* Suk.). Род Осина представлен в основном видом осины обыкновенной и в меньшей мере видом тополя Давида (*P. davidiana* Dode). Обработка экспериментального материала выполнена по программе многофакторного регрессионного анализа Statgraphics-19 (<http://www.statgraphics.com/>).

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Известно, что наиболее информативными независимыми переменными при оценке фитомассы деревьев путем дистанционного зондирования являются диаметр кроны и высота дерева. Принята структура двухфакторной аллометрической модели (Вейисов, Каплин, 1976; Усольцев, 2016):

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln d_{cr}) + a_2 (\ln h) + a_3 X. \quad (1)$$

С целью установить различие березы и осины по фитомассе деревьев (или его отсутствие), в модели (1) в качестве дополнительной независимой переменной введена бинарная переменная *X* (Freese, 1964), которой кодируются данные по березе (*X* = 0) и осине (*X* = 1). Результаты расчета моделей (1) показаны в табл. 2.

Бинарная переменная *X* в моделях (1) значима на уровне *p* < 0.001, за исключением массы листы, для которой *X* значима на уровне *p* < 0.01. Она имеет знак “минус”, и это означает, что при одних и тех же значениях высоты дерева и диаметра кроны фитомасса всех надземных компонентов у осины существенно меньше, чем у березы, хотя по средним значениям экспериментальных данных фитомасса всех компонентов мы видим прямо противоположное соотношение (табл. 1).

По-видимому, в совокупности всех видов в пределах рода береза по сравнению с осиной имеет более узкую крону, а поскольку мы сравниваем

**Таблица 2.** Результаты расчета уравнений (1)

	Зависимые переменные			
	$\ln P_s$	$\ln P_f$	$\ln P_b$	$\ln P_a$
<i>a</i> <sub>0</sub> *	-4.5670	-4.2515	-5.0581	-4.0208
$\ln d_{cr}$	0.7309	1.3048	1.5607	0.8483
$\ln h$	2.8299	1.2989	2.0257	2.6547
<i>X</i>	-0.1816	-0.1194	-0.1807	-0.1762
<i>adjR</i> <sup>2</sup>	0.950	0.770	0.859	0.943
<i>SE</i>	0.41	0.76	0.76	0.43

\* Свободный член здесь и далее скорректирован на логарифмическое преобразование (Madgwick, 1983); *adjR*<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; *SE* – стандартная ошибка уравнения.

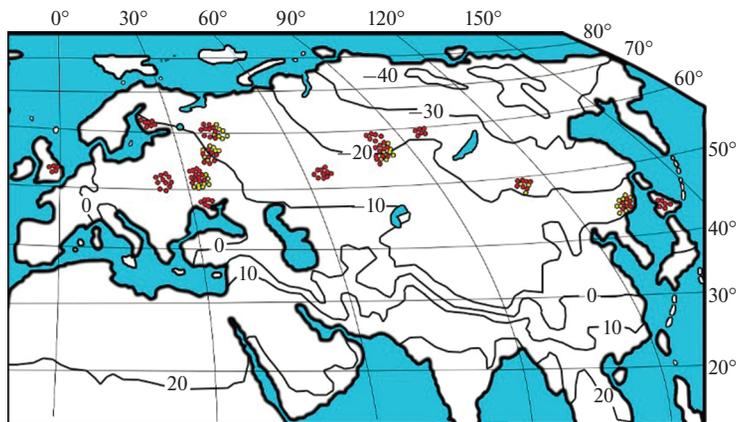


Рис. 1. Распределение данных о фитомассе 755 модельных деревьев березы (красные кружки) и 296 деревьев осины (желтые кружки) на карте изотерм января, °C (World Weather Maps, 2007).

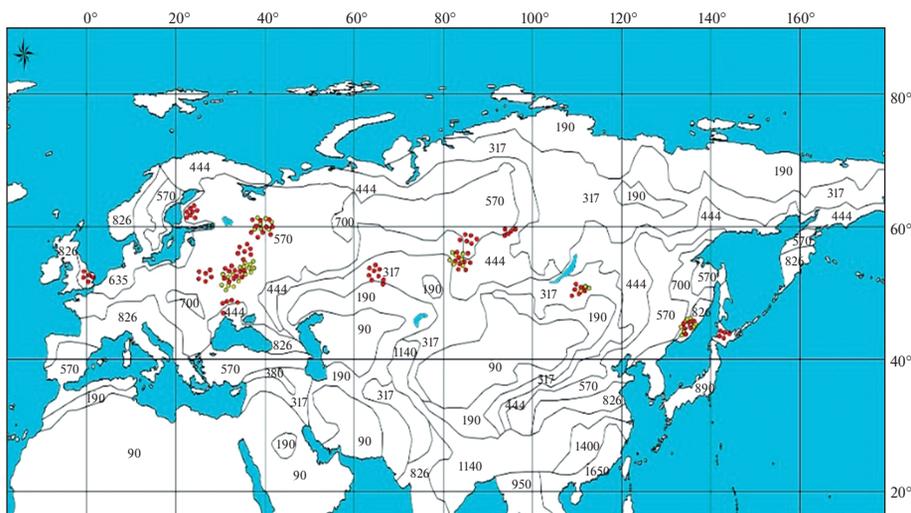


Рис. 2. Распределение данных о фитомассе 755 модельных деревьев березы (красные кружки) и 296 деревьев осины (желтые кружки) на карте среднегодовых осадков, мм (World Weather Maps, 2007).

их при равенстве как высоты дерева, так и диаметра кроны, то у деревьев березы концентрация фитомассы оказывается большей. Это предположение подтвердилось после расчета уравнения связи диаметра кроны с высотой дерева для берез и осин:

$$\ln d_{cr} = -1.4970 + 0.9359(\ln h) + 0.1136X; \quad (2)$$

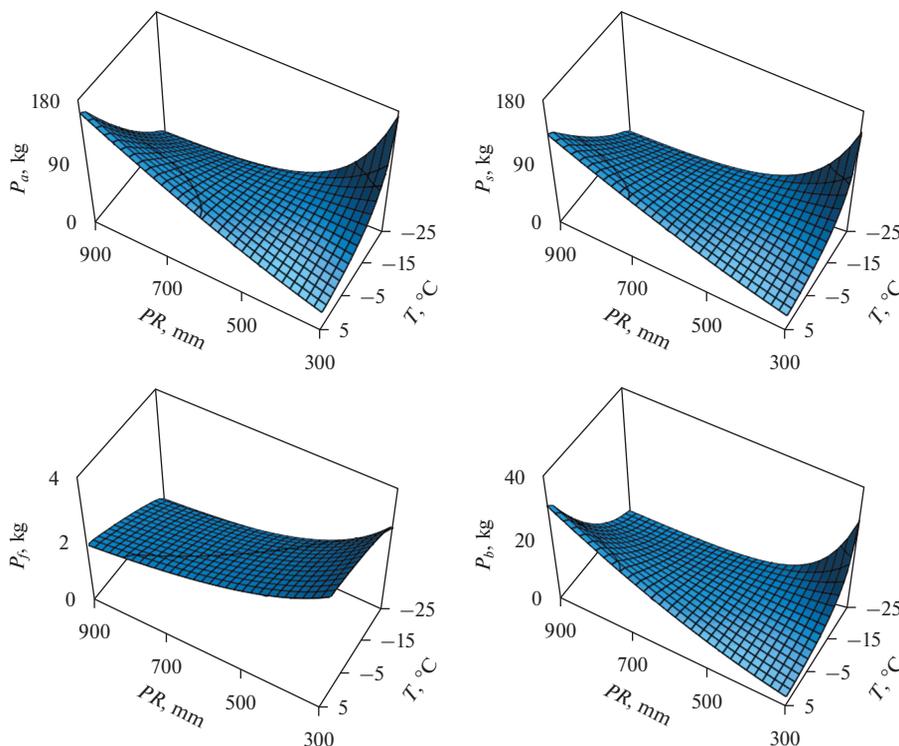
$$adjR^2 = 0.522; SE = 0.45.$$

Оказалось, что при одинаковой высоте дерева диаметр кроны у осины на 12% больше, чем у березы, и это различие статистически значимо ( $t = 3.7 > t_{999} = 3.29$ ).

Для ответа на второй вопрос нашего исследования имеющиеся данные географических координат модельных деревьев нанесены на карты средней январской температуры (<https://store.mapsofworld.com/>

<http://www.mapmost.com/world-precipitation-map/free-world-precipitation-map/>) (World Weather Maps, 2007) (рис. 1 и 2) и одновременно совмещены с таксационными и биопродукционными показателями деревьев в одной общей матрице, которая включена затем в процедуру регрессионного анализа (<http://www.statgraphics.com/>). Построение моделей фитомассы деревьев на уровне родов, а не видов, а также отказ от использования средней годовой температуры в пользу средней температуры января обоснованы ранее (Усольцев, Цепордей, 2021a).

Предложена структура модели, включающая в качестве независимых переменных как морфометрические характеристики деревьев, так и климатические показатели:



**Рис. 3.** Связь компонентов фитомассы деревьев березы с средней температурой января ( $T$ ) и среднегодовыми осадками ( $PR$ ). Обозначения см. в табл. 1.

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln d_{cr}) + a_2 (\ln h) + a_3 X + a_4 [\ln(T + 30)] + a_5 (\ln PR) + a_6 [\ln(T + 30)](\ln PR), \quad (3)$$

где  $T$  – средняя температура января, °C;  $PR$  – среднегодовые осадки, мм;  $[\ln(T + 30)](\ln PR)$  – комбинированная переменная, характеризующая совместное действие температур и осадков. Поскольку средняя температура января в высоких широтах имеет отрицательную величину, для ее логарифмирования в модели (3) она приведена к виду  $(T + 30)$ .

Как следует из табл. 1, количество фактических данных о фитомассе корней березы и осины

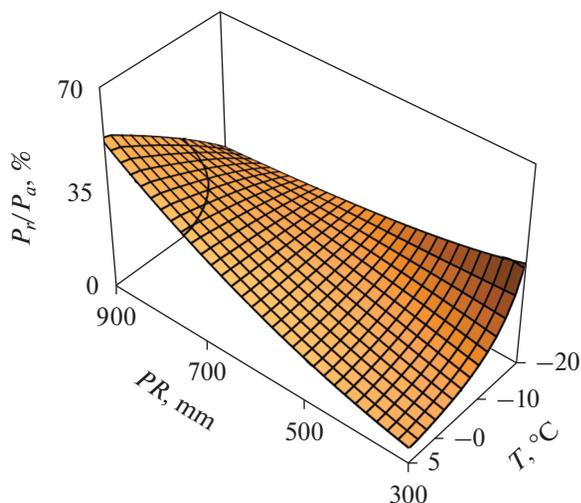
соответственно в 38 и 150 раз меньше по сравнению с данными о надземной фитомассе, и это объясняется несопоставимо большей трудоемкостью получения фактических данных о фитомассе корней. По причине недостаточной представленности данных о фитомассе корней, мы рассчитали модели (3) для относительного показателя, а именно – для  $P_r/P_a$ , и связали оба вида в одной общей модели путем кодирования их бинарной переменной  $X$ . Результаты расчета моделей (3) показаны в табл. 3.

Все регрессионные коэффициенты моделей, представленных в табл. 3, достоверны на уровне  $p < 0.001$ , за исключением двух, помеченных как

**Таблица 3.** Результаты расчета моделей (3)

$\ln(Y)$	$a_0$	$\ln d_{cr}$	$\ln h$	$X$	$\ln(T + 30)$	$\ln PR$	$[\ln(T + 30)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	$SE$
$\ln(P_s)$	32.8198	0.7613	2.8258	-0.1869	-13.1784	-6.1190	2.1487	0.954	0.40
$\ln(P_j)$	9.0958	1.3389	1.3102	-0.1055	-2.5647(*)	-2.3434(*)	0.4775(*)	0.776	0.75
$\ln(P_b)$	45.9217	1.6241	2.0017	-0.1972	-17.6957	-8.4270	2.9153	0.865	0.75
$\ln(P_a)$	33.5231	0.8848	2.6453	-0.1843	-13.1757	-6.1667	2.1562	0.947	0.42
$\ln(P_r/P_a)$	31.5608	—	—	—	-13.0107	-5.1040	2.0173	0.336	0.20

(\*) Регрессионные коэффициенты незначимы на уровне  $p < 0.05$ .



**Рис. 4.** Связь относительного показателя фитомассы корневой березы и осины ( $P_r/P_a$ ) с средней температурой января ( $T$ ) и среднегодовыми осадками ( $PR$ ).

(\*) для фитомассы листвы. В модели для  $P_r/P_a$  оказались значимыми лишь климатические переменные.

Геометрическая интерпретация моделей (3) (рис. 3) для фитомассы березы получена путем подстановки в (3) среднего значения  $h$  для березы, равного 15.6 м (табл. 1) и расчетных значений  $d_{cr}$ , равных для березы и осины соответственно 2.93 и 3.28 м, рассчитанных по модели (2).

Согласно рис. 3, зависимость всех компонентов фитомассы, за исключением листвы, от температур и осадков описывается пропеллеро-образной 3D-поверхностью. В холодных регионах при повышении осадков фитомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах фитомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия — снижается. Масса листвы возрастает по мере перехода от влажных к влагодифи-

цитным регионам, независимо от температурного режима, и несколько снижается в направлении холодных регионов, но только при достаточном влагообеспечении. Для осины рис. 3 повторяется, но 3D-поверхности для фитомассы листвы, ветвей, стволов и надземной сдвинуты вниз по оси ординат согласно моделям (3) соответственно на 4.7, 1.3, 9.6 и 8.0%, и эти сдвиги статистически значимы.

У других древесных видов, в частности, ели (Усольцев, Цепордей, 2021б), закономерности несколько отличаются по некоторым компонентам от представленных на рис. 3. По-видимому, это связано с биологическими свойствами древесных видов и с особенностями распределения ассимилятов дерева в различные его компоненты (Palumets, 1990).

Изменчивость отношения ( $P_r/P_a$ ) объясняется независимыми переменными в наименьшей степени (34%) по сравнению с компонентами надземной фитомассы (78–95%), и различие ( $P_r/P_a$ ) для березы и осины недостоверно. Графическая интерпретация этой зависимости показана на рис. 4, в котором мы можем видеть, что отношение  $P_r/P_a$  для деревьев березы и осины изменяется в градиентах температур и осадков аналогично изменениям фитомассы стволов, ветвей и надземной.

Результаты многофакторного регрессионного анализа дали ответ на третий вопрос нашего исследования (табл. 4). Мы видим в табл. 4, что средние значения вкладов таксационных показателей деревьев, видовой принадлежности и климатических переменных в объяснение изменчивости компонентов фитомассы составляют соответственно 79.0, 4.6 и 16.4%. Климатические переменные в наибольшей степени объясняют изменчивость фитомассы стволов, ветвей и надземной (от 18 до 22%) и в наименьшей степени — листвы (около 7%).

Поскольку деревья разных древесных пород обладают свойственной им конфигурацией вертикального профиля, эта видовая специфика се-

**Таблица 4.** Вклад независимых переменных уравнений (3) в объяснение изменчивости зависимых переменных, %

ln(Y)	Независимые переменные							III + IV + V
	ln $d_{cr}$ (I)	ln $h$ (II)	I + II	X	ln(T + 30) (III)	lnPR (IV)	[ln(T + 30)] × × (lnPR) (V)	
ln( $P_s$ )	19.7	57.2	76.9	4.9	6.0	6.1	6.1	18.2
ln( $P_f$ )	50.4	38.5	88.9	4.0	1.7	3.4	2.0	7.1
ln( $P_b$ )	37.4	36.0	73.4	4.6	7.2	7.5	7.3	22.0
ln( $P_a$ )	19.7	57.2	76.9	4.9	6.0	6.1	6.1	18.2
$M \pm \sigma^{(a)}$	$31.8 \pm 14.9$	$47.2 \pm 11.6$	$79.0 \pm 6.8$	$4.6 \pm 0.4$	$5.2 \pm 2.4$	$5.8 \pm 1.7$	$5.4 \pm 2.3$	$16.4 \pm 6.4$

(a)  $M \pm \sigma$  — среднее значение  $\pm$  стандартное отклонение.

годня успешно распознается с помощью бортовых лазерных сенсоров (Puttonen et al., 2011; Åkerblom et al., 2017).

## ВЫВОДЫ

1. На основе авторской базы данных о фитомассе березы и осины Евразии установлено, что масса листвы, ветвей, стволов и надземная у деревьев березы равного диаметра кроны и равной высоты дерева соответственно на 4,7, 1,3, 9,6 и 8,0% больше, чем у осины. Это вызвано тем, что при одной и той же высоте дерева диаметр кроны у осины на 12% больше, чем у березы.

2. Введение в аллометрическую модель температуры и осадков в качестве дополнительных независимых переменных показало, что фитомасса равновеликих деревьев описывается пропеллерообразной 3D-зависимостью. В холодных регионах при повышении осадков фитомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противоположным или нейтральным трендом. При повышении температуры во влажных регионах фитомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия постепенно снижается.

3. Средние значения вклада таксационных показателей деревьев, их видовой принадлежности и климатических переменных в объяснение изменчивости компонентов фитомассы составляют соответственно 79,0, 4,6 и 16,4%.

Полученные результаты могут быть полезны при мониторинге фитомассы лесов на основе лазерного зондирования.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вейсов С., Каплин В.Г. К методике определения надземной фитомассы белого саксаула в Восточных Каракумах // Проблемы освоения пустынь. 1976. № 1. С. 60–64.
- Володченкова Л.А., Гуц А.К. Математическое моделирование стадий вымокания березовых лесов с помощью теории катастроф // Математические структуры и моделирование. 2011. № 24. С. 19–33.
- Грибанов Л.Н., Лагов И.А., Чабан П.С. Леса Казахстана // Леса СССР. Т. 5. М.: Наука, 1970. С. 5–77.
- Данилин И.М., Медведев Е.М., Мельников С.Р. Лазерная локация земли и леса: учебное пособие. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2005. 182 с.
- Детева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценогическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.
- Ковязин В.Ф., Богданов В.Л., Гарманов В.В., Осипов А.Г. Мониторинг зеленых насаждений с применением беспилотных летательных аппаратов // Аграрный научный журнал. Естественные, технические и экономические науки. 2016. № 4. С. 14–19.
- Ковязин В.Ф., Виноградов К.П., Киценко А.А., Васильева Е.А. Воздушное лазерное сканирование для уточнения таксационных характеристик древостоев // Известия вузов. Лесной журн. 2020. № 6. С. 42–54.
- Перепечина Ю.И. Влияние периодического переувлажнения на состояние лесов Курганской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2009. Т. 23. С. 54–56. <https://www.elibrary.ru/contents.asp?issueid=1357980>
- Поздняков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Книжное изд-во, 1969. 120 с.
- Попов С.Ю. Растительность березовых и осиновых лесов Пинежского заповедника // Заповедная наука. 2017. Т. 2. № 2. С. 66–83.
- Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Усольцев В.А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016. 336 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Прогнозирование биомассы стволов сосновых деревьев естественных древостоев и лесных культур в связи с изменением климата // Сибирский лесной журн. 2021 а. № 2. С. 72–81.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Принцип пространственно-временного замещения в экологии и прогнозирование биомассы *Picea* spp. при изменении климата // Хвойные бореальной зоны. 2021 б. Т. 39. № 4. С. 269–275.
- Åkerblom M., Raunonen P., Mäkipää R., Kaasalainen M. Automatic tree species recognition with quantitative structure models // Remote Sensing of Environment. 2017. V. 191. P. 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.12.002>
- Camarretta N., Harrison P.A., Lucieer A., Potts B.M., Davidson N., Hunt M. Handheld laser scanning detects spatiotemporal differences in the development of structural traits among species in restoration plantings // Remote Sensing. 2021. V. 13. № 9. Article 1706. <https://doi.org/10.3390/rs13091706>
- Díaz S., Settele J., Brondizio E.S., Ngo H.T., Agard J., Arneth A., Balvanera P., Brauman K.A., Butchart S.H.M., Chan K.M.A., Lucas A.G., Ichii K., Liu J., Subramanian S.M., Midgley G.F., Miloslavich P., Molnár Z., Obura D., Pfaff A., Polasky S., Purvis A., Razaque J., Reyers B., Chowdhury R.R., Shin Y.J., Visseren-Hamakers I., Willis K.J., Zayas C.N. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change // Science. 2019. V. 366. Article 1327.
- Franklin O., Harrison S.P., Dewar R., Farrior C.E., Brännström Å., Dieckmann U., Pietsch S., Falster D., Cramer W., Loreau M., Wang H., Mäkelä A., Rebel K.T., Meron E., Schymanski S.J., Rovenskaya E., Stocker B.D., Zaehle S., Manzoni S., van Oijen M., Wright I.J., Ciais P., van Bodegom P.M., Peñuelas J., Hofhansl F., Terrer C., Soudzilovskaia N.A., Midgley G., Prentice I.C. Organizing principles for vegetation dynamics // Nature Plants. 2020. V. 6. P. 444–453.

- Freese F. Linear regression methods for forest research. USDA Forest Service. Res. Paper FPL 17. Madison, 1964. 136 p.
- Fu L., Sun W., Wang G. A climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // *Trees*. 2017. V. 31. P. 557–573.
- Goodman R.C., Phillips O.L., Baker T.R. The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates // *Ecological Applications*. 2014. V. 24. № 4. P. 680–698. <https://doi.org/10.1890/13-0070.1>
- Madgwick H.A.I. Above-ground weight of forest plots – comparison of seven methods of estimation // *New Zealand J. Forestry Science*. 1983. V. 13. P. 100–107.
- Palumets Ya.K. Modeling of the distribution of spruce phytomass // *Soviet Forest Sciences*. 1990. № 3. P. 36–40 (Al-lerton Press, Inc.).
- Puttonen E., Jaakkola A., Litkey P., Hyypä J. Tree classification with fused mobile laser scanning and hyperspectral data // *Sensors*. 2011. V. 11. № 5. P. 5158–5182. <https://doi.org/10.3390/s110505158>
- Reichstein M., Bahn M., Mahecha M.D., Kattge J., Baldocchi D.D. Linking plant and ecosystem functional biogeography // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 2014. V. 111. Article 201216065.
- Tautenhahn S., Migliavacca M., Kattge J. News on intra-specific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond // *New Phytologist*. 2020. V. 228. P. 6–10.
- Van Bogaert R., Jonasson C., De Dapper M., Callaghan T.V. Range expansion of thermophilic aspen (*Populus tremula* L.) in the Swedish Subarctic // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2010. V. 42. P. 362–375. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.3.362>
- Van Bogaert R., Jonasson C., De Dapper M., Callaghan T.V. Competitive interaction between aspen and birch moderated by invertebrate and vertebrate herbivores and climate warming // *Plant Ecology & Diversity*. 2009. V. 2. № 3. P. 221–232. <https://doi.org/10.1080/17550870903487456>
- World Weather Maps, 2007. Available at: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>
- Zeng W.S., Duo H.R., Lei X.D., Chen X.Y., Wang X.J., Pu Y., Zou W.T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China // *European J. Forest Research*. 2017. V. 136. P. 233–249.

## Phytomass Models for Aspen and Birch Trees for Remote Scanning in Climatic Gradients of Eurasia

V. A. Usoltsev<sup>1, 2, \*</sup>, I. S. Tsepordey<sup>1</sup>, and I. M. Danilin<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Botanical Garden, Ural Branch of the RAS, 8 Marta st., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia

<sup>2</sup>Ural State Forest Engineering University, Sibirsky tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia

<sup>3</sup>Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok 50, bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

\*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Forest ecosystems play an important role in climate stabilization, and continuous monitoring of their phytomass is of paramount importance. Airborne laser scanning technology has become widespread in assessing the trees phytomass by remote registration of such taxation indicators as the diameter and area of the crown projection and the height of the tree. The work was based on the author's database of 755 and 296 model birch (*Betula* spp.) and aspen (*Populus* spp.) trees within Eurasia, with measured indicators of tree height and crown diameter, as well as phytomass of the trunk, foliage, branches and roots. For all the phytomass components, a positive correlation was found with the crown diameter and tree height. At a statistically significant level, it was found that the phytomass of foliage, branches, trunks, and aerial phytomass in birch trees is respectively 4.7%, 1.3%, 9.6%, and 8.0% larger than in aspen with similar values of both crown diameter and tree height. This is due to the fact that at the same tree height, the crown diameter of aspen is 12% larger than that of birch. The phytomass of all components of equal-sized trees is described by a propeller-shaped 3D dependence on winter temperatures and precipitation. In warm regions, with an increase in precipitation, the phytomass increases, but as it moves to cold regions, it is characterized by an opposite trend. As the temperature rises in humid regions, the phytomass increases, but moving towards dryer conditions, it tends to decrease. The contribution of trees taxation indicators, their species, and climatic variables to the phytomass components' variability is 79.0%, 4.6%, and 16.4%, respectively. Climatic variables explain the variability of trunks, branches, and overall aboveground phytomass to the greatest extent (from 18 to 22%) and to the least extent – the phytomass of foliage (about 7%). The results obtained can be useful in laser monitoring of forest phytomass and in predicting possible changes in the structure of tree phytomass under climatic deviations.

**Keywords:** biomass components, LiDAR sensing of trees, allometric models, crown diameter, tree height, average January temperature, annual precipitation.

**Acknowledgements:** The work has been carried out within the framework of the State contract FEUZ-2021-0014.

## REFERENCES

- Åkerblom M., Raunonen P., Mäkipää R., Kaasalainen M., Automatic tree species recognition with quantitative structure models, *Remote Sensing of Environment*, 2017, Vol. 191, pp. 1–12.
- Camarretta N., Harrison P.A., Lucieer A., Potts B.M., Davidson N., Hunt M., Handheld laser scanning detects spatiotemporal differences in the development of structural traits among species in restoration plantings, *Remote Sensing*, 2021, Vol. 13, Article 1706.
- Danilin I.M., Medvedev E.M., Mel'nikov S.R., *Lazernaya lokatsiya Zemli i lesa: uchebnoe posobie* (Laser location of the Earth and forests: a textbook), Krasnoyarsk: Institute of Forests SB RAS, 2005, 182 p.
- Degteva S.V., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Shubin T.P., *Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov evropeiskogo Severa* (Phytocoenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North), St.-Petersburg: Nauka, 2001, 269 p.
- Díaz S., Settle J., Brondizio E.S., Ngo H.T., Agard J., Arneeth A., Balvanera P., Brauman K.A., Butchart S.H.M., Chan K.M.A., Lucas A.G., Ichii K., Liu J., Subramanian S.M., Midgley G.F., Miloslavich P., Molnár Z., Obura D., Pfaff A., Polasky S., Purvis A., Razzaque J., Reyers B., Chowdhury R.R., Shin Y.J., Visseren-Hamakers I., Willis K.J., Zayas C.N., Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change, *Science*, 2019, Vol. 366, Article 1327.
- Franklin O., Harrison S.P., Dewar R., Farrior C.E., Brännström Å., Dieckmann U., Pietsch S., Falster D., Cramer W., Loreau M., Wang H., Mäkelä A., Rebel K.T., Meron E., Schymanski S.J., Rovenskaya E., Stocker B.D., Zaehle S., Manzoni S., van Oijen M., Wright I.J., Ciais P., van Bodegom P.M., Peñuelas J., Hofhansl F., Terrer C., Soudzilovskaia N.A., Midgley G., Prentice I.C., Organizing principles for vegetation dynamics, *Nature Plants*, 2020, Vol. 6, pp. 444–453.
- Freese F., Linear regression methods for forest research, *USDA Forest Service. Res. Paper FPL 17*, Madison, 1964, 136 p.
- Fu L., Sun W., Wang G., A climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China, *Trees*, 2017, Vol. 31, pp. 557–573.
- Goodman R.C., Phillips O.L., Baker T.R., The importance of crown dimensions to improve tropical tree biomass estimates, *Ecological Applications*, 2014, Vol. 24, No. 4, pp. 680–698.
- Gribanov L.N., Lagov I.A., Chaban P.S., Lesa Kazakhstana (Forests of Kazakhstan). In: *Lesa SSSR* (Forests of the USSR), Moscow, Nauka, Vol. 5, 1970, pp. 5–77.
- Korzukhin M.D., Semevsky F.N., *Sinekologiya lesa* (Synecology of the forest), St.-Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992, 192 p.
- Kovyazin V.F., Bogdanov V.L., Garmanov V.V., Osipov A.G., Monitoring zelenykh nasazhdenij s primeneniem bespilotnykh letatel'nykh apparatov (Monitoring of green forests using unmanned aerial vehicles), *Agrarnyj nauchnyj Zhurnal. Estestvennye, tekhnicheskie i ekonomicheskie nauki*, 2016, No. 4, pp. 14–19.
- Kovyazin V.F., Vinogradov K.P., Kitsenko A.A., Vasil'eva E.A., Vozdushnoe lazernoe skanirovanie dlya utocneniya taksatsionnykh kharakteristik drevostoev (Aerial laser scanning to clarify the taxation characteristics of stands), *Lesnoi zhurnal, Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii*, 2020, No. 6, pp. 42–54.
- Madgwick H.A.I., Above-ground weight of forest plots – comparison of seven methods of estimation, *New Zealand J. Forestry Science*, 1983, Vol. 13, pp. 100–107.
- Palumets Ya.K., Modeling of the distribution of spruce phytomass, *Soviet Forest Sciences*, 1990, No. 3, pp. 36–40 (Allerton Press, Inc.).
- Perepechina Yu. I., Vliyanie periodicheskogo pereuvlazhneniya na sostoyanie lesov Kurganskoy oblasti (The influence of periodic overwetting on the condition of the forests of the Kurgan region), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2009, Vol. 23, pp. 54–56, available at: <https://www.elibrary.ru/contents.asp?issueid=1357980>
- Popov S.Yu., Rastitel'nost' berezovykh i osinovykh lesov Pinezhskogo zapovednika (Vegetation of birch and aspen forests in the Pinega State Reserve), *Nature Conservation Research. Zapovednaya Nauka*, 2017, No. 2, pp. 66–83. DOI 10.24189/ncr.2017.015
- Pozdnyakov L.K., Protopopov V.V., Gorbatenko V.M., *Biologicheskaya produktivnost' lesov Sredney Sibiri i Yakutii* (Biological productivity of forests in Middle Siberia and Yakutia), Krasnoyarsk, Knizhnoe Izdatelstvo, 1969, 120 p.
- Puttonen E., Jaakkola A., Litkey P., Hyypää J., Tree classification with fused mobile laser scanning and hyperspectral data, *Sensors*, 2011, Vol. 11, No. 5, pp. 5158–5182.
- Reichstein M., Bahn M., Mahecha M.D., Kattge J., Baldocchi D.D., Linking plant and ecosystem functional biogeography, *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2014, Vol. 111, Article 201216065.
- Tautenhahn S., Migliavacca M., Kattge J., News on intra-specific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond, *New Phytologist*, 2020, Vol. 228, pp. 6–10.
- Usoltsev V.A., *Fitomassa model'nykh derev'ev lessobrazuyushchikh porod Evrazii: baza davnykh, klimaticheskii obuslovlennaya geografiya, taksatsionnye normativy* (Single-tree biomass of forest-forming species in Eurasia: database, climate-related geography, weight tables), Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2016, 336 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/5696>
- Usoltsev V.A., *Modelirovanie struktury i dinamiki fitomassy drevostoev* (Modeling of the structure and dynamics of the phytomass of forest stands), Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo un-ta, 1985, 191 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Usoltsev V.A., Tsepordey I.S., Printsip prostranstvenno-vremennogo zameshcheniya v ekologii i prognozirovanie biomassy *Picea* spp. pri izmenenii klimata (The principle of space-for-time substitution in ecology and the prediction of *Picea* spp. biomass with climate change), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2021 6, Vol. 39, No. 4, pp. 269–275.
- Usoltsev V.A., Tsepordey I.S., Prognozirovanie biomassy stvolov sosnovykh derev'ev estestvennykh drevostoev i le-

- snykh kul'tur v svyazi s izmeneniem klimata (Predicting stem biomass of pine trees in natural and planted forests due to climate change), *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*, 2021a, No. 2, pp. 72–81.
- Van Bogaert R., Jonasson C., De Dapper M., Callaghan T.V., Competitive interaction between aspen and birch moderated by invertebrate and vertebrate herbivores and climate warming, *Plant Ecology & Diversity*, 2009, Vol. 2, No. 3, pp. 221–232.
- Van Bogaert R., Jonasson C., De Dapper M., Callaghan T.V., Range expansion of thermophilic aspen (*Populus tremula* L.) in the Swedish Subarctic, *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2010, Vol. 42, pp. 362–375.
- Veyisov S., Kaplin V.G., K metodike opredeleniya nadzemnoy fitomassy belogo saksaula v Vostochnykh Karakumakh (To the method of biomass estimating in white saxaul (*Haloxylon* Bunge) of the Eastern Kara-Kum desert), In: *Problemy osvoeniya pustyn'* (Problems of desert exploitation), 1976, Vol. 1, pp. 60–64.
- Volodchenkova L.A., Guts A.K., Matematicheskoe modelirovanie stadij vymokaniya berezovykh lesov s pomoshchyu teorii katastrof (Mathematical modeling of the stages of overwetting of birch forests using the theory of catastrophes), *Matematicheskie Struktury i Modelirovanie*, 2011, Vol. 24, pp. 19–33.
- World Weather Maps, 2007, available at: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>
- Zeng W.S., Duo H.R., Lei X.D., Chen X.Y., Wang X.J., Pu Y., Zou W.T., Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China, *European J. Forest Research*, 2017, Vol. 136, pp. 233–249.

УДК 574.9:581.55+528.94(571.54)

## КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГОРНОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ<sup>1</sup>

© 2022 г. М. В. Бочарников<sup>а</sup> \*, А. А. Виноградов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

\*E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

Поступила в редакцию 03.06.2021 г.

После доработки 19.07.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Приводится результат картографического анализа пространственной структуры горнотаежного пояса растительности и фитоценотического разнообразия бореальных лесов Северовостоchno-Забайкальского оробиома. С использованием оригинальных полевых данных и литературных источников приведена характеристика светлохвойных, темнохвойных и мелколиственных лесов, раскрыто их типологическое разнообразие на уровне преобладающих в растительном покрове классов и групп растительных ассоциаций. На основе сопряженного анализа карт растительности и цифровой модели рельефа с использованием дискриминантного анализа для обширной горной территории составлена актуальная аналитическая карта лесов (по состоянию на 2015 г.), выполненная в мелком масштабе. Она отразила пространственную структуру горнотаежного пояса с выявлением его типологического разнообразия, представленного сообществами лиственничных, сосновых, еловых, пихтово-кедровых и березовых лесов. Характер их пространственной организации определяет региональную специфику фитоценотического разнообразия оробиома, которая находит выражение в дифференциации горнотаежного пояса на высотные подпояса и полосы. Определены ведущие эколого-географические факторы высотно-поясной и внутривысотной дифференциации разнообразия лесов с учетом связей сообществ с орографической структурой территории. Выявлены различия в оптимумах развития сообществ лесных формаций и комплексе ключевых фитоценологических признаков, которые обуславливают высотную дифференциацию хода восстановительной динамики растительности и характера дестабилизирующих процессов, способствующих ее активизации, а также преобладающей роли выполняемых сообществами экологических функций. Полученные закономерности возможно учитывать при разработке системы мониторинга и охраны лесов малоизученной горной территории, использовании лесных ресурсов в соответствии с природными особенностями сообществ и экотопическим разнообразием.

*Ключевые слова:* экосистема, биом, бореальные леса, горнотаежный пояс, высотно-поясной спектр, цифровая модель рельефа, дискриминантный анализ, мелкомасштабная карта.

DOI: 10.31857/S0024114822040027

Оценка типологического разнообразия и современного состояния лесов, выявление закономерностей их пространственно-временной организации являются ключевыми проблемами, решаемыми в рамках фундаментальных биогеографических исследований и востребованными практической сферой в лесоводстве и лесном хозяйстве. При возрастающей роли лесных ресурсов в экономике страны усиливается эксплуатация лесов, понижается уровень биоразнообразия в связи с трансформацией фоновых и уникальных комплексов экосистем, снижается их резистентность к неблагоприятным воздействиям. Это вызывает особую тре-

вогу при наблюдаемых глобальных тенденциях в изменении климата, под воздействием которых прогнозируются существенные изменения в структуре разнообразия растительного покрова (Johnson et al., 2011). Особенно актуальны данные проблемы для зоны Байкало-Амурской магистрали, характеризующейся усилением освоения природных ресурсов и высокими темпами потепления климата, что находит отклик в разнообразии и структуре растительного покрова (Чебакова и др., 2003; Kharuk et al., 2017).

Комплекс негативных последствий на экосистемы ставит под угрозу их устойчивое развитие, воспроизводство лесных ресурсов, что обуславливает необходимость создания единой системы инвентаризации, мониторинга состояния и охраны лесов. Создание и эффективное функциони-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках Государственного задания по теме «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

рование данной системы в масштабах обширной территории возможна на природной основе, предполагающей эколого-географический подход к классификации растительных сообществ с учетом региональных особенностей формирования растительного покрова. Они основаны на биогеоценотических принципах разнообразия лесов (Сукачев, 1931) и соподчиненной системе единиц растительного покрова на глобальном, региональном и топологическом уровнях (Сочава, 1979).

Концепция биомной организации биосферы и классификация наземных экосистем (Walter, Breckle, 1991), использованная при картографировании биомного разнообразия (Карта "Биомы ...", 2018), представляет собой надежную основу для выявления региональных закономерностей в структуре биоразнообразия с учетом современных климатических условий и ландшафтной структуры территории. Горные территории занимают особое положение в структуре биомного разнообразия. Выраженный высотный градиент способствует формированию сопряженных в своем разнообразии и пространственной структуре высотных спектров растительности, рассматриваемых в качестве базового компонента экосистем, которые образуются в рамках одного или нескольких схожих типов высотной поясности (Огуреева, Бочарников, 2017). Горные биомы, или оробии, характеризуют региональное единство экосистем, в пределах которого сохраняется определенный уровень разнообразия биоты и ее пространственной (высотной-поясной и внутривысотной) структуры. Успешное использование оробии при анализе флористического и фитоценотического разнообразия различных регионов (Огуреева, 1991; Бочарников, 2018; Vocharnikov et al., 2018) определяет перспективы выявления типологического разнообразия лесов и разработки системы их мониторинга на единой биомной основе.

Горные леса в силу сложной структуры территории, на которой они произрастают, требуют особого подхода к изучению. Он основан, прежде всего, на закономерностях, связанных с универсальным высотным градиентом, который определяет высотную структуру растительного покрова и отдельных его компонентов (Vetaas, Grytnes, 2002). С изменениями в обеспеченности теплом, влагой, а также с их соотношением связаны переходы между высотными подразделениями. К ним относятся пояса и подпояса, выделяемые в соответствии с дифференциацией господствующих типов растительности, фитоценотического оптимума фоновых сообществ в пределах типов поясности (Огуреева, 1991). Высотные изменения лесных экосистем, выраженные в типологическом разнообразии сообществ, составе ценофлор, пространственной структуре, лесотаксационных показателях, находящие связь с

градиентами в системе экотопических условий, получили интегральное выражение в системе высотно-поясных комплексов типов леса, выделенных в горах Южной Сибири (Поликарпов и др., 1986; Назимова и др., 2005).

Решению задач, связанных с выявлением высотной дифференциации типологического разнообразия горных лесов, эколого-географических факторов их пространственной структуры, динамических явлений в лесном покрове на региональном уровне способствует применение картографического метода. На современном этапе составление инвентаризационных и оценочных карт, рассматриваемых в качестве основы для выявления пространственно-временных закономерностей организации экосистем, проводится с использованием материалов аэро-, фото- и космической съемки (Назимова и др., 2020). В спектр задач, решаемых на основе обработки снимков и картографического анализа составленных тематических продуктов, входят актуальные для науки и практики задачи экосистемного управления лесами и оптимального многоцелевого лесопользования. Их решение возможно с учетом региональной специфики растительного покрова и его свойств, характеризующих их развитие в рамках высотно-поясных спектров на базе спутниковой информации.

Контрастные по комплексу природных условий горные территории обуславливают формирование разнообразия растительности в рамках типологических подразделений разных типов поясности. В настоящем исследовании поставленной целью послужило выявление типологического разнообразия бореальных лесов Северо-Восточного Забайкалья, формирующих горнотаежный пояс и участвующих в сложении подгольцового пояса, с оценкой актуального состояния их пространственной структуры в растительном покрове обширной горной территории. Развитие массивных хребтов и межгорных котловин, значительные перепады абсолютных высот, высокий уровень разнообразия экотопических условий на каждом высотном уровне определяют природные предпосылки для высотной дифференциации лесного покрова и его важнейших характеристик разнообразия и пространственной структуры. В связи с этим в работе поставлены задачи, связанные с инвентаризацией типологического разнообразия, выявлением высотных градиентов в фитоценотическом составе горнотаежного пояса, определением региональной специфики в пространственной структуре разнообразия лесов для Северовосточно-Забайкальского географического варианта Северовосточно-Забайкальского оробии. Картографический метод послужил основой для пространственного анализа, определив возможности проведения мониторинга на базе высотно-пояс-

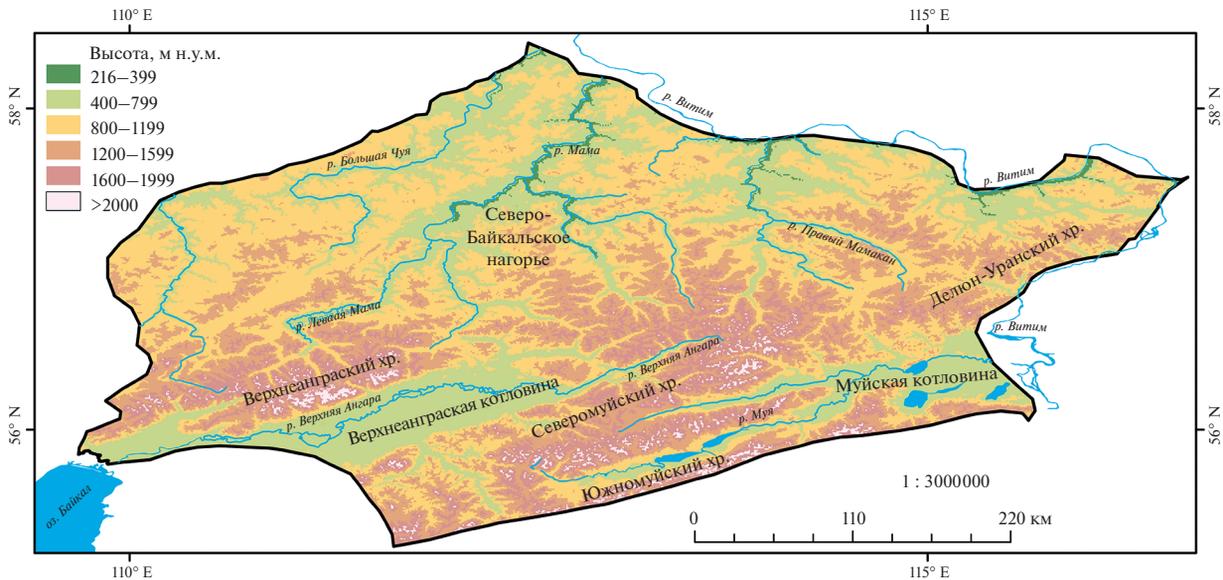


Рис. 1. Северобайкальский вариант Северовостоchno-Забайкальского оробиома.

ной и внутрипоясной структуры растительного покрова.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Экосистемное разнообразие Северовостоchno-Забайкальского оробиома формируется в континентальной части Евразии в водосборных бассейнах реки Верхняя Ангара и правых притоках реки Лена (Витим, Чара, Большая Чуя, Большой Патом). Исследуемая территория характеризуется выраженным горным рельефом с преобладанием массивных хребтов субширотного простирания, достигающих абсолютных высот 2500–3000 м (Верхнеангарский, Кодар, Калар, Удокан), и обширных межгорных котловин, приуроченных к Байкальской рифтовой зоне (Верхнеангарская, Муйско-Куандинская, Чарская). Географическое положение территории в центральной части обширного материка определяет ограниченное влияние атлантических воздушных масс и крайне незначительное влияние муссонной циркуляции. При господстве резкоконтинентального типа климата выражена его дифференциация под влиянием горного рельефа, которая проявляется в высотном градиенте тепло- и влагообеспеченности, различиях в увлажнении наветренных (северные и западные) и подветренных (южные и восточные) склонов хребтов. Разнообразие растительного покрова связано с формированием трехчленного гольцово-подгольцово-горнотаежного высотного спектра с соответствующей ему высотной организацией растительного покрова на хребтах Северо-Байкальского, Станового и Патомского нагорий в условиях сложной орографической структуры территории и выра-

женной дифференциации климатических условий (Зорин, 1971; Пешкова, 1985; Бочарников, 2019). Северобайкальский вариант оробиома формируется в западной части Станового нагорья от северного побережья Байкала до среднего течения реки Витим в районе Муйско-Куандинской котловины. Крупнейшими хребтами являются Верхнеангарский (водораздел бассейнов Байкала и реки Лена), Северо-Муйский, Южно-Муйский, Делон-Уранский (абсолютные высоты – до 2000–2500 м). К Байкальской рифтовой зоне приурочены обширные межгорные Верхнеангарская, Муйско-Куандинская, Чарская котловины с днищами на высотах 500–600 м.

Бореальные леса Северо-Восточного Забайкалья являются фоновыми для горнотаежного пояса растительности, формирующегося в нижней и средней частях высотных спектров на абсолютных высотах 500–900 м, местами распространяясь выше 1000 м (Bocharnikov et al., 2018). В высотной структуре растительности в нижней части спектра формируется горнотаежный пояс, на который приходится около половины площади оробиома. В верхней части высотного спектра развиты высокогорные комплексы подгольцового, горнотундрового и гольцового поясов (рис. 1). В соответствии с географо-генетической классификацией растительности (Сочава, 1980) господствующее положение в горнотаежном поясе занимают леса Восточносибирского или Ангаридского комплекса формаций, представленные лиственничной (лиственница Гмелина (*Larix gmelinii*)) формацией. Сосновые (сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*)) и темнохвойные (ель сибирская (*Picea obovata*), сосна сибирская (*Pinus sibirica*))

ca), пихта сибирская (*Abies sibirica*) леса Южно-Сибирского комплекса имеют ограниченное распространение, преимущественно в нижней части горнотаежного пояса. Общее представление о фитоценоотическом разнообразии, экологии и географии лесов региона дают литературные источники (Пешкова, 1985; Рысин, 2010), а также инвентаризационные (Белов, 1973; Барталев и др., 2011; Владимиров и др., 2014; Софронов, 2015) и оценочные (Лавренко, 1977) карты.

Исследование проведено на основе комплексного анализа оригинальных полевых данных, литературных источников и картографических материалов. Полевые геоботанические работы проведены в ходе экспедиционных исследований на Становом нагорье (Северо-Муйский, Южно-Муйский и Делюн-Уранский хребты; Верхне-Ангарская и Муйско-Куандинская котловины) в 2018 и 2019 гг. (рис. 1). Выполнено 50 полных и кратких геоботанических описаний фоновых для горнотаежного и подгольцового поясов лесных и редколесных сообществ по стандартным методикам (Сукачев, Зонн, 1961). Описания выполнялись по эколого-топологическим профилям для охвата разнообразия экотопических условий, к которым приурочены сообщества на разных уровнях склонов обследованных хребтов. Анализ типологического разнообразия лесов проведен на основе табличной обработки описаний с использованием эколого-фитоценоотической классификации растительности (Нешатаев, 1987) и учетом географогенетических принципов формирования растительности и ее динамического развития (Сочава, 1980). При анализе описаний учитывались литературные данные о типологическом разнообразии светлохвойных и темнохвойных лесов региона (Русяева, 1979; Панарин, 1980; Осипов, 2005). Они послужили основой при эколого-географической оценке лесного покрова и формировании представлений о его разнообразии на региональном уровне. В качестве материалов, характеризующих пространственную структуру растительного покрова, использованы мелкомасштабные карты растительности. Разнообразие лесных сообществ на уровне фоновых формаций и групп формаций определено на основе карты растительности России (Барталев и др., 2011), которая составлена на основе обработки космических снимков низкого пространственного разрешения (MODIS). Актуальное состояние лесного покрова приведено по данным обработки космической съемки за 2015 г. (Барталев и др., 2015). Для оценки разнообразия и структуры в пределах формаций использована карта растительности юга Восточной Сибири (Белов, 1973). Составление карты лесов географического варианта оробитома и проведение анализа их эколого-географической дифференциации выполнено с использованием цифровой модели рельефа

ASTER GDEM с пространственным разрешением 30" (около 1 км<sup>2</sup>).

Методологической основой исследования послужила концепция экосистемного разнообразия. Обусловленная градиентами климатических показателей высотно-поясная дифференциация растительного покрова отражает комплексные изменения в составе, структуре и функционировании лесных сообществ, необходимость учета которых определена при их изучении в горах (Назимова и др., 1987; Бочарников, 2015). Индивидуальные для высотно-поясных подразделений уровни биоразнообразия, фоновый состав сообществ, характер естественной динамики, маркируемые климатическими показателями, при которых развиваются сообщества, обуславливают решение фундаментальных и практических биогеографических и лесоводственных задач с учетом высотной дифференциации растительного покрова (Назимова и др., 2020).

Картографический метод послужил в исследовании ключевым для выявления пространственной структуры лесного покрова Северобайкальского варианта оробитома. Создание инвентаризационной карты лесов оробитома, на основе которой проведен анализ разнообразия и структуры лесов, предварялось несколькими подготовительными этапами. На первом этапе карта растительности юга Восточной Сибири (Белов, 1973) переведена в цифровой формат. Привязка карты осуществлена на основе опорных точек по элементам гидросети и дорожной сети с использованием полиномиальной модели 6-ой степени в системе координат UTM WGS-84. Картографические выделы векторизованы, в атрибутивную таблицу добавлены поля с нумерацией, приведенной на исходной карте. На втором этапе подготовлен пакет растровых слоев цифровых карт, маскированных по границам в пределах площади, занимаемой географическим вариантом оробитома. В их число вошли оцифрованная карта растительности юга Восточной Сибири, цифровая карта растительного покрова России (Барталев и др., 2015) и цифровая модель рельефа ASTER GDEM. Все они приведены к единой географической проекции и пространственному разрешению опорной единицы анализа (пиксель цифрового изображения) 230 м. Фрагмент карты растительности России использован для отражения актуального состояния светлохвойных (лиственничные и сосновые), темнохвойных (еловые и пихтово-кедровые) и мелколиственных (березовые) лесов. Типологическое разнообразие фоновых сообществ в пределах формаций (уровень классов и групп ассоциаций) определено на основе карты растительности юга Восточной Сибири. Цифровая модель рельефа послужила основой для создания растровых слоев основных морфометрических характеристик (крутизна, экспозиция, кривизна склонов, относительное

превышение, глубина заложения речных долин), характеризующих разнообразие экологических условий в соответствии со сложной орографической структурой. Они широко используются в качестве переменных при анализе разнообразия и пространственной структуры растительного покрова горных территорий, которые находят с ними тесные связи (Данилова и др., 2013; Рыжкова и др., 2016; Wiesmair et al., 2017).

Типологическое разнообразие лесов определено с учетом региональной специфики территории, необходимости его картографического отображения в мелком масштабе с оценкой высотных закономерностей дифференциации сообществ и динамических тенденций в развитии лесов. Всего выделено 11 фоновых типологических подразделений условно-коренных лесов в пределах светлохвойных, темнохвойных и мелколиственных формаций (5 – лиственничных лесов, 2 – сосновых, 2 – еловых, 1 – пихтово-кедровых и 1 – березовых). К условно коренным березовым лесам отнесены сообщества, участвующие в формировании серийных долинных комплексов сообществ в днище Верхнеангарской котловины. Совмещение двух карт растительности позволило отразить актуальное распространение лесов с типологическим разнообразием в пределах лесных формаций. Отдельно для каждой формации отображен неопределенный класс, чья типологическая приуроченность неизвестна в связи с нелесным статусом сообществ по состоянию на период 50-ти лет назад. Березовые леса горных склонов отнесены к длительно производным вариантам коренных светлохвойных и темнохвойных лесов, восстановительные сукцессии которых включают, как правило, стадию березового сообщества.

Созданный набор растровых слоев, представленный лесами, включающими 21 подразделение, и пятью морфометрическими характеристиками рельефа, позволил перейти непосредственно к цифровому картографированию лесов географического варианта оробиома. Интеграция исходных данных через функцию (леса) и определяющую ее переменные (орографические показатели) послужили основой для реализации пошагового дискриминантного анализа. Как метод классификации объектов и определения факторов, вносящих вклад в их разделение на группы, он находит свое применение в картографировании растительности, проводимом на основе точечных полевых материалов (обучающая выборка) и дистанционных данных (Попов, 2016). В настоящей работе в качестве обучающей выборки выступили известные типологические подразделения лесных формаций по данным предварительной цифровой карты. Преимущество метода заключается в возможности выявления оптимального сочетания факторов, объясняющих разграничение исходно определенных типологических подразделений. При этом дается

оценка вклада каждого фактора, выявляемого с помощью переменных, и общая оценка анализа, которая является интегральным показателем качества анализа. На основе определения дискриминирующих функций возможна вероятностная оценка отнесения неизвестных подразделений к изначально определенным (максимальные значения вероятностей рассматриваются в качестве основного критерия для выбора соответствующего класса). Исходя из логики анализа, в пределах каждой лесной формации определено соответствие между их типологическими подразделениями и орографическими характеристиками (переменные) на пиксельном уровне, что послужило основой для выявления дискриминирующих функций и отнесения неопределенного класса к одному из известных. На основе сходства экотопических условий условно коренных лесов и развивающихся на их месте производных аналогичным образом выявлено типологическое разнообразие березовых лесов как производных вариантов горнотаежных лесов. В ходе анализа определены статистические показатели (Wilks' Lambda, F-статистика, уровень значимости), характеризующие качество выделения соответствующих подразделений.

Анализ составленной карты лесов послужил основой для выявления пространственных закономерностей, выраженных в растительном покрове Северо-Восточного Забайкалья. Абсолютная высота послужила интегральным критерием для выявления высотной дифференциации типологического разнообразия лесов и редколесий в рамках горнотаежного пояса и нижней части подгольцового пояса. Для каждого подразделения определены основные статистические показатели, характеризующие связи с занимаемой высотой (медиана, квартили 25 и 75%, максимальные и минимальные значения). Проведенный дисперсионный анализ на основе непараметрического критерия Краскала-Уоллиса позволил определить значимость показателя абсолютной высоты в разделении лесов на группы (использованы N-статистика и уровень значимости). Степень различий между группами при попарном сравнении определена на основе z-критерия.

Пространственная структура лесного покрова в пределах рассматриваемой высотной амплитуды выявлена на основе анализа занимаемых типологическими подразделениями площадей. Определена общая для географического варианта лесистость, доли площадей каждой группы от общей площади территории и от лесопокрытой площади. Для двухсотметровых отрезков на высотном профиле в пределах горнотаежного пояса определено соотношение площадей, занимаемых сообществами, что послужило основой для выявления внутривидовой организации разнообразия лесов.

**Таблица 1.** Результаты дискриминантного анализа типологических подразделений лесов Северобайкальского варианта оробиома по морфометрическим показателям. Для типологических подразделений растительности приведены показатели F-статистики, Wilks' Lambda, качества детерминации (%), число пикселей на карте (N). *p*-value: \*\* <0.000; \* <0.05; – незначим при *p* < 0.05

Морфометрические показатели рельефа	Лесные формации и группы формаций (Wilks' Lambda)			
	Лиственничные N = 392236 F (20130.1) = 6147	Сосновые N = 14041 F (5.14035) = 379.07	Темнохвойные N = 2406 F (10.4798) = 125.52	Березовые N = 40996 F (50.186905) = 437.47
Абсолютная высота	0.851617**	0.887713**	0.717650**	0.707707**
Экспозиция склона	0.743465**	0.881294*	0.639142**	0.610771**
Крутизна склона	0.751203**	0.886132**	0.628487–	0.643187**
Относительное превышение	0.760239**	0.900170**	0.671628**	0.640302**
Глубина заложения долин	0.763892**	0.904950**	0.634651**	0.655485**
Точность выделения групп, %	49	74	89	36

Латинские названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995), лишайников – по списку лишенофлоры России (Список ..., 2010). Пространственные операции с данными, в том числе сопряженный анализ растровых слоев, выполнены в геоинформационной среде программы ArcGIS (v. 10.2.2) с помощью набора инструментов анализа растровых поверхностей приложения ArcToolbox (aspect, slope, slope height, valley depth) и программы SAGA GIS (v. 2.1.4). Статистический анализ выполнен в программе Statistica (v. 12.5.192.5).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Создание карты лесов Северобайкальского варианта оробиома.** Горнотаежный пояс в растительном покрове Северобайкальского варианта Северовостоchno-Забайкальского оробиома образуют формации светлохвойных (лиственница Гмелина, сосна обыкновенная) и темнохвойных (ель сибирская, сосна сибирская, пихта сибирская) лесов с участием мелколиственных (береза плосколистная (*Betula platyphylla*), тополь душистый (*Populus suaveolens*), осина (*P. tremula*), корейка земляничниколистная (*Chosenia arbutifolia*)). Их роль в структуре растительного покрова крайне неравнозначна, что обусловлено ботанико-географическими закономерностями, с которыми связана структура фитоценотического разнообразия оробиома. Мелкий масштаб проведенного картографирования определил возможность отображения типологических подразделений лесов (уровни классов и групп ассоциаций), которые оптимальны для характеристики фонового растительного покрова на региональном пространственном уровне организации экосистем. В первую очередь к ним относятся лиственничные леса ангаридского комплекса, доминирующее положение которых определяется занимаемой высотной амплитудой, площадью,

разнообразием экологических условий, в которых произрастают сообщества. При этом обширное географическое распространение, сложная орграфическая структура и разнообразие климатов обуславливают региональную специфику, определяющую возможности развития сообществ других формаций, относящихся к Урало-Южносибирскому комплексу. Особое положение занимают мелколиственные леса. Наиболее распространены на горных склонах березовые (береза плосколистная) с участием хвойных видов длительно производные сообщества, формирующиеся на месте коренных лиственничных лесов. В нижних частях долин рек березовые леса с участием тополя, осины, чозении, видов ив (ива Бебба (*Salix bebbiana*), ива козья (*S. caprea*)) выступают коренными сообществами, формируя пойменные серии с лиственнично-еловыми лесами.

Картографирование лесов на основе дискриминантного анализа по морфометрическим показателям рельефа выявило различия в точности отнесения сообществ в составе разных формаций, которая определялась по верно классифицированным подразделениям обучающей выборки (табл. 1). Они связаны с различными амплитудами экологических условий, свойственных фоновым для высотного спектра лесам и лесам с ограниченным распространением, а также объемом выборки. Наибольшая точность определена для темнохвойных формаций, которые, занимая небольшую площадь, тяготеют к нижней части высотного спектра, вверх по нему распространяясь по речным долинам. Высокое качество дискриминации также имеют сосновые леса, строго приуроченные к нижней части горнотаежного пояса. Общая точность определения типов лиственничных лесов на основе дискриминантного анализа относительно невысока, что характеризует значительную вариабельность условий, в которых они могут произрастать (вся высотная амплитуда

горнотаежного пояса и нижняя часть подгольцового пояса). Березовые леса как производные варианты имеют наименьшую точность отнесения к исходным условно коренным сообществам. Средняя точность составленной карты равна 62%.

Для всех морфометрических показателей определен высокий вклад в разделение большинства типологических групп лесных сообществ (по критерию Wilks' Lambda). В наибольшей степени это относится к абсолютной высоте, которая является ведущим показателем для разделения лиственных, темнохвойных и березовых лесов, характеризуя высотные закономерности в их пространственной структуре (табл. 1). Крутизна склонов имеет значение значимости выше предельного уровня (при  $p < 0.05$ ) при разделении темнохвойных лесов, которые, в целом, избегают крутых денудационных поверхностей.

Полученная в результате анализа цифровая инвентаризационная карта лесов Северобайкальского варианта оробииома в мелком масштабе отразила актуальное состояние их типологического разнообразия и ключевые закономерности пространственной структуры, выраженные на горной территории (рис. 2).

**Фитоценотическое разнообразие лесов.** Лиственные леса распространены повсеместно в пределах горнотаежного пояса (300–900 м), а также в нижней части подгольцового пояса (900–1100 м), локально проникая выше 1500 м. Часто они характеризуются монодоминантными древостоями, на верхней границе леса – с примесью ели сибирской и кедра сибирского, в нижней части спектра – с участием пихты сибирской. Для большинства сообществ характерно развитие кустарникового яруса, небольшого по разнообразию травостоя и обычно выраженного мохового покрова. В составе формации лиственных лесов выделено 5 типологических подразделений.

**Лиственные кедровостланиковые** (кедровый стланик (*Pinus pumila*)) леса отражают тесные связи горнотаежного и подгольцового комплексов, характерных для растительного покрова Северо-Восточного Забайкалья. Постоянным элементом сообществ является кедровый стланик, формирующий более или менее сомкнутый подлесок, в котором он может принимать жизненную форму древовидного кустарника, иногда достаточно высокорослого (Моложников, 1975). Развитие кедровостланиковых лиственных лесов демонстрирует связи растительного покрова Забайкалья и Дальнего Востока, где в горных районах он характеризуется наибольшим фитоценотическим разнообразием, являясь одним из основных элементов берингийского комплекса (Сочава, Лукичева, 1953), и где он формирует самостоятельную формацию с высоким уровнем разнообразия (Нешатаева, 2011). Достаточно широкая экологиче-

ская амплитуда вида при высокой требовательности к освещенности обуславливают развитие лиственных лесов с его участием в подлеске. Вблизи верхней границы леса характерна примесь ели и кедра в разреженном древостое.

**Лиственные рододендроновые** (рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*)) леса типологически близки к кедровостланиковым. Основу формирует другой компонент берингийского комплекса – рододендрон золотистый, монотипный вид с североазиатским распространением (Мальшев, Пешкова, 1984). Он активно участвует в сообществах горнотаежного, подгольцового и горнотундрового поясов в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Тяготея к верхней части высотных профилей, вид избегает повышенной континентальности климата, находя оптимальные условия для развития в еловых (ель аянская (*Picea ajanensis*)) лесах (Манько и др., 2020).

**Лиственные ерниковые** (береза растопыренная (*Betula divaricata*), береза тощая (*B. exilis*)) леса имеют фоновое участие в растительном покрове горнотаежного пояса. Обычны чистые древостои сомкнутостью 0.3–0.6, местами – на задровых равнинах, с участием сосны, на верхней границе леса – ели и кедра. Подлесок сообществ, высотой до 1.5 м и сомкнутостью до 0.8, разнообразен по составу. Наиболее часто встречается береза растопыренная, иногда совместно с березой шерстистой (*Betula lanata*), представляя широко распространенный в горах (и на равнинах в тундровой зоне) Восточной Сибири и Дальнего Востока монотипный элемент (Мальшев, Пешкова, 1984). В высокогорьях этот вид проявляет высокую активность и формирует самостоятельную формацию.

**Лиственные зеленомошные** леса имеют относительно небольшое распространение. При активном развитии мохового покрова в сообществах лиственных лесов группа зеленомошных лесов характеризуется отсутствием кустарникового яруса или единичным участием ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa*), кедрового стланика.

**Лиственные рододендроновые** (рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum*)) леса являются характерным компонентом растительного покрова для всего Забайкалья (Мальшев, 1984; Сочава, 1980). В составе их древостоя преобладает лиственница с небольшой примесью сосны. Длительно производные варианты представлены березовыми сообществами, которые встречаются часто в связи с возникающими с высокой периодичностью пожарами. Отмечаемая для Чарской котловины конвергентность рододендроновых лиственных лесов с сосновыми, выраженная в сходстве видового состава с обилием ксерофитов, развитию древостоя и подроста из лиственницы и сосны (Гарщенко, 1993), прослеживается и в других областях формирования оробииома, характе-

Рис. 2. Карта лесов Северобайкальского варианта Северовосточно-Забайкальского оробиома (м. 1 : 3000000).  
 Легенда (описание лесных сообществ – см. в тексте).

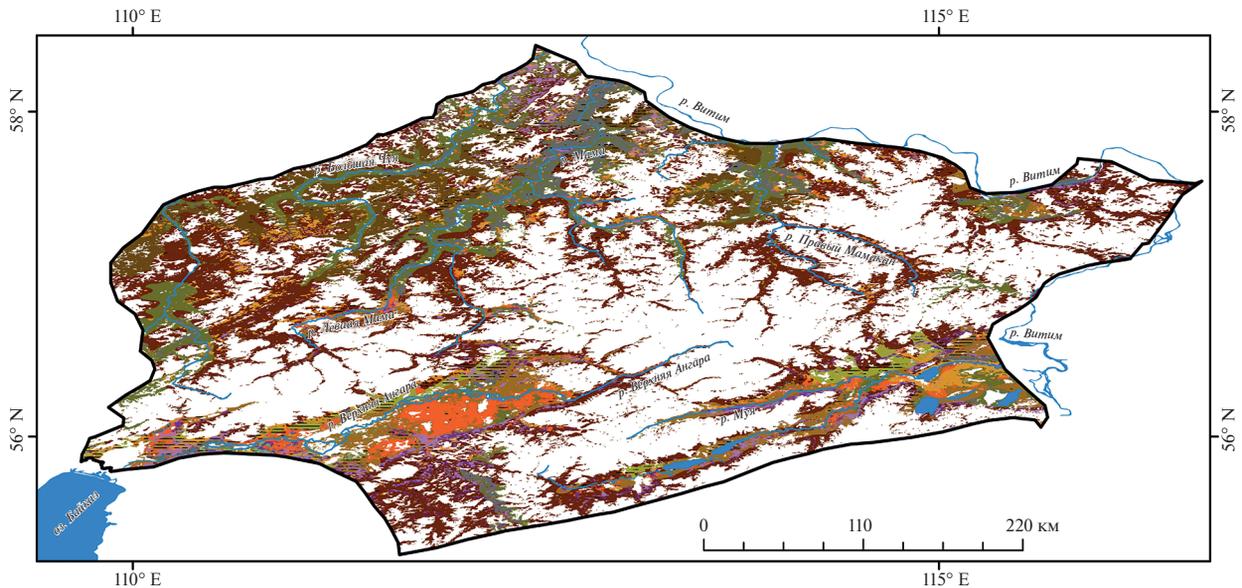
Типологические подразделения лесов		Условно коренные лесные сообщества		Производные варианты березовых лесов	
Лиственничные	Кедровостланиковые	1		1.1	
	Рододендроновые ( <i>Rhododendron aureum</i> )	2		2.1	
	Ерниковые	3		3.1	
	Зеленомошные	4		4.1	
	Рододендроновые ( <i>Rhododendron dauricum</i> )	5		5.1	
Сосновые	Рододендроновые ( <i>Rhododendron dauricum</i> )	6		6.1	
	Травяные	7		7.1	
Еловые	Кедровостланиковые	8		8.1	
	Зеленомошные	9		9.1	
Пихтово-кедровые	Зеленомошные	10		10.1	
Березовые	Высокотравные	11			

ризуя контакт между подпоясами горнотаежного пояса, который приходится на высоты 500–800 м (Bocharnikov et al., 2018).

Сосновые леса имеют гораздо более ограниченное распространение, однако в нижнем подпоясе горнотаежного пояса, который развит в межгорных котловинах Байкальской рифтовой зоны на высотах 500–600 м, являются одними из фоновых (Bocharnikov et al., 2018). Наиболее конкурентоспособными сосновые леса по сравнению с лиственничными становятся в условиях песча-

ного состава грунтов со слабым промерзанием или его полным отсутствием, что в ландшафтной структуре оробиома имеет ограниченное распространение. Сообщества характеризуются монодоминантными древостоями, хорошо развитым подлеском и травяно-кустарничковым ярусом из бореальных и боровых видов, а также видов берингийского комплекса, произрастающих по всему высотному спектру.

**Сосновые рододендроновые** (рододендрон даурский) леса занимают доминирующие позиции



в ценоотическом разнообразии формации. Древесный ярус сообществ, образованный сосной, иногда с небольшой примесью лиственницы, обычно разреженный (сомкнутость — 0,3–0,5). Высота наиболее старовозрастных и продуктивных древостоев не превышает 25 м. Восстановление лесов после нарушений происходит без смены основной породы или с участием березы и лиственницы в зависимости от условий произрастания сообществ. Сосновые леса развиваются в условиях относительно высоких температур вегетационного периода (сумма активных температур выше 10°C — более 1400), которые обуславливают возможность их произрастания в нижних частях высотных спектров (Бочарников, 2019). Только за счет специфических условий, например, развития карбонатных пород, сосновые леса достигают абсолютных высот 1000 м и более, например, на Северо-Муйском хребте в верховьях долины реки Верхняя Ангара (оригинальные данные) и в истоках реки Кеяны (Курнаев, 1973). Основные массивы рододендроновых сосновых лесов приурочены к зандровым поверхностям, вершинам основных и конечных морен в Верхнеангарской и Муйско-Куандинской котловинах, песчаным аллювиальным террасам рек (Гарашенко, 1993).

**Сосновые травяные** леса значительно уступают сообществам рододендроновой группы по роли в растительном покрове горнотаежного пояса. Для них характерно относительно высокое разнообразие травяно-кустарничкового яруса. Увеличение видового богатства связано с развитием лесостепных псаммофильных видов (прострел Турчанинова (*Pulsatilla turczaninowii*), осока аргунская (*Carex argunensis*), полынь пижмолистная (*Artemisia tanacetifolia*)).

Травяные сосновые леса участвуют в формировании реликтовых лесостепных комплексов, встречающихся локально только на западе Станового нагорья — в низкогорьях Верхнеангарского хребта (Осипов, 2005).

Еловые, кедровые и пихтовые леса не являются фоновыми для оробиома, однако их развитие характеризует важные региональные черты, находящие отражение в структуре высотной поясности Северобайкальского географического варианта оробиома (Bocharnikov et al., 2018). При небольшой площади, занимаемой сообществами темнохвойных лесов, они встречаются на всей амплитуде горнотаежного пояса, в целом характеризуются повышенным увлажнением и сниженную континентальность климата (Бочарников, 2019). Наиболее распространенными являются **еловые кедровостланиковые, еловые зеленомошные и кедровые зеленомошные** леса.

Мелколиственные леса распространены по всей высотной амплитуде горнотаежного пояса, но не принимают фонового участия в какой-либо его части. Условно коренной характер имеют **березовые высокотравные** леса в долинах рек, наиболее характерные для днища Верхнеангарской котловины, где они формируют пойменные серии с участием разнообразных по типологическому составу сообществ (помимо лесов, это ерниковые заросли, гигрофильные луга). В составе ценофлор мелколиственных лесов долинных комплексов снижена роль берингийского комплекса, а наиболее характерными являются гигрофильные виды с широким распространением, находящие наибольшую ценоотическую активность в лесах гор Южной Сибири (осока большехвостая (*Carex macroura*), дягиль низбегающий (*Archangelica de-*

**Таблица 2.** Пространственная структура лесов на высотном градиенте спектра Северобайкальского варианта оробиома. В ячейках для каждой высотной ступени приведена доля площади, занимаемая типологическими подразделениями лесов от лесопокрытой площади. Типологические подразделения лесов – см. рис. 2

Абсолютная высота, м	Типологические подразделения лесных сообществ											Лесистость, %
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1600–1800												1
1400–1600												5
1200–1400												18
1000–1200												40
800–1000												65
600–800												85
400–600												87
200–400												78
Площадь, тыс. км <sup>2</sup>	15.5	4.4	3.9	7.2	1.1	2.0	2.2	0.8	0.003	1.6	0.6	<b>39</b>
Доля от лесопокрытой площади, %	40.1	11.2	10.0	18.6	2.8	5.1	5.6	2.2	0.007	4.2	0.2	<b>100</b>
Доля от общей площади, %	18.6	5.2	4.6	8.7	1.3	2.4	2.6	1.0	0.003	2.0	0.08	<b>47</b>
Доля площади лесов от лесопокрытой площади на высотных уровнях, %												
	80 < 100											
	60 < 80											
	40 < 60											
	20 < 40											
	10 < 20											
	1 < 10											
	0 < 1											
	0											

*currens*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), какалия копьевидная (*Cacalia hastata*). На склонах хребтов вплоть до верхней границы леса распространены березовые леса, представляющие длительно производные варианты сообществ, фоновых для горнотаежного пояса лиственных лесов. Восстановительные сукцессии в них могут происходить без смены основной лесобразующей породы, но чаще с прохождением стадии березового древостоя, что определяется природой инвариантов.

**Пространственная структура лесов горнотаежного пояса.** Леса исследуемой территории распространены на площади около 39 тыс. км<sup>2</sup>, что составляет почти половину от общей площади, занимаемой географическим вариантом. Фоновое участие в высотном-поясном спектре занимают лиственные леса (более 80% от лесопокрытой площади с учетом производных березовых лесов, формирующихся на их месте), представленные 5 типологическими подразделениями (табл. 2). Они распространены по всей высотной амплитуде горнотаежного пояса, заходя также в нижнюю часть подгольцового пояса. В пределах данных поясов пространственная

структура лесных сообществ определяется комплексом экологических факторов, которые связаны с теплообеспеченностью, увлажнением, мощностью мерзлоты, составом горных пород, что не может быть в полной мере интерпретировано через орографическую структуру территории. В структуре разнообразия лесов находят выражение также региональные черты. Характерным примером выступают лиственные рододендроновые с рододендроном золотистым (*Rhododendron aureum*) леса, приуроченные к наиболее увлажненной северо-западной части Северо-Байкальского нагорья, где они связаны с верхней частью горнотаежного пояса (верховья долин рек Верхняя Чуя, Левая Мама). Климатоны этих лесов характеризуются сниженной континентальностью климата (Bocharnikov, Stas'ko, 2018).

Второстепенное участие в сложении высотной структуры растительного покрова, характерное для сосновых (более 10% от общей площади лесов), пихтово-кедровых (более 2%) и еловых (более 4%) лесов, определяет их строгую экологическую приуроченность, включая связи с высотным уровнем, склонами определенной экс-

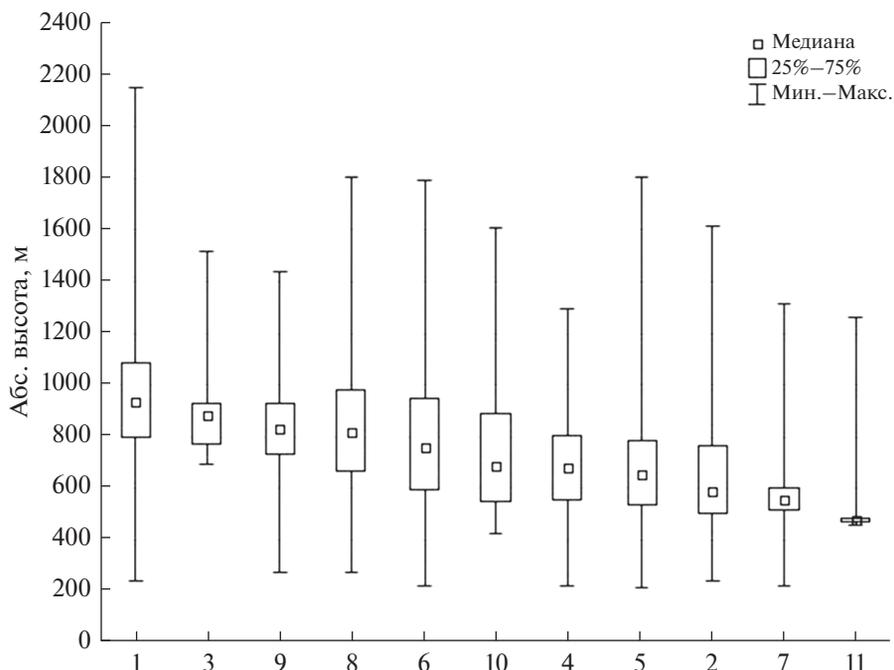


Рис. 3. Высотное распределение типологических подразделений лесов. Типологические подразделения – см. рис. 2.

позиции и крутизны. Все сообщества тяготеют к более теплообеспеченным условиям нижней части горнотаежного пояса (табл. 2). Распространение вплоть до верхней границы леса связано преимущественно с речными долинами, а также с развитием горных пород, прежде всего, карбонатов, способствующих развитию сообществ за пределами климатического оптимума их распространения. Менее 1% площади приходится на долинные комплексы березовых лесов.

Характер распределения лесных сообществ по высотному градиенту характеризует неоднородность пространственной структуры фитоценотического разнообразия, выраженного в пределах поясов. Выделенные типологические подразделения существенно отличаются в соответствии с приуроченностью к определенной части на высотном спектре (рис. 3). Абсолютная высота, взятая в качестве интегрального критерия, показала высокую значимость при разделении лесов ( $H(10, N = 731312) = 229998.8, p = 0.000$ ). За исключением еловых зеленомошных лесов, распространенных по долинам рек более равномерно по всему спектру, все типы достоверно различаются между собой при попарном сравнении занимаемых высот, обособывая возможную выделение внутривысотной структуры горнотаежного пояса.

В соответствии с оптимальным развитием типологических подразделений лесов на соответствующих высотах возможна дифференциация горнотаежного пояса. В качестве косвенного показателя оптимального либо ограниченного уча-

стия сообществ взята занимаемая площадь, которая изменяется в связи с высотным положением (табл. 2). На всех высотных уровнях доминирующие позиции занимают лиственные леса. До высоты 800 м преобладают лиственные зеленомошные, ерниковые и рододендроновые (рододендрон даурский) леса, а на высотах 800–1000 м – лиственные кедровостланиковые. Последние формируют верхнюю границу леса, проникая отдельными фрагментами в подгольцовый пояс на высоты более 1400 м, где общая лесистость не превышает 5%. Оптимум развития сосновых лесов приходится на 400–600 м (преобладают сосновые рододендроновые леса), где лесистость превышает 80%. Наибольшие площади они занимают в межгорных котловинах и низкогорьях хребтов на мощных аллювиальных отложениях. Сосновые травяные леса, несмотря на значительную высотную амплитуду, находят экотопически пригодные местообитания на небольшой площади, преимущественно в нижней части спектра. Их ограниченное развитие характеризует региональные особенности оробиома, определяя его отличия от окружающих равнин и горных территорий (Приангарье, Южное Забайкалье) с фоновой ролью этих сообществ в растительном покрове. Темнохвойные леса при общем небольшом распространении достаточно равномерно распределены по спектру, занимая всю амплитуду горнотаежного и подгольцового поясов. На каждом высотном уровне на них приходится до 5–10% от лесопокрытой площади.

Высотная дифференциация структуры лесного покрова, дающая интегральную оценку изменения биотического и абиотического компонентов экосистем в рамках горнотаежного пояса, обуславливает возможность выделения высотных подпоясов и полос. На высотах 300–600 м формируется нижний подпояс сосновых, сосново-лиственничных и темнохвойных с участием березовых лесов. На высотах 600–1000 м развит верхний подпояс лиственничных лесов. Подпояс лиственничных лесов включает две высотные полосы: зеленомошных и рододендроновых (рододендрон даурский) лиственничных лесов (600–800 м) и кедровостланиковых и ерниковых лиственничных лесов (800–1000 м). Фоновые типы лиственничных сообществ распространены повсеместно и характерны для всех горных хребтов, имея варьирование в оптимуме развития на высотном спектре. Верхняя полоса характеризуется преобладанием кедровостланиковых лиственничных лесов с участием ерниковых. В формировании верхней границы леса (около 800–1000 м и выше) участвуют кедровостланиковые лиственничные леса. В нижней полосе (600–800 м) преобладают лиственничные рододендроновые леса с участием сосновых лесов. В нижнем подпоясе горнотаежного пояса сохраняется фоновая роль лиственничных лесов, однако увеличивается общий уровень фитоценологического разнообразия, увеличивается роль сосновых лесов, особенно рододендроновой группы. В рамках подпояса выражена региональная специфика. В соответствии с ней в низкогорьях хребтов Северо-Байкальского нагорья, расположенного в северной части географического варианта оробиома, он занимает более низкие отметки высот (300–500 м). В пределах Байкальской рифтовой зоны он приурочен к нижним частям межгорных котловин (500–600 м).

Высотно-поясная организация фитоценологического разнообразия в горнотаежном поясе Северо-Восточного Забайкалья отражается в комплексе фитоценологических показателей лесных сообществ с оптимальным развитием в пределах подпоясов и полос. Интегральное выражение, высотная дифференциация фитоценологического разнообразия находятся в комплексе показателей. В их число входят структурно-динамические характеристики растительности, функциональная роль сообществ и абиотические факторы, которые определяют пространственные закономерности их развития (табл. 3). Нижний подпояс сосновых и сосново-лиственничных лесов не имеет повсеместного распространения и выражен фрагментарно в днищах Верхнеангарской и Муйско-Куандинской котловин и в низкогорных частях хребтов, расположенных ниже 600 м, занимая около 15% от площади горнотаежного пояса. Фоновую роль в его разнообразии играют сосновые рододендроновые леса с небольшой примесью

сосновых травяных лесов. Для нижнего подпояса характерно развитие склоновых комбинаций сосновых и лиственничных лесов, в речных долинах формируются серийные сообщества с участием березовых, осиновых и еловых лесов. В поймах рек бассейна Верхней Ангары формируются долинные комплексы с участием березовых и осиновых высокотравных лесов. Сосновые леса, сильно подверженные пожарам, восстанавливаются без смены основной лесообразующей породы (Гарашенко, 1993).

Верхний подпояс лиственничных лесов является фоновым для горнотаежного пояса и всей высотной структуры растительного покрова в целом. Он выражен на высотах 600–1000 м, характеризуется преобладанием кедровостланиковых и ерниковых сообществ. Для нижней полосы характерны склоновые комбинации с сосновыми лесами, для верхней – с зарослями кедрового стланика, а на наиболее увлажненных хребтах – с березовыми (береза шерстистая) криволесьями. Произрастающая в широком спектре экологических условий, лиственничные леса занимают разные уровни фитокатен на горных склонах. Восстановление сообществ после рубок и пожаров идет через стадии длительно производных березовых лесов.

По высотному градиенту в пределах горнотаежного пояса прослеживается изменение не только типологического состава лесных сообществ, но и комплекса характеристик экосистем, обнаруживающих высотно-поясную организацию. Среди них выделяется функциональная роль сообществ, характеризующихся высоким разнообразием выполняемых функций в связи со сложной экологической структурой горной территории и высотной дифференциацией преобладающих функций (Огуреева, Бочарников, 2020). В верхнем подпоясе ключевую роль играют водосборная и противоденудационная функции. В нижнем подпоясе важнейшее значение приобретает противозерозионная и водорегулирующая функции. Высотная дифференциация прослеживается и в отношении влияющих на леса дестабилизирующих факторов, которая связана как с природными, так и антропогенными процессами. Наиболее обширное и практически повсеместное влияние на лесные экосистемы оказывают пожары. По состоянию на 2015 г. около 2% территории Северо-Восточного Забайкалья была занята свежими гарями (Барталев и др., 2015). Основной объем рубок леса связан с низкогорьями хребтов и межгорными котловинами, наиболее доступными в связи с орографической структурой территории и в отношении развития транспортной инфраструктуры. На лесные сообщества нижнего подпояса горнотаежного пояса важное влияние оказывает также водная эрозия, характерная для долинных комплексов.

**Таблица 3.** Интегральная схема высотной дифференциации фитоценотического разнообразия лесов горнотаежного пояса Северобайкальского варианта оробиема

Высотный подпояс (абсолютные высоты, м)	Высотная полоса (абсолютные высоты, м)	Фоновые и второстепенные лесные сообщества	Преобладающие функции сообществ; основные дестабилизирующие факторы	Преобладающий ход естественной динамики сообществ
Верхний лиственничных лесов (600–1000 м)	Верхняя лиственничных кедровостланиковых и ерниковых лесов (800–1000 м)	<b>Лиственничные кедровостланиковые, ерниковые, рододендроновые</b> ( <i>Rhododendron aureum</i> ), зеленомошные	Водосборная и противоденудационная функции; пожары	Смены на коротко производные лиственничные леса, длительно производные ерниковые сообщества и березовые леса
	Нижняя лиственничных зеленомошных и рододендроновых лесов (600–800 м)	<b>Лиственничные зеленомошные, рододендроновые</b> ( <i>Rhododendron dauricum</i> ), кедровостланиковые	Противоденудационная функция; пожары, рубки	Смены на длительно производные березовые леса и ерниковые сообщества
Нижний сосновых, сосново-лиственничных и темнохвойных лесов (300–600 м)	Сосновых и сосново-лиственничных рододендроновых и темнохвойных зеленомошных лесов (300–600 м)	<b>Сосновые рододендроновые</b> ( <i>Rhododendron dauricum</i> ), <b>лиственничные зеленомошные</b> , пихтово-кедровые зеленомошные, березовые высоко-травные	Противоэрозионная и водорегулирующая функции; пожары, рубки, водная эрозия	Смены на коротко производные сосновые леса, длительно производные березовые леса и луга

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интенсификация хозяйственной деятельности в отдаленных горных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока, особенно вдоль трассы Байкало-Амурской магистрали, трансформация природных экосистем вследствие, прежде всего, рубок леса и возрастание рисков негативных явлений катастрофического характера (прежде всего, лесные пожары) происходят возрастающими темпами. В соответствии с этим требуются новые знания о растительном покрове и лесах как фоновом компоненте в высотно-поясной структуре типов поясности бореального класса. Имеющиеся данные о фитоценотическом разнообразии и пространственной структуре лесов горных территорий вдоль БАМа не дают целостного представления о современном состоянии разнообразия лесного покрова. Положенная в основу настоящего исследования концепция экосистемного разнообразия на региональном уровне позволила провести оценку фитоценотического разнообразия и пространственной организации лесов с учетом высотно-поясной структуры растительного покрова Северо-Восточного Забайкалья. С помощью картографического метода получены новые данные об эколого-географических закономерностях дифференциации лесов, отражающих историю формирования растительного покрова и

современное разнообразие условий в системе сложной орографической обстановки горной территории.

Впервые составленная на территорию инвентаризационная мелкомасштабная карта лесов (м. 1 : 3000000) отразила их актуальное разнообразие в системе фоновых для горнотаежного пояса типологических подразделений. Фитоценотическое разнообразие бореальных лесов Северобайкальского варианта Северовостоchno-Забайкальского оробиема представлено условно-коренными сообществами 11 типологических подразделений светлохвойных (лиственничных и сосновых), темнохвойных (пихтово-кедровых и еловых) и мелколиственных (березовых) лесов на уровне классов и групп ассоциаций и их производными вариантами. Выделенные группы существенно различаются по занимаемой площади (при общей лесистости около 50%), высотной амплитуде и интегральной роли в структуре растительного покрова, характеризуя выраженную региональную специфику всего высотно-поясного спектра.

Проведенное исследование представляет собой важный этап в решении фундаментальных проблем географии биоразнообразия горных территорий, а также практических вопросов ботанической географии и лесоведения, связанных с мониторингом состояния лесов, их охраной и опти-

мизацией использования лесных ресурсов Северо-Восточного Забайкалья.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барталев С.А., Егоров В.А., Ершов Д.В., Исаев А.С., Лулян Е.А., Плотников Д.Е., Уваров И.А.* Спутниковое картографирование растительного покрова России по данным спектрорадиометра MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2011. Т. 8. № 4. С. 285–302.
- Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О., Лулян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А.* Состояние и перспективы развития методов спутникового картографирования растительного покрова России // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2015. Т. 12. № 5. С. 203–221.
- Белов А.В.* Карта растительности юга Восточной Сибири. Принципы и методы составления // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1973. С. 16–30.
- Бочарников М.В.* Эколого-фитоценотическая структура лесного покрова северного макросклона Западного Саяна // Лесоведение. 2015. № 1. С. 10–19.
- Бочарников М.В.* Региональные черты в географии флористического разнообразия Станового нагорья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул: изд-во АлтГУ. 2018. С. 21–25.
- Бочарников М.В.* Роль климата в пространственной организации растительного покрова Кодаро-Каларского оробиома // Сибирский экологический журн. 2019. Т. 26. № 3. С. 239–252.
- Владимиров И.Н., Софронов А.П., Сороковой А.А., Кобылкин Д.В., Фролов А.А.* Структура растительного покрова западной части Верхнеангарской котловины // География и природные ресурсы. 2014. Вып. 35. № 2. С. 44–53.
- Гаращенко А.В.* Флора и растительность Верхнеангарской котловины (Северное Забайкалье). Новосибирск: ВО “Наука”. Сибирская издательская фирма, 1993. 280 с.
- Данилова И.В., Рыжкова В.А., Корец М.А.* Алгоритм автоматизированного картографирования современного состояния и динамики лесов на основе ГИС // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Информационные технологии. 2010. Т. 8. № 4. С. 15–24.
- Зорин Ю.А.* Изостазия и новейшая структура Байкальской рифтовой зоны и сопредельных территорий. М.: Наука, 1971. 168 с.
- Курнаев С.Ф.* Лесорастительное районирование СССР / АН СССР. Лаб. лесоведения. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Лавренко Н.Н.* Опыт составления карты ландшафтно-защитных и ресурсных функций растительного покрова зоны Байкало-Амурской магистрали // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1977. С. 20–32.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.
- Манько Ю.И., Гладкова Г.А., Сибирин Л.А.* Леса из ели аянской с подлеском из рододендрона золотистого // Лесоведение. 2020. № 5. С. 412–423.
- Моложников В.Н.* Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М.: Наука, 1975. 203 с.
- Назимова Д.И., Коротков И.А., Чередникова Ю.С.* Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки // Чтения памяти В.Н. Сукачева. М.: Наука, 1987. С. 30–64.
- Назимова Д.И., Пономарев Е.И., Степанов Н.В., Федотова Е.В.* Черневые темнохвойные леса на юге Красноярского края и проблемы их обзорного картографирования // Лесоведение. 2005. № 1. С. 12–18.
- Назимова Д.И., Пономарев Е.И., Коновалова М.Е.* Роль высотно-поясной основы и дистанционных данных в задачах устойчивого управления горными лесами // Лесоведение. 2020. № 1. С. 3–16.
- Нешатаев Ю.Н.* Методы анализа геоботанических материалов. Л.: изд-во ЛГУ, 1987. 188 с.
- Нешатаева В.Ю.* Сообщества кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) полуострова Камчатка // Растительность России. 2011. № 19. С. 71–100.
- Огуреева Г.Н.* Ботанико-географическое районирование СССР. М.: МГУ, 1991. 78 с.
- Огуреева Г.Н., Бочарников М.В.* Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий // Экосистемы: экология и динамика. 2017. Т. 1. № 2. С. 52–81.
- Огуреева Г.Н., Бочарников М.В.* Экологические функции современного растительного покрова Станового нагорья // Вестник СПбГУ. Науки о Земле. 2020. Т. 65. № 2. С. 377–394.
- Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Емельянова Л.Г. и др.* Карта “Биомы России” (М. 1 : 7 500 000) в серии карт природы для высшей школы. М.: WWF. 2018. 1 л.
- Осинов К.И.* Флора Витимского плоскогорья (Северное Забайкалье). Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2005. 216 с.
- Панарин И.И., Митрофанов Д.П., Исаева Л.Н.* Горные леса зоны БАМ. Новосибирск: Наука, 1980. 214 с.
- Пешкова Г.А.* Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1985. 145 с.
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 225 с.
- Попов С.Ю.* Опыт создания геоботанической карты методом дискриминантного анализа полевых и дистанционных данных // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016. Т. 13. № 1. С. 25–35.
- Русяева Г.Г.* Краткий очерк растительности центральной части Байкало-Патомского нагорья // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука, 1979. Т. XIV. Вып. 1. С. 110–117.
- Рыжкова В.А., Данилова И.В., Корец М.А.* Классификация лесного покрова и геоинформационное моделирование его восстановительной динамики (на примере южной части приенисейской Сибири) // Сибирский экологический журн. 2016. Т. 23. № 6. С. 817–831.
- Рысин Л.П.* Лиственничные леса России М.: Изд-во КМК, 2010. 344 с.
- Софронов А.П.* Геоботаническое картографирование растительного покрова котловин Северо-Восточного

- Прибайкалья // Геоботаническое картографирование. 2015. С. 62–77.
- Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 190 с.
- Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
- Сочава В.Б., Лукичева А.Н. К географии кедрового стланика // Докл. АН СССР. 1953. Т. 90. № 6. С. 1163–1166.
- Список лихенофлоры России / Сост. Урбанавичюс. СПб.: Наука, 2010. 194 с.
- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов леса. М.–Л.: Гос. изд-во с.-х. и колхоз.-кооп. лит.-ры, 1931. 328 с.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР, 1961. 144 с.
- Типы лесов Сибири / Под ред. Смагина В.Н. Вып. 2. Красноярск: Красноярский рабочий, 1969. 280 с.
- Чебакова Н.М., Рейфельдт Дж., Парфенова Е.И. Перераспределение растительных зон и популяций лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в Средней Сибири при потеплении климата. Сибирский экологический журн. 2003. № 6. С. 677–686.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Bocharnikov M.V., Ogureeva G.N., Luvsandorj J. Regional features of the altitudinal gradients in Northern Transbaikalia vegetation cover // *Geography, Environment, Sustainability*. 2018. V. 11. № 4. P. 67–84.
- Bocharnikov M.V., Stas'ko A.A. Spatial structure of the Kodar-Kalar orobiome botanical diversity on bioclimatic basis // *BIO Web of Conferences*. EDP Sciences. 2018. P. 1–4.
- Johnson K.G., Brooks S.J., Fenberg P.B., Glover A.G., James K.E., Lister A.M., Michel E., Spencer M., Todd J.A., Valsami-Jones E., Young J.R., Stewart J.R. Climate change and biosphere response: Unlocking the collections vault // *BioScience*. 2011. V. 61. № 2. P. 147–153.
- Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Golyukov A.S., Ranson K.J., Yagunov M.N. Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal Watershed, Siberia // *Forest Ecology and Management*. 2017. V. 384. P. 191–199.
- Puzachenko M.Yu., Chernenkova T.V. Assessment of the vegetation cover conditions for the central part of the Murmansk region based on field and remote sensing data // *Geography, Environment, Sustainability*. 2012. V. 5. № 3. P. 4–13.
- Vetaas O.R., Grytnes J.A. Distribution of vascular plants species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography*. 2002. № 11. P. 291–301.
- Walter H., Breckle S.-W. *Ökologische Grundlagen in globaler Sicht*. Stuttgart: G. Fischer, 1991. 586 p.
- Wiesmair M., Otte A., Waldhardt R. Relationships between plant diversity, vegetation cover, and site conditions: implications for grassland conservation in the Greater Caucasus // *Biodiversity and Conservation*. 2017. V. 26. № 2. P. 273–291.

## Mapping the Phytocenotic Diversity of Mountain Taiga of the North-Eastern Transbaikal Region

M. V. Bocharnikov<sup>1</sup>, \* and A. A. Vinogradov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russia

\*E-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

The paper presents the results of a cartographic analysis of the spatial structure of the mountain-taiga vegetation belt and the North-Eastern Transbaikal orobiome's boreal forests' phytocenotic diversity. Using original field data and existing sources, light coniferous, dark coniferous and small-leaved forests were characterised, their typological diversity described at the level of plant associations classes and groups, prevailing in the vegetation cover. Based on the conjugated analysis of vegetation maps and a digital elevation model, using discriminant analysis for a vast mountainous area, an up-to-date analytical small-scale forest map (as of 2015) was compiled. It reflected the spatial structure of the mountain taiga belt while also identifying its typological diversity, represented by larch, pine, spruce, fir-cedar and birch communities. The nature of their spatial organization determines the regional specificity of the orobiomes' phytocenotic diversity, which is expressed in the differentiation of the mountain taiga belt into altitudinal subbelts and bands. The leading ecological and geographical factors of altitudinal-belt and intra-belt differentiation of forest diversity have been determined, taking into account the links between communities and the orographic structure of the territory. The differences in the development optimums of forest communities and a complex of key phytocenotic features have been revealed, determining the altitudinal differentiation of the vegetation's restoration dynamics course and the nature of destabilizing processes that contribute to its activation, as well as the predominant role of ecological functions performed by communities. The patterns obtained can be taken into account when developing a system for monitoring and protecting forests in a poorly studied mountainous area, as well as when using forest resources in accordance with the natural characteristics of communities and ecotopic diversity.

**Keywords:** ecosystem, biome, boreal forests, mountain-taiga belt, altitudinal-belt spectrum, digital relief model, discriminant analysis, small-scale map.

**Acknowledgements:** The study has been carried out within the framework of the State contract "Spatial and temporal organization of ecosystems under the conditions of environmental changes".

## REFERENCES

- Bartalev S.A., Egorov V.A., Zharko V.O., Lupyan E.A., Plotnikov D.E., Khvostikov S.A., Sostoyanie i perspektivy razvitiya metodov sputnikovogo kartografirovaniya rastitel'nogo pokrova Rossii (Current state and development prospects of satellite mapping methods of Russia's vegetation cover), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2015, Vol. 12, No. 5, pp. 203–221.
- Bartalev S.A., Egorov V.A., Ershov D.V., Isaev A.S., Lupjan E.A., Plotnikov D.E., Uvarov I.A., Sputnikovoe kartografirovaniye rastitel'nogo pokrova Rossii po dannym spektorradiometra MODIS, *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2011, Vol. 8, No. 4, pp. 285–302.
- Belov A.V., Karta rastitel'nosti yuga Vostochnoi Sibiri. Printsipy i metody sostavleniya (Vegetation map of the south of Eastern Siberia. Principles and methods of compilation), In: *Geobotanicheskoe kartografirovaniye* (Geobotanical mapping), Leningrad: Nauka, 1973, pp. 16–30.
- Bocharnikov M.V., Ekologo-fitsosenoticheskaya struktura lesnogo pokrova severnogo makrosklona Zapadnogo Sayana (Eco-phytocoenotic structure of the forest cover on the northern macroslope of Western Sayan), *Lesovedenie*, 2015, No. 1, pp. 10–19.
- Bocharnikov M.V., Ogureeva G.N., Luvsandorj J., Regional features of the altitudinal gradients in Northern Transbaikalia vegetation cover, *Geography, Environment, Sustainability*, 2018, Vol. 11, No. 4, pp. 67–84.
- Bocharnikov M.V., Regional'nye cherty v geografii floristicheskogo raznoobraziya Stanovogo nagor'ya (Regional features in the geography of the floristic diversity of the Stanovoy Highlands), In: *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii* (Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia), Barnaul: izd-vo AltGU, 2018, pp. 21–25.
- Bocharnikov M.V., Role of climate in the spatial structure of vegetation of the Kodar-Kalar orobiome, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 3, pp. 193–203.
- Bocharnikov M.V., Stas'ko A.A., Spatial structure of the Kodar-Kalar orobiome botanical diversity on bioclimatic basis, *BIO Web of Conferences*, EDP Sciences, 2018, pp. 1–4.
- Chebakova H.M., Reifel'dt D., Parfenova E.I., Pereraspredeleniye rastitel'nykh zon i populyatsii listvennitsy sibirskoi i sosny obyknovЕННОI v Srednei Sibiri pri poteplenii klimata (Redistribution of vegetation zones and populations of *Larix sibirica* Ledeb. and *Pinus sylvestris* L. in Central Siberia in a warming climate), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2003, No. 6, pp. 677–686.
- Cherepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Danilova I.V., Ryzhkova V.A., Korets M.A., Algoritm avtomatizirovannogo kartografirovaniya sovremennogo sostoyaniya i dinamiki lesov na osnove GIS (A GIS-aided algorithm for mapping the current forest state and dynamics), *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Informatsionnye tekhnologii*, 2010, Vol. 8, No. 4, pp. 15–24.
- Garashchenko A.V., *Flora i rastitel'nost' Verkhnecharskoi kotloviny (Severnoe Zabaikal'e)* (Flora and vegetation of the Verkhnecharskaya basin (Northern Transbaikalia)), Novosibirsk: VO "Nauka". Sibirskaya izdatel'skaya firma, 1993, 280 p.
- Johnson K.G., Brooks S.J., Fenberg P.B., Glover A.G., James K.E., Lister A.M., Michel E., Spencer M., Todd J.A., Valsami-Jones E., Young J.R., Stewart J.R., Climate change and biosphere response: Unlocking the collections vault, *BioScience*, 2011, Vol. 61, No. 2, pp. 147–153.
- Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Golyukov A.S., Ranson K.J., Yagunov M.N., Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal Watershed, Siberia, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 384, pp. 191–199.
- Kurnaev S.F., *Lesorastitel'noe raionirovaniye SSSR* (Zoning of forest sites in the USSR), Moscow: Nauka, 1973, 203 p.
- Lavrenko N.N., Opyt sostavleniya karty landshaftnozaschitnykh i resursnykh funktsii rastitel'nogo pokrova zony Baikalo-Amurskoi magistrali (Experience in compiling a map of landscape protection and resource functions of the vegetation cover of the Baikal–Amur Mainline), In: *Geobotanicheskoe kartografirovaniye* (Geobotanical mapping), Leningrad: Nauka, 1977, pp. 20–32.
- Malyshev L.I., Peshkova G.A., *Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaikal'e i Zabaikal'e)* (Peculiarities and Genesis of Siberian Flora (Prebaikalia and Transbaikalia)), Novosibirsk: Nauka, 1984, 264 p.
- Man'ko Y.I., Gladkova G.A., Sibirina L.A., Lesa iz eli ayanskoi s podleskom iz rododendrona zolotistogo (Jezo spruce forests with Rhododendron aureum undergrowth), *Lesovedenie*, 2020, No. 5, pp. 412–423.
- Molozhnikov V.N., *Kedrovyy stlanik gornyykh landshaftov Severnogo Pribaikal'ya* (Siberian dwarf pine in the mountain landscapes of the Northern Baikal region), Moscow: Nauka, 1975, 203 p.
- Nazimova D.I., Korotkov I.A., Cherednikova Y.S., Osnovnye vysotno-poyasnye podrazdeleniya lesnogo pokrova v gorakh Yuzhnoi Sibiri i ikh diagnosticheskie priznaki (The main altitudinal divisions of the forest cover in the mountains of Southern Siberia and their diagnostic features), In: *Chteniya pamyati V.N. Sukacheva* (Readings in memory of V.N. Sukacheva), Moscow: Nauka, 1987, pp. 30–64.
- Nazimova D.I., Ponomarev E.I., Konovalova M.E., Role of an altitudinal zonal basis and remote sensing data in the sustainable management of mountain forests, *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, Vol. 13, No. 7, pp. 742–753.
- Nazimova D.I., Ponomarev E.I., Stepanov N.V., Fedotova E.V., Chernevyte temnokhvoinye lesa na yuge Krasnoyarskogo kraia i problemy ikh obzornogo kartografirovaniya (Chern dark coniferous forests in Southern Krasnoyarsk Krai and problems of their general mapping), *Lesovedenie*, 2005, No. 1, pp. 12–18.
- Neshataev Y.N., *Metody analiza geobotanicheskikh materialov* (Methods for the analysis of geobotanical materials), Leningrad: izd-vo LGU, 1987, 188 p.
- Neshataeva V.Y., Soobshchestva kedrovogo stlanika (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) poluostrova Kamchatka (Siberian dwarf-pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) communities in the Kamchatka peninsula), *Rastitel'nost' Rossii*, 2011, No. 19, pp. 71–100.
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V., Ekologicheskie funktsii sovremennogo rastitel'nogo pokrova Stanovogo nagor'ya (Ecological functions of the modern vegetation cover of the Stanovoy highlands), *Vestnik SPbGU. Nauki o Zemle*, 2020, Vol. 65, No. 2, pp. 377–394.
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V., Orobiomy kak bazovye edinity regional'noi otsenki bioraznoobraziya gornyykh territorii (Orobiomes as the basic units of the regional evaluation of the mountain regions biodiversity), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2017, Vol. 1, No. 2, pp. 52–81.

- Ogureeva G.N., *Botaniko-geograficheskoe raionirovanie SSSR* (Botanical and geographical zoning of the USSR), Moscow: MGU, 1991, 78 p.
- Ogureeva G.N., Leonova N.B., Buldakova E.V., Kadevov N.G., Arkhipova M.V., Miklyaeva I.M., Bocharnikov M.V., Dudov S.V., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Muchnik E.E., Urbanavichyus G.P., Danilenko A.K., Rumyantsev V.Y., Emel'yanova L.G., Leont'eva O.A., Romanov A.A., Konstantinov P.A., *Karta "Biomov Rossii". M: 1 : 7500000*. (Map "Biomes of Russia". Scale 1 : 7500000), Moscow: Geograficheskii fakul'tet MGU imeni M.V. Lomonosova; Russkoe geograficheskoe obshchestvo; Vsemirnii fond dikoi prirody (WWF), 2018.
- Osipov K.I., *Flora Vitimskogo ploskogor'ya (Severnoe Zabaikal'e)* (Flora of the Vitim Plateau (Northern Transbaikalia)), Ulan-Ude: BNTs SO RAN, 2005, 216 p.
- Panarin I.I., Mitrofanov D.P., Isaeva L.N., *Gornye lesa zony BAM* (Mountain forests of The Baikal–Amur Mainline zone), Novosibirsk: Nauka, 1980, 214 p.
- Peshkova G.A., *Rastitel'nost' Sibiri (Predbaikal'e i Zabaikal'e)* (Siberia Vegetation (Prebaikalia and Transbaikalia)), Novosibirsk: Nauka, 1985, 145 p.
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I., *Klimat i gornye lesa Yuzhnoi Sibiri* (Climate and montane forests of South Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1986, 224 p.
- Popov S.Y., Opyt sozdaniya geobotanicheskoi karty metodom diskriminantnogo analiza polevykh i distantsionnykh dannyykh (Experience of creating a geobotanical map using discriminant analysis of field vegetation description and remote sensing data), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2016, Vol. 13, No. 1, pp. 25–35.
- Puzachenko M.Yu., Chernenkova T.V., Assessment of the vegetation cover conditions for the central part of the Murmansk region based on field and remote sensing data, *Geography, Environment, Sustainability*, 2012, Vol. 5, No. 3, pp. 4–13.
- Rusyaeva G.G., Kratkii ocherk rastitel'nosti tsentral'noi chasti Baikalo-Patomskogo nagor'ya (A Brief Essay on the Vegetation of the Central Part of the Baikal-Patom Highlands), In: *Flora i rastitel'nost' vysokogorii* (Flora and vegetation of the uplands), Novosibirsk: Nauka, 1979, Vol. XIV, Issue 1, pp. 110–117.
- Rysin L.P., *Listvennichnye lesa Rossii* (Larch forests of Russia), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 343 p.
- Ryzhkova V.A., Danilova I.V., Korets M.A., Forest cover classification and geoinformation modeling of forest regeneration dynamics (based on the example of the southern part of Near-Yenisei Siberia), *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, Vol. 9, No. 6, pp. 692–701.
- Sochava V.B., *Geograficheskie aspekty sibirskoi taigi* (Geographic aspects of the Siberian taiga), Novosibirsk: Nauka, 1980, 256 p.
- Sochava V.B., Lukicheva A.N., K geografii kedrovogo stlanika (To the geography of Siberian dwarf pine), *Dokl. AN SSSR*, 1953, Vol. 90, No. 6, pp. 1163–1166.
- Sochava V.B., *Rastitel'nyi pokrov na tematicheskikh kartakh* (Vegetation cover on thematic maps), Novosibirsk: Nauka, 1979, 189 p.
- Sofronov A.P., Geobotanicheskoe kartografirovanie rastitel'nogo pokrova kotlovin severo-vostochnogo Pribaikal'ya (Geobotanical mapping of the vegetation cover in the basins of the north-eastern Cisbaikalia), In: *Geobotanicheskoe kartografirovanie* (Geobotanical mapping), Leningrad: Nauka, 2015, pp. 62–77.
- Sukachev V.N., *Rukovodstvo k issledovaniyu tipov lesa* (Guidelines to Researching Forest Types), Moscow-Leningrad: Gos. izd-vo s.-kh. i kolkhoz.-koop. lit-ry, 1931.
- 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.
- Tipy lesov Sibiri*, (Forest types of Siberia), Krasnoyarsk: Krasnoyarskii rabochii, 1969, Vol. 2, 280 p.
- Urbanavichyus G.P., *Spisok likhenoflory Rossii* (A checklist of the lichen flora of Russia), Saint-Petersburg: Nauka, 2010, 194 p.
- Vetaas O.R., Grytnes J.A., Distribution of vascular plants species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal, *Global Ecology and Biogeography*, 2002, No. 11, pp. 291–301.
- Vladimirov I.N., Sofronov A.P., Sorokovoi A.A., Kobylkin D.V., Frolov A.A., Structure of vegetation cover in the western part of the Upper-Angara depression, *Geography and Natural Resources*, 2014, Vol. 35, No. 2, pp. 143–151.
- Walter H., Breckle S.-W., *Okologische Grundlagen in globaler sicht*, Stuttgart: G. Fischer, 1991, 586 p.
- Wiesmair M., Otte A., Waldhardt R., Relationships between plant diversity, vegetation cover, and site conditions: implications for grassland conservation in the Greater Caucasus, *Biodiversity and Conservation*, 2017, Vol. 26, No. 2, pp. 273–291.
- Zorin Y.A., *Izostaziya i noveishaya struktura Baikalskoi riftovoi zony i sopredel'nykh territorii* (Isostasy and recent structure of the Baikal rift zone and adjacent territories), Moscow: Nauka, 1971, 168 p.

УДК 528.942

## ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ И КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ПОЧВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “СМОЛЕНСКОЕ ПООЗЕРЬЕ”<sup>1</sup>

© 2022 г. О. В. Шопина<sup>a, b, \*</sup>, М. И. Герасимова<sup>b, c</sup>, И. М. Бавшин<sup>a, d</sup>,  
В. Р. Хохряков<sup>a, d</sup>, И. Н. Семенов<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,  
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

<sup>b</sup>МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

<sup>c</sup>Почвенный институт им. В.В. Докучаева РАН, Пыжжевский пер., д. 7, стр. 2, Москва, 119017 Россия

<sup>d</sup>Национальный парк “Смоленское Поозерье”,  
ул. Гуревича, д. 19, Смоленская обл., Демидовский район, п. Пржевальское, 216270 Россия

\*E-mail: olashopina@gmail.com

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.

После доработки 25.12.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Национальный парк “Смоленское Поозерье” отличается значительной сложностью почвенного покрова. На отдельные участки его территории имеются крупномасштабные почвенные карты – результат предшествующих исследований с использованием классификации почв СССР 1977 г. Нами начаты работы по составлению почвенной карты национального парка масштаба 1 : 150000, изложены подходы к ее составлению и охарактеризованы особенности почвенного покрова рассматриваемой территории в системе современной классификации почв России. Исследование включало полевые работы на 7 ключевых участках (78 объектов) и составление почвенной карты. Легенда первой версии почвенной карты национального парка “Смоленское Поозерье” содержит 22 единицы (подтипов почв). Среди природных почв под хвойными лесами наиболее широко распространены подзолы, подбуры и грубогумусовые почвы отдела органо-аккумулятивных. Последние почвы встречаются под сосняками на озовых грядах и камовых холмах. Показано расширение ареала подзолов и подбуров под еловыми и мелколиственными лесами. Среди антропогенно-преобразованных почв преобладают дерново-подзолистые постагрогенные. Впервые на территории национального парка описаны серогумусовые почвы на междуречьях, торфяные мезотрофные почвы, палеоурбостратоземы древних городищ, агро- и постагрогенные почвы.

*Ключевые слова:* почвенный покров, дерево решений, краевая зона валдайского оледенения, альфегумусовые почвы, постагрогенные почвы, Sentinel-2, NDVI, старопашотные почвы.

DOI: 10.31857/S0024114822040088

Почвенные карты имеют важное научное, практическое и общеобразовательное значение. Для территорий со сложным почвенным покровом все еще актуально создание традиционных карт на основе сравнительно-географического метода (Докучаев, 1879) в сочетании с современными картографическими технологиями. Слож-

ность почвенного покрова национального парка (НП) “Смоленское Поозерье” определяется его положением в краевой зоне валдайского оледенения, следовательно, высокой мозаичностью почвообразующих пород, контрастами в увлажнении биоценозов озерных низин и озовых гряд, положением в переходной области между лесными биомами с участием широколиственных, хвойных и мелколиственных пород. Кроме того, территория НП длительное время подвергалась разнообразным антропогенным воздействиям.

Для территории НП, несмотря на длительную историю почвенных исследований, отсутствует средне- или крупномасштабная почвенная карта, как и описания почвенных профилей с диагностикой почв в формате новой субстантивно-генетической классификации (Полевой определи-

<sup>1</sup> Исследование выполнено в рамках проекта РНФ № 21-74-20171 (интерпретация результатов), поддержано МГУ им. М.В. Ломоносова, НИР № 1.4 “Антропогенная геохимическая трансформация компонентов ландшафтов” и Междисциплинарной научно-образовательной школой “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды” (полевые работы) и Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2020-805; диагностика почв). При подборе объектов исследования использованы материалы, предоставленные Центром коллективного пользования “Геопортал” (МГУ имени М.В. Ломоносова).

тель ..., 2008), использование которой позволяет учитывать разнообразие органо- и гумусово-аккумулятивных почвенных горизонтов (зависящих от фитоценозов) и характер антропогенных модификаций лесных почв.

Цель работы – составление первой версии почвенной карты национального парка “Смоленское Поозерье” и выявление характерных особенностей почвенного покрова.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

### *Общие особенности территории*

Национальный парк “Смоленское Поозерье” общей площадью 1.46 тыс. км<sup>2</sup> расположен в пределах Западно-Двинской низменности с абсолютными высотами 180–240 м (северо-западная часть Смоленской области).

Девонские доломиты, доломитизированные известняки с прослоями мергелей, глин, местами с гипсом являются коренными породами на большей части НП (Кочергин, 2002). Среди ледниковых отложений морены московского времени имеют наибольшую мощность – от 10 до 80 м – и представлены красно-бурыми валунными бескарбонатными суглинками и супесями. В юго-восточной части НП на территории Духовщинской моренно-эрозионной возвышенности они являются почвообразующими породами. На территории Слободской холмисто-моренной возвышенности морена практически повсеместно перекрыта флювиогляциальными песками. Здесь широко распространены озовые гряды (состоящие из отложений псков, гравия и галечника) и камовые холмы (сложенные песками, суглинками и супесями часто с ненарушенным залеганием пластов), приуроченные часто к окраинам озерных котловин. Зандровые и озерно-ледниковые тонкозернистые и иловатые пески мощностью от 1–2 до 10 м являются преобладающими почвообразующими породами на Аржатско-Ельшанской озерно-ледниково-зандровой низине в северо-восточной части НП (Комплексное изучение ..., 1995). К ним приурочены и наиболее крупные торфяники в восточной части НП с торфами разной степени разложения и ботанического состава, а также плотные илы и сапропели (Кочергин, 2002).

В Смоленском Поозерье, как и во многих послеледниковых ландшафтах северо-запада России, широко распространены двучленные и многочленные отложения – почвообразующие породы зональных дерново-подзолистых почв. В результате почвы имеют двучленный или многочленный профиль: супесь на морене, суглинок на морене, супесь на песке, суглинок на песке, супесь–песок–морена.

Согласно карте биомов России, НП относится к равнинному гемибореальному широколиствен-

но-хвойному и мелколиственно-лесному биому, Смоленско-Приволжской широколиственно-лесной подзоне. Леса занимают 74% территории НП. Наиболее распространены на территории НП мелколиственные леса (40% лесных угодий), 26% занимают сосняки и 23% еловые леса (Растительность и почвы ..., 2003). Согласно оценкам Д.В. Ершова с соавторами (2020) на 2018 год бореально-неморальные черничные еловые леса занимали 3.1% площади НП, заболоченные ольшаники – 2.8%, дубово-липовые леса – 2.5%. Наименее представлены на территории исследования сосновые и елово-сосновые брусничные леса (1.4%) (Ершов и др., 2020). Всего 40% лесопокрываемой площади приходится на хвойные породы: ель обыкновенную (*Picea abies*) и сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris*) соответственно 28 и 12% (Растительность и почвы ..., 2003). В остальной части преобладают мелколиственные: береза повислая (*Betula pendula*) – 31%, осина обыкновенная (*Populus tremula*) – 10%, ольха черная (*Alnus glutinosa*) – 17%. Только 0.6% площади НП занято широколиственными породами: дубом черешчатым (*Quercus robur*), ясенем обыкновенным (*Fraxinus excelsior*), кленом остролистным (*Acer platanoides*) и липой сердцевидной (*Tilia cordata*) (Кочергин, 2002; Растительность и почвы ..., 2003). В пределах НП площадь болот уменьшается в ряду: низинные – верховые – переходные (Растительность и почвы ..., 2003).

Самые ранние следы человеческой культуры в НП датируются 7–2 тыс. лет до н. э. (не менее 11 неолитических стоянок каменного века), известно 17 укрепленных поселений железного века, самые крупные – Вержавск и Баклановское – существовали в X в. до н. э.–XVII в. н. э. и V в. до н. э.–I век н. э. соответственно (Косенков, 2009; Косенков, Колбовский, 2012). Раннее средневековье представлено в НП не менее чем 10 селищами, 2 поселениями и 3 курганами группами (Кочергин, 2002). По НП пролегали древние волоки, и, по свидетельству летописей, местность была “густо населена и безлесна” (Алексеев, 1924). На территории НП всегда преобладали малые поселения. В XX в. в его границах располагалось около 160 деревень, из которых до наших дней сохранилось не более 90. Среди них многие состоят из 3–4 дворов (Королева и др., 2018). Население значительно уменьшилось после Великой Отечественной войны и объявления многих поселений “бесперспективными” в хрущевское время. Особенно быстрое вымирание деревень наблюдалось в постсоветский период (Кочергин, 2002). Забрасывание пахотных земель привело к началу формирования восстановительных агрогенных сукцессий на залежах в разных условиях. Так, в пределах Аржатско-Ельшанской водно-ледниковой низины в составе молодняков преобладает береза. На существовавших в довоенные

годы пашнях и выгонах сформировались осиново-березовые леса, в подросте которых доминирует ель, выходящая во 2-й ярус. Местами заметное участие в подросте имеют липа и клен остролистый. В подлеске обычно преобладает лещина. На песчаных почвах восстановление древесной растительности может начинаться с сосны, березы и даже ели, на суглинистых — с серой ольхи или березы (Королева и др., 2018). На территории НП (до его создания) также проводилась промышленная рубка леса, она началась во второй половине XVIII в. и продолжалась в течение XIX–XX вв. (Королева и др., 2018) вплоть до создания НП 15 апреля 1992 г. постановлением Правительства Российской Федерации № 247. Особенно существенные изменения пришлось на послевоенный период (Кочергин, 2002).

#### *Объекты детальных исследований*

В семи основных геоморфологических районах НП выбрано по одному ключевому участку (рис. 1), которые различались также историей землепользования. Всего заложено 78 почвенных разрезов и буровых скважин. Ключевые участки характеризуют следующие территории: *Песчаная ледниково-аккумулятивная гряда* со следами недавней распашки на южном берегу оз. Сапшо (I) и старопахотными землями на междуречье озер Чистое и Рытое (II); *Суглинисто-песчаная ледниково-аккумулятивная гряда* на старопахотных землях на южном берегу оз. Лошамье (III) и в окрестностях д. Рибшево (IV); *Песчаная задровая равнина* местами со следами недавней распашки в северной части НП в окрестностях д. Гончарово (V); *Песчаная моренно-эрозионная возвышенность* с московской мореной и старопахотными землями в юго-восточной части НП (окрестности д. Матвеево) (VI); *Суглинисто-песчаная ледниково-аккумулятивная гряда* на междуречье озер Поганое и Городище (окрестности древнего городища Вержавска) (VII).

Ключевые участки выбраны с учетом информации с почвенных карт совхозов, существовавших на территории НП (масштаба 1 : 10000, 1 : 50000), а также топографической, геоморфологической карт, карты четвертичных отложений и плана лесоустройства (1 : 150000) (табл. 1). Используются также снимки со спутника “Sentinel-2”.

Диагностика почв и почвенных горизонтов выполнена в соответствии с актуальными российскими подходами (Шишов и др., 2004; Полевой определитель ..., 2008; Хитров, Герасимова, 2021). Изучены следующие группы почв: (1) альфегумусовые (подзолы и подбуры) под хвойными и смешанными лесами на флювиогляциальных супесях и песках; (2) органо-аккумулятивные (серо- и грубогумусовые) под лугами, хвойными, смешанными, мелколиственными лесами на

флювиогляциальных супесях и песках; (3) органические и глеевые почвы болот и переувлажненных территорий под болотной, влажнотравной луговой растительностью и хвойными моховыми лесами; (4) аллювиальные почвы заливных лугов на аллювиальных карбонатных и бескарбонатных песках; (5) агропочвы и постагрогенные почвы пашен, залежей, мелколиственных и хвойно-мелколиственных лесов на породах различного генезиса и гранулометрического состава; (6) сконструированные (антропогенные) почвы селищ и городищ.

#### *Методика составления почвенной карты*

Для составления почвенной карты данные обрабатывали в несколько этапов в пакетах “ArcGIS 10” и “QGIS 3”. На первом этапе использованы данные предшественников (10 точек П.С. Зеленковского и 16 из (Растительность и почвы ..., 2003)) и собственные описания, установлены взаимосвязи между почвами и ландшафтными характеристиками. На втором этапе отобраны данные для составления карты согласно факторно-генетическому подходу и определены градации факторов (табл. 1), которые могут быть использованы для построения почвенной карты. Третий этап включал обработку полученных данных. Почвенные карты совхозов привязаны, оцифрованы и применены для характеристики гранулометрического состава верхнего почвенного горизонта. Территории, использовавшиеся в земледелии (состояние с 1975 г.), выделены по топографическим картам Генерального штаба, данным OpenStreet-Maps и дистанционного зондирования.

Для выделения территорий с преобладающими хвойными лесами по паре “зимний-летний” использованы снимки Sentinel-2 от 11.06.2020 и 11.02.2021 и рассчитан индекс NDVI. На зимнем снимке выделены участки со значениями NDVI, превышающими 0.6 как показатель хвойных лесов. В связи с попаданием в выборку помимо хвойных лесов отдельных участков болот по летнему снимку выделены лесные (NDVI > 0.7) и нелесные территории. Наконец, хвойные леса отделены от лиственных как территории с NDVI на зимнем и летнем снимке >0.6 и 0.7 соответственно (Черепанов, Дружинина, 2009).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На территории национального парка диагностированы природные и антропогенно-преобразованные почвы 22 подтипов, относящиеся к 6 отделам по современной классификации почв России (2004, 2008).

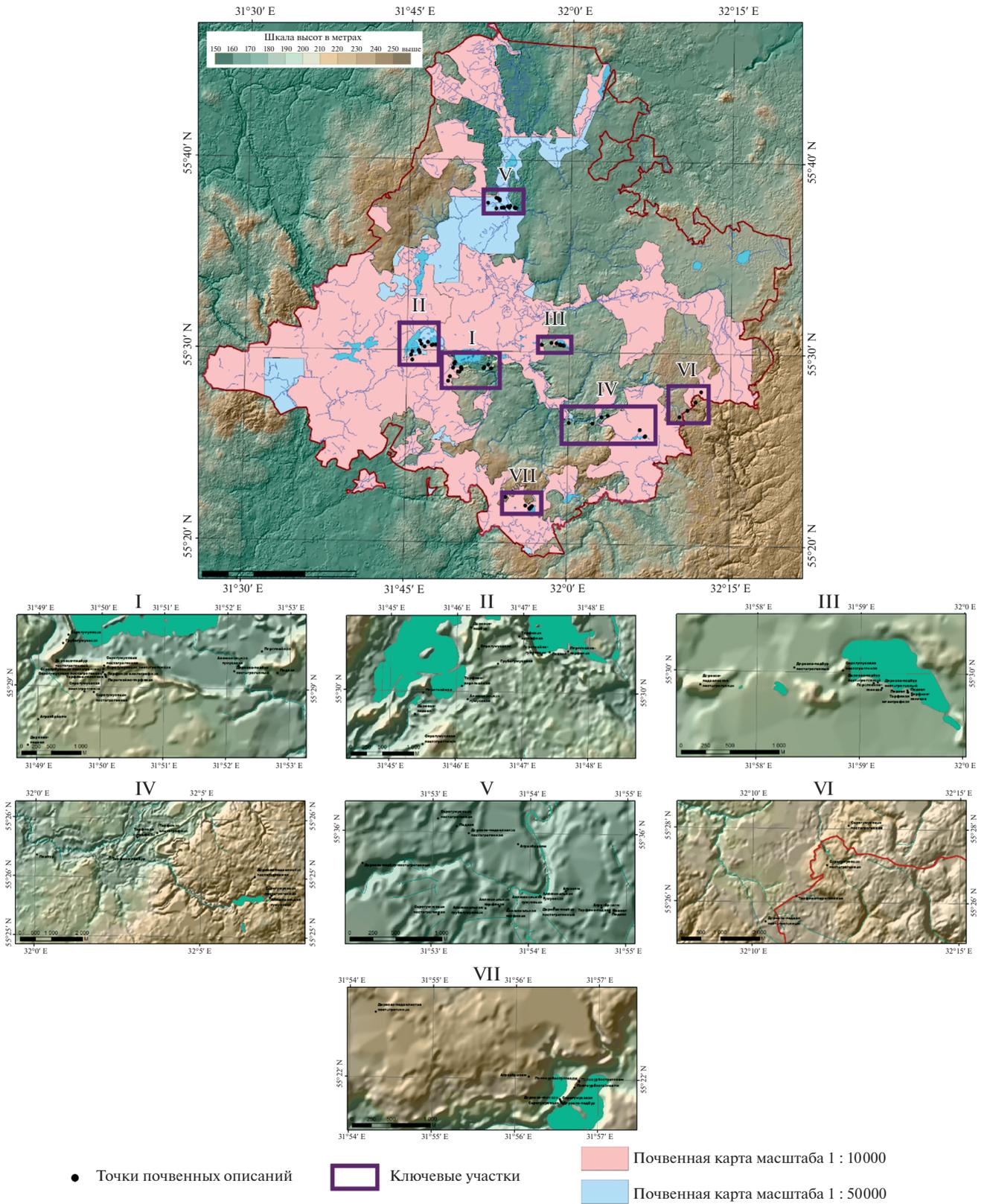


Рис. 1. Карта фактического материала и территории, на которые имеются почвенные карты 1 : 10000 и 1 : 50000 масштаба.

Таблица 1. Используемые пространственные данные

Фактор	Пространственные данные	Год	Масштаб	Автор	Используемые данные
Рельеф	Цифровая модель рельефа (классификация Landforms)	2017	1 : 150000	И.М. Бавшин	Выделение долин, междуречий, озовых гряд и камовых холмов
Геология	Карта четвертичных образований	1972	1 : 200000	Э.Е.Лехт, Геологическое управление центральных районов	Поймы, озовые гряды и камовые холмы
Почвообразующие породы	Почвенные карты совхозов	1982–1992	1 : 10000, 1 : 50000	ВНИИГиМ и институт “Центргипрозем”	Гранулометрический состав почв, генезис почвообразующих пород
Растительность	Карта лесопользования	2015	1 : 100000	Филиал ФГУП “РОС-ЛЕСИНФОРГ” “ЗАПЛЕСПРОЕКТ”	Преобладающие породы
	Данные по болотам OSM	1995	-	И.М. Бавшин	Расположение и типы болот
	Паспорта торфяников	1955–1993	-	Торффонд ГУЦР	Тип болот
	Данные по лугам из OSM	1995	-	И.М. Бавшин	Нелесные территории (с/х угодья)
	Топографическая карта	1975	1 : 50000	Генеральный штаб	С/х угодья
	Индекс NDVI	2020–2021	-	О.В. Шопина	Хвойные/не хвойные леса

### Альфегумусовые почвы

Природные альфегумусовые почвы представлены наиболее широко (>40% площади НП; табл. 2). Во всех почвах этой группы с поверхности залегает лесная подстилка О (4–6 см) либо торфяной горизонт Т (мощностью до 50 см). Органические горизонты сменяются серо-гумусовым горизонтом АУ (~20 см) в дерново-подзолах и дерново-подбурах, в типичных подзолах – белесым (10YR 7/2) подзолистым горизонтом Е (5–20 см), а в дерново-подбурах – сразу иллювиальным альфегумусовым горизонтом (ВНФ). Все описанные нами подбуры имели признаки оподзоленности. В зависимости от условий увлажнения альфегумусовый горизонт представлен темно-бурым с кофейным оттенком (7.5YR 5/8) иллювиально-гумусово-железистым горизонтом ВНФ мощностью 7–10 см при повышенном увлажнении либо в более сухих условиях – охристым (6.5YR 6/8) иллювиально-железистым горизонтом ВФ (30–40 см), переходящим в песчаную почвообразующую породу.

Альфегумусовые почвы распространены в разнообразных ландшафтах в пределах холмистой моренной равнины и зандровой низины на вершинах и склонах озов, камов, моренных холмов. Подзолы формируются на возвышенных элемен-

тах рельефа (в верхних звеньях катен) на флювиогляциальных песках под: (1) сосновыми (*Pinus sylvestris*) лесами, (2) мелколиственно-сосновыми (береза (*Betula pendula*), осина (*Populus tremula*), ольха (*Alnus glutinosa*)) лесами, (3) мелколиственно-еловыми (*Picea abies*) лесами.

Торфяно-подзолы встречаются под еловыми и сосново-еловыми заболоченными моховыми лесами. Дерново-подзолы встречаются на флювиогляциальных песках под мелколиственно-сосновыми лесами. Среди подтипов подзолов отмечены грубогумусированные, постпирогенные, оруденелые, поверхностно-турбирванные (на искорях), потечно-гумусовые.

Подбуры иллювиально-железистые представлены как типичными, так и торфяно-подбурами избыточно влажных местообитаний. Они встречаются на песчаных и супесчаных породах под еловыми, сосновыми лесами. Дерново-подбуры иллювиально-железистые встречаются на водораздельных пространствах под мелколиственными и еловыми лесами.

По итогам собственных полевых работ и анализа литературы и картографических источников не удалось установить однозначного соответствия между конкретным древесным сообществом и ас-

**Таблица 2.** Почвы Смоленского Поозерья, “формулы” их профиля и соответствующая им растительность

Почвы	Система горизонтов	Растительность
<b>Альфегумусовые</b>		
Подзолы иллювиально-(гумусово)-железистые	O-(ao)-E-(BHF)-BF-C	Сосновый с подростом ели орляково-зеленомошный лес Сосняк бруснично-зеленомошный Ельник разнотравно-зеленомошный Березово-еловый чернично-зеленомошный лес Березово-дубово-рябиновый мертвопокровный лес Елово-березовый зеленомошный лес
Торфяно-подзолы иллювиально-железистые	T-E-BF-C	
Дерново-подзолы иллювиально-(гумусово)-железистые	O-AU-E-(BHF)-BF-C	Мелколиственно-сосновый папоротниково-вейниковый лес Ельник с осинкой и кленом плауно-зеленомошный Ельник с примесью березы
Подбуры иллювиально-(гумусово)-железистые	O-(ao)-e-(BHF)-BF-C	
Торфяно-подбуры иллювиально-железистые	T-BF-C	Сосняк бруснично-зеленомошный
Дерново-подбуры иллювиально-(гумусово)-железистые	O-AU-(BHF)-BF-C	Ельник кислично-зеленомошный Березовый с сосной разнотравно-злаковый лес
<b>Органо-аккумулятивные</b>		
Серогумусовые	AU-C	Сосново-березовый злаковый лес Сосняк с березой и елью лещиново-кисличный Елово-осиново-кленовый лещиново-кисличный лес Крапивный луг
Грубогумусовые	ao-C	Сосняк с подростом ели чернично-зеленомошный Ельник с березой и сосной лещиново-кисличный Сосново-еловый лещиново-кисличный лес
Перегнойные	(T)-H-Cg	Черноольхово-еловый папоротниково-зеленомошный лес Сероольшаник кислично-зеленомошный Черноольшаник камышовый Камышово-осоковое болото с березой Злаково-осоково-ивовое болото
<b>Торфяные</b>		
Торфяные олиготрофные	TO-tt-G	Кислично-сфагновое болото с сосной
Торфяные эутрофные	TE-G	Сосняк багульниково-сфагновый Елово-черноольховый крапивно-гравилатовый лес Березовое злаково-сфагновое болото
Торфяные мезотрофные	TM-G	Сосновый с подростом ели сфагновый лес
<b>Глеевые</b>		
Перегнойно-глеевые	H-G	Ольхово-березовый с подростом ели папоротниково-вейниково-зеленомошный лес
Торфяно-глеевые	T-G	Сосняк кустарничково-осоково-сфагновый Елово-сосновый осоково-черничный зеленомошно-сфагновый лес
Дерново-глеевые	AU-G	Ольшаник с примесью клена осоково-крапивный
<b>Аллювиальные</b>		
Аллювиальные гумусовые	AU-C-[AU]	Вязово-березово-еловый лес Сероольшаник крапивный Сероольшаник крапивно-хвощово-злаковый Злаковый луг
Аллювиальные грубогумусированные	AO-C	Черноольшаник хвощово-папоротниково-крапивный

Таблица 2. Окончание

Почвы	Система горизонтов	Растительность
Аллювиальные торфяные	T–C	Ивняк с примесью серой ольхи разреженно-осоковый Пойменное осоковое болото
Аллювиальные перегнойные	H–C	Крапивный луг
<b>Агропочвы</b>		
Агроземы иллювиально-железистые	P–BF–C	Березово-ивовый разнотравно-вейниковый лес Агроценоз
Агрообраземы иллювиально-железистые	PВ–BF–C	Осоковый луг Вейниковый луг Подсеваемый луг Агроценоз
Агроземы текстурно-дифференцированные	P–BEL–BT–C	Разнотравно-злаковый луг Агроценоз
Агрообраземы текстурно-дифференцированные	PВ–BT–C	Подсеваемый луг Агроценоз
<b>Постагrogenные</b>		
Дерново-подзолистые постагrogenные (реградированные)	O–(Wao)–AYpa–EL–BT–C	Мелколиственно-еловый лещиново-разнотравный лес Елово-мелколиственный разнотравно-кисличный лес Кленово-осиновый с липой и елью разнотравно-осоковый лес Березовый разнотравно-злаковый лес
Дерново-подбуры постагrogenные (реградированные)	O–(Wao)–AYpa–BF–C	Ельник с примесью осины и березы бруснично-черничный Березово-еловый с подростом клена медунично-копытневый лес Березово-еловый кислично-зеленчуковый лес Березняк с подростом ели мертвопокровный Березняк злаковый Разнотравно-злаковый луг Вейниковый луг
Дерново-подзолы постагrogenные (реградированные)	O–(Wao)–AYpa–E–BF–C	Сосново-еловый с березой бруснично-зеленомошный лес
Серогумусовые постагrogenные (реградированные)	(Wao)–AYpa–C	Ельник зеленомошный Ельник с сосной бруснично-зеленомошный Сосново-березово-еловый с подростом клена чернично-кисличный лес Березово-еловый (с сосной) кислично-зеленомошный лес Березняк злаковый Березняк с подростом ели вейниковый Березовый с осинкой разнотравно-злаковый лес Липняк мертвопокровный Липняк злаково-снытевый Разнотравно-злаковый луг Злаковый луг
<b>Сконструированные</b>		
Палеоурбостратоземы	UR1–UR2–[AY,BF]tr–C	Березово-осиновый с подростом клена разнотравно-злаковый лес Березово-осиновый с подростом клена хвощово-снытевый лес

социированным с ним одним (под)типом альфегумусовых почв. В классической почвенной литературе описывается развитие подзолов преимущественно под сосновыми лесами (Апарин и др., 1981), а в геоботанических работах указывается возможность развития ельников на песчаных отложениях (Рысин, Савельева, 2002). В связи с этим на итоговой почвенной карте подзолы и подбуры выделены под лесами с преобладанием хвойных, в то время как дерново-подзолы и дерново-подбуры отмечены под лесами с преобладанием мелколиственных и широколиственных пород.

#### *Органо-аккумулятивные почвы*

На территории Смоленского Поозерья описано 3 типа органо-аккумулятивных почв (табл. 2) на песчаных породах.

*Серогумусовые и грубогумусовые* почвы имеют сходное строение профилей и отличаются степенью разложения органических остатков – формами гумуса. В серогумусовых почвах имеется мощный (до 20 см), хорошо переработанный почвенной мезофауной горизонт АУ, в то время как у грубогумусовых почв верхний горизонт АО представлен темным материалом (10YR 2/2) типа “лесной модер” мощностью до 10 см. Грубогумусовые почвы встречаются в сухих условиях на однородных песках на вершинах и склонах отдельных озовых гряд под сосновыми и березово-сосновыми лесами, на моренной равнине – под мелколиственно-хвойными лесами. Серогумусовые почвы развивались на склонах отдельных оз и камов и на озерных террасах со слоистыми песками.

В *перегнойных и торфяно-перегнойных почвах* органические горизонты Т (до 50 см) и Н (более 35 см) могут разделяться на подгоризонты по цвету и степени разложения органических остатков. В профиле под торфяным горизонтом выделяется перегнойный горизонт Н, имеющий наибольшую мощность, черный (2.5N) или темно-коричневый цвет (5YR 3.5/2), мажущий, с высоким содержанием органического вещества. Избыточное увлажнение проявляется в оглеении минеральных горизонтов и почвообразующей породы.

Таким образом, для серо- и грубогумусовых почв Смоленского Поозерья, кроме наиболее частой приуроченности к суходольным заболоченным лугам, характерно распространение под мелколиственно-хвойными лесами на междуречьях.

#### *Торфяные почвы*

Торфяные почвы приурочены к болотам и озерным террасам с болотной растительностью либо заболоченным ельникам и сосновым редколесьям и диагностируются по наличию в профиле торфяного горизонта Т мощностью более 50 см. Торфяные почвы на территории Смоленского

Поозерья представлены тремя типами. По характеру горизонта Т они разделены на торфяные олиготрофные с горизонтом Т из сфагновых мхов и торфяные эутрофные, в которых он образован преимущественно травянистыми остатками. Кроме того, выделяются торфяные мезотрофные почвы, имеющие торф переходного типа (Шишконова и др., 2020). Все изученные нами торфяные почвы Смоленского Поозерья имели горизонт Н либо большое количество сильно разложившегося растительного материала, что позволяет отнести их к перегнойно-торфяному подтипу.

#### *Глеевые почвы*

Среди глеевых почв в “Смоленском Поозерье” нами описано 3 типа (табл. 2), а также переходные варианты: торфяно-перегнойно-глеевые и перегнойно-гумусово-глеевые. Все глеевые почвы развиваются в условиях постоянного переувлажнения в пределах краевых зон болот, озерных террас и подножий склонов под заболоченными сосновыми и еловыми лесами и редколесьями, а также под мезофитными лесами с хорошо развитым моховым покровом в связи с близким залеганием грунтовых вод. Все глеевые почвы развивались на песчаных породах и имели горизонт АУ (до 20 см), Н (мощностью ≤35 см) либо Т (≤50 см), подстилаемый сизым (Gley 6/2Y) горизонтом G, который при улучшении аэрации приобретал окисленно-глеевый признак.

#### *Аллювиальные почвы*

В пределах речных пойм и затопляемых озерных террас под луговой суходольной (вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*)), влажнотравной (крапива двудомная (*Urtica dioica*)) и болотной растительностью (осока остро-видная (*Carex acutiformis*)) описаны аллювиальные почвы, верхний горизонт которых (АУ, Т, Н, часто с признаком ао) залегает на песчаных аллювиальных отложениях разной степени оглеения, ожелезнения и окисленности. В зависимости от характера верхнего горизонта аллювиальные почвы НП разделяются на: (1) аллювиальные гумусовые с мощным (до 30 см) горизонтом АУ темно-серого (10YR (3–4)/3) цвета, (2) аллювиальные грубогумусированные с темно-серым (5Y 2.5/1) горизонтом ао, (3) аллювиальные торфянистые и торфяные либо перегнойные при наличии горизонтов Т (~10 см) или Н (до 40 см) соответственно.

#### *Антропогенно-преобразованные почвы разных отделов*

Около трети территории НП в прошлом испытывало воздействие рубок и/или распахивалось, с чем связано широкое распространение антропо-

генно-преобразованных почв (рис. 3). В зависимости от характера использования территории и времени забрасывания пашни нами выделены следующие почвы: (1) агроземы и агрообраземы, распаиваемые в настоящий момент; (2) недавно заброшенные (до 10–15 лет назад) постагрогенные почвы; (3) давно заброшенные (более 15 лет назад) постагрогенные реградированные почвы; (4) палеоурбостратоземы древних поселений (ранний железный век – средневековье).

#### *Агроземы и агрообраземы*

В настоящий момент в связи с ограниченными возможностями ведения сельского хозяйства на территории НП агроземы и агрообраземы занимают наименьшую площадь среди (старо)пахотных почв.

*Агроземы* представляют собой почвы, в которых верхний гумусовый горизонт сильно переработан в результате распашки и внесения удобрений и преобразован в темный (7.5YR 4/3) пахотный горизонт P, мощность которого существенно превышает мощность природных гумусовых горизонтов, что связано с обработками и внесением органических удобрений. Под агрогоризонтом залегает срединный горизонт.

*Агрообраземы* – почвы, наиболее сильно преобразованные сельскохозяйственной деятельностью. В них верхние природные горизонты запаханы (в том числе часть срединных), сохранилась лишь небольшая нижняя часть срединного горизонта, и могут наблюдаться фрагменты почвообразующей породы, что происходит в случае изначальной малой мощности почвы. Профиль агрообраземов включает горизонт PB (горизонт полного перемешивания срединного и других почвенных горизонтов, а в отдельных случаях и почвообразующей породы). Агрообраземы распространены на поверхностях междуречий как с песчаными (иллювиально-железистые), так и с суглинистыми породами (текстурно-дифференцированные).

#### *Постагрогенные почвы*

К постагрогенным отнесены уже не возделываемые в момент наблюдения почвы с серогумусовым, постагрогенным горизонтом АУра, с ровной нижней границей и большей мощностью, чем у природных А-горизонтов. В постагрогенных почвах АУра достигал 40 см, а в природных горизонт АУ не превышал 20 см либо отсутствовал вовсе. В постагрогенных почвах сохранились срединные диагностические горизонты в своей природной последовательности. Постагрогенные почвы, как и агропочвы, встречаются на разных породах (песчаных и суглинистых), элементах рельефа (вершинах озовых гряд, поверхностях междуречий, пологих склонах) и под растительными

сообществами различных стадий агрогенной сукцессии: разнотравно-злаковыми лугами, мелколистными, хвойно-мелколистными и хвойными лесами.

*Постагрогенные текстурно-дифференцированные почвы.* Для дерново-подзолистых постагрогенных почв характерно наличие старопашотного горизонта мощностью до 35 см однородного палево-серого цвета (10YR 4/6), мелкокомковатого, образовавшегося в результате механического перемешивания горизонтов АУ и ЕL. Сохранность горизонта ВЕL позволяет диагностировать почвы как постагрогенные, а не агроземы. Свойства старопашотного горизонта позволяют определить почвы как проградированные, сохранившие эти свойства на заброшенных пашнях.

*Постагрогенные почвы из отдела альфегумусовых* представлены постагрогенными дерново-подбурами и дерново-подзолами. Были также описаны песчаные серогумусовые постагрогенные почвы. Их формирование может быть связано как с изначальной распашкой маломощных серо- и грубогумусовых песчаных почв либо с преобразованием из агрообраземов и агроземов в случае вовлечения срединных горизонтов в пахотный.

В некоторых постагрогенных почвах началась реградация, то есть восстановление естественного гумусового горизонта, что проявляется в развитии маломощного (до 4 см) горизонта грубого гумуса Wao (10YR 3/2) типа “лесной модер”.

#### *Антропогенные почвы*

На территории древнего городища Вержавска нами описаны палеоурбостратоземы – древние городские почвы с мощным культурным слоем на погребенных альфегумусовых почвах. Формирование почв предположительно пришлось на расцвет Вержавска в XI–XIII вв. (Косенков, Колбовский, 2012). Городище располагалось на вершине озовой гряды между озерами Поганое и Городище, в настоящее время занятой березово-осиновым разнотравно-злаковым лесом. Второе крупное древнее городище находится также на озовой гряде, на южном берегу озера Баклановское. По имеющимся археологическим разрезам здесь также можно предполагать развитие аналогичных высокогумусных почв. Основными занятиями населения, жившего на городищах, были земледелие и скотоводство, дополнявшиеся охотой и рыбной ловлей, что подтверждается предметами, найденными в культурном слое (Косенков, 2009).

Палеоурбостратоземы имели два верхних насыпных горизонта (UR) мощностью 54 см, черные с буроватым оттенком (Gley1 2.5/10), отличались по структуре (верхний комковато-зернистый, нижний – крупно-комковато-ореховатый).

Оба горизонта имеют высокое содержание органического вещества и хорошо оструктурены. В них встречаются включения гравия и других насыпных материалов, а также артефакты. За ними следовал горизонт перемешанных АУ и ВF. В других палеоурбостратоземах городища Вержавска под насыпной толщей залежали профили погребенных подбуров. Очевидно, что городища располагались в наиболее “сухих” местообитаниях — ареалах альфегумусовых почв.

### *Почвенная карта*

По результатам анализа литературных и собственных материалов установлены основные закономерности в строении почвенного покрова, что позволило составить схему правил картографирования и первую версию почвенной карты на территорию НП “Смоленское Поозерье” (рис. 2–4).

Наибольшую площадь в пределах НП (преимущественно на севере и в центре) занимают ареалы подзолов иллювиально-железисто-гумусовых под хвойными (еловыми и сосновыми) лесами. Вместе с ними под хвойными лесами с разнообразным по составу и степени развития подлеском встречаются подбуры оподзоленные. За счет ослабления альфегумусового процесса, богатого основаниями опада и нейтральной слабощелочной реакцией среды почвообразующих пород, формируются грубогумусовые почвы со слабыми признаками горизонта ВF (грубогумусовые ожелезненные). Кроме того, на этих территориях sporadически встречаются участки суглинистых и многочленных отложений с подзолистыми почвами.

По западной и южной границе НП выделяют ареалы дерново-подзолов и дерново-подбуров. На флювиогляциальных песках под смешанными и широколиственными лесами встречаются дерново-подзолы иллювиально-гумусово-железистые, а по областям с богатым подлеском — подбуры иллювиально-железистые. Так же, как и на предыдущем участке, здесь локально встречаются породы суглинистого состава с дерново-подзолистыми почвами.

По сравнению с песчаными участками, не распахиваемые суглинистые и многочленные почвы занимают существенно меньшую территорию и широко встречаются лишь в юго-восточной и центральной частях НП, а также фрагментарно — в западной, преимущественно под смешанными и широколиственными лесами и существенно реже — под хвойными. В пониженных элементах рельефа и при наличии контактного оглеения на многочленных породах встречаются глеев(ат)ые варианты (дерново-)подзолистых почв.

Постагрогенные почвы наиболее широко распространены в западной и центральной части НП, встречаясь локально на юге, севере и востоке. Сре-

ди постагрогенных почв наиболее часто встречаются дерново-подзолистые постагрогенные и реградированные, что объясняется первоочередным освоением наиболее плодородных почв, приуроченных к суглинистым материнским породам. Также отмечены дерново-подбуры и серогумусовые песчаные постагрогенные (реградированные) почвы под разнообразной растительностью от закустаренных залежей до широколиственно-хвойных лесов.

Торфяные почвы представлены олиготрофными, мезотрофными и эутрофными. Они наиболее распространены в северной и северо-западной части НП, в пределах задровой равнины, а также sporadически встречаются по всей его территории.

В отдельную группу можно выделить мелкоконтурные комбинации (сочетания и вариации) почв озовых гряд и камовых холмов на флювиогляциальных песках и супесях. Они наиболее широко распространены в холмисто-моренной (южной) части НП. Формируются почвенные комбинации по мезорельефу трех типов:

1. Под хвойными лесами на вершинах гряд распространены подзолы иллювиально-железистые, которые на склонах и подножиях сменяются торфян(ист)о-подзолами иллювиально-железистыми.

2. Под смешанными и широколиственными лесами на вершинах и склонах северной экспозиции распространены дерново-подзолы либо дерново-подбуры иллювиально-железистые, а на склонах южной экспозиции серо-гумусовые почвы.

3. В центральной части НП на самых высоких грядах под смешанными и хвойными лесами на вершинах и склонах северной экспозиции распространены грубогумусовые почвы, на склонах южной экспозиции — серогумусовые почвы.

По участкам пойм рек и озерных террас (проточных озер) развиваются аллювиальные почвы: (1) гумусовые — на пойменных заливных лугах; (2) перегнойные и грубогумусовые — под пойменными лесами (преимущественно ивняками и черноольшаниками); (3) торфян(ист)ые заболоченных лугов и пойменных болот; (4) отдельно выделяются перегнойные почвы под черноольшаниками, произрастающими на крупных переувлажненных террасах озер, например, Сапшо и Щучье.

Некоторые пойменные почвы представлены гумусовыми постагрогенными. Наименьшую площадь занимают засеваемые в настоящий момент поля с агроземами и агрообразедами, например, в районе поселка Баклановское, к югу от озера Сапшо и к югу от поселка Городище.

Наконец, единично встречаются палеоурбостратоземы древних поселений в районе городища Вержавска и селища на южном берегу Баклановского озера, а также торфоземы осушенных болот Лопатинский и Низовский мох.

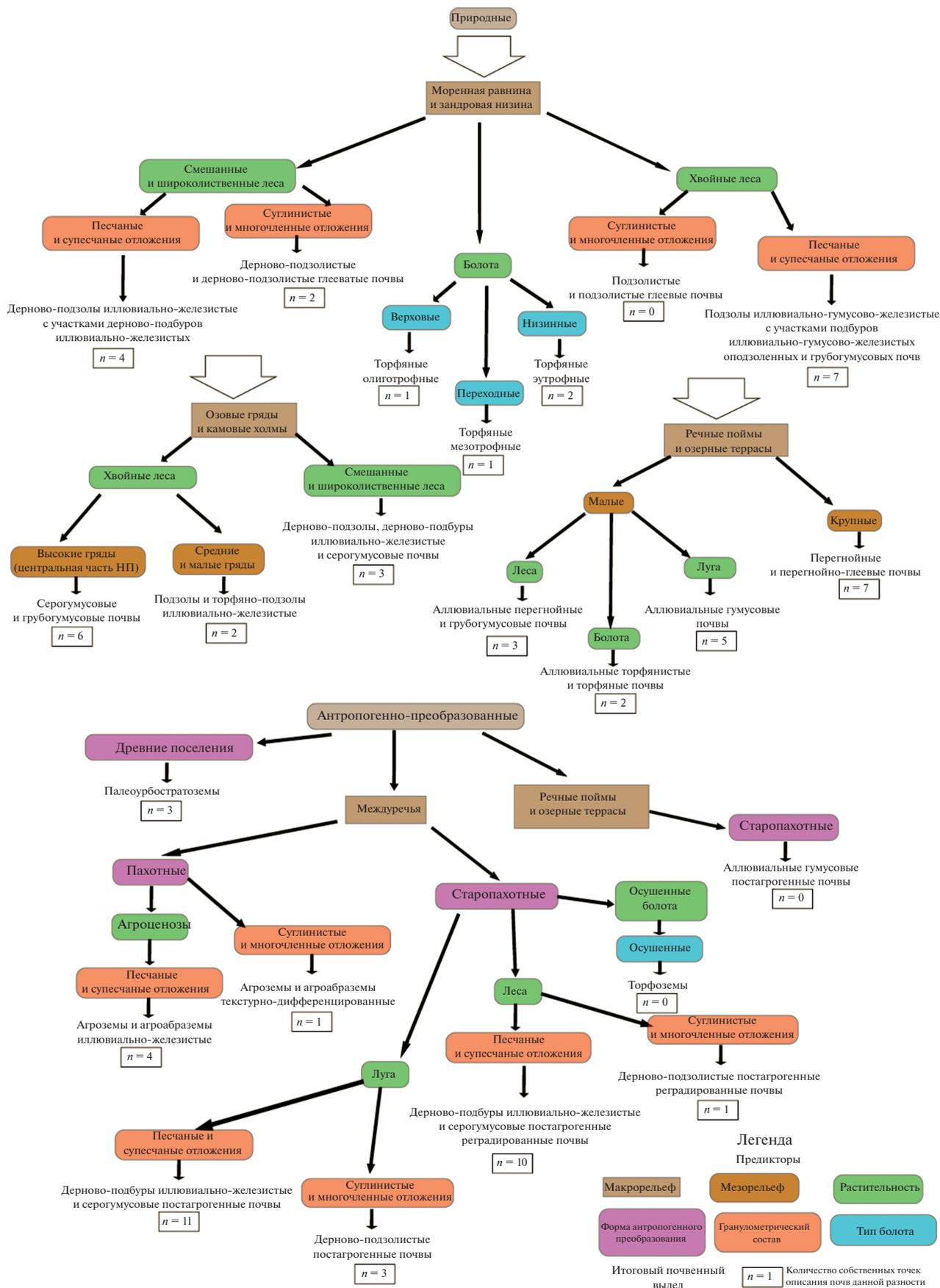


Рис. 2. Дерево правил картографирования.

*Сравнительный анализ*

Состав почвенного покрова НП “Смоленское Поозерье” имеет сходство с почвенным покровом заповедника “Керженский”, расположенного на территории Заволжского Полесья, где также преобладают легкие почвообразующие породы (Шопина и др., 2021) – флювиогляциальные пески и сосновые, елово-сосновые и хвойно-широколиственные леса, большая часть территории представлена зандровой равниной, как и северо-восточная часть НП “Смоленское Поозерье”. В почвенном покрове Керженского заповедника

преобладают дерново-подзолистые песчаные почвы (дерново-подзолы по КиДПР 2004, 2008), которые также распространены в восточной и южной частях НП “Смоленское Поозерье”. Кроме того, в Керженском заповеднике встречаются слабо развитые почвы борových песков, которые могут соответствовать описанным нами дерново-подбурам, серо- либо грубогумусовым почвам. В Керженском заповеднике они развиваются на эоловых формах рельефа, в Смоленском Поозерье – на ледниково-аккумулятивных (озы, камы). Так же, как и в Смоленском Поозерье, в Керженском

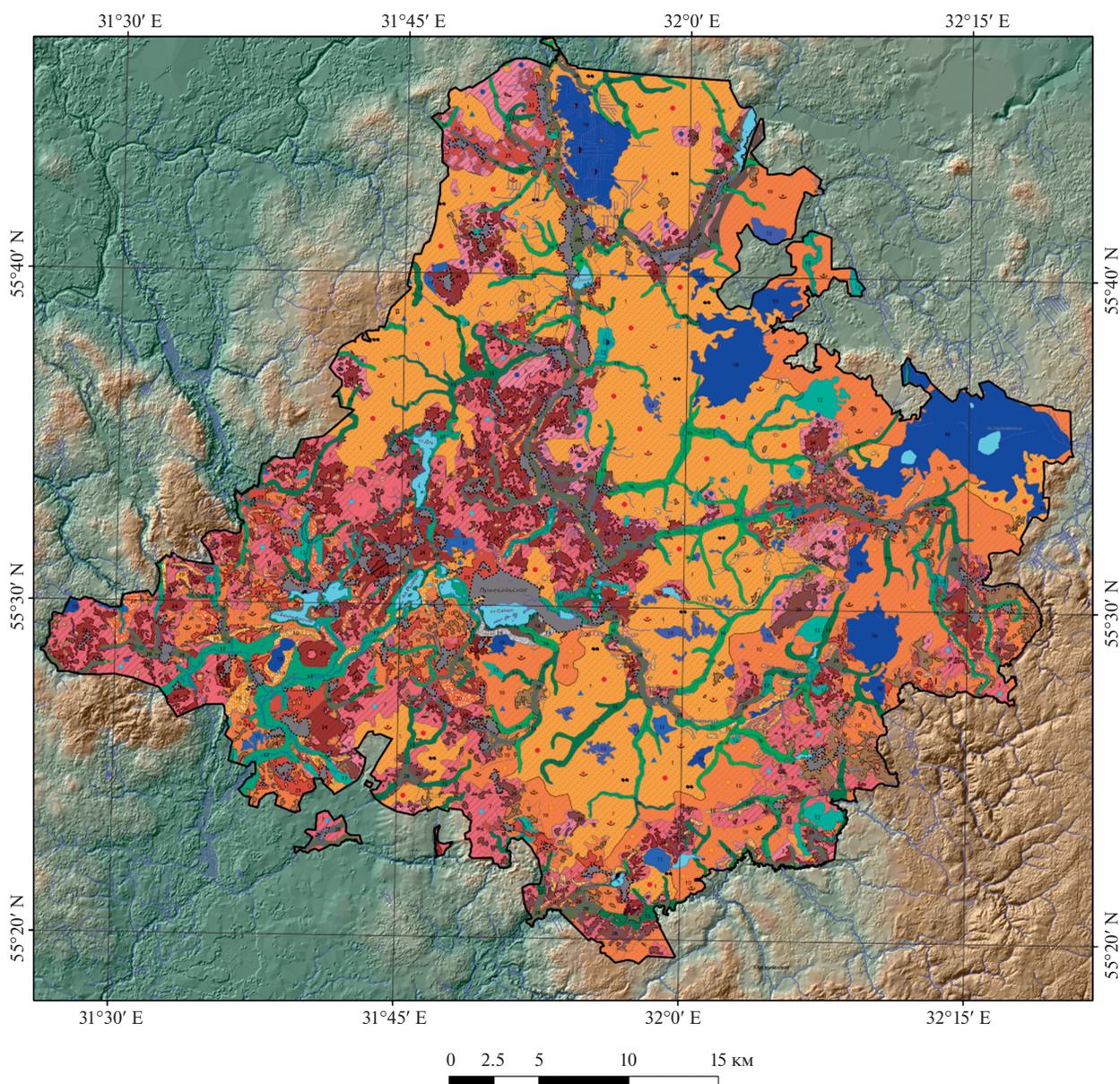


Рис. 3. Первая версия почвенной карты НП “Смоленское Поозерье”.

## Природные почвы

- |    |  |
|----|--|
| 1  | Подзолы иллювиально-гумусово-железистые              |
| 2  | Подбурь иллювиально-гумусово-железистые оподзоленные |
| 3  | Подзолистые  |
| 4  | Подзолистые глеевые                                  |
| 5  | Дерново-подзолы иллювиально-железистые               |
| 6  | Дерново-подбурь иллювиально-железистые               |
| 7  | Дерново-подзолистые                                  |
| 8  | Дерново-подзолистые глеевые                          |
| 9  | Грубогумусовые                                       |
| 10 | Торфяные олиготрофные                                |
| 11 | Торфяные мезотрофные                                 |
| 12 | Торфяные эутрофные                                   |
| 13 | Торфяные без разделения                              |
| 14 | Перегнойные и перегнойно-глеевые                     |
| 15 | Аллювиальные перегнойные и грубогумусовые            |
| 16 | Аллювиальные торфяные                                |
| 17 | Аллювиальные гумусовые                               |

## Мелкоконтурные сочетания почв озовых гряд и камовых холмов

- |    |   |
|----|---|
| 18 | Серогумусовые и грубогумусовые почвы  |
| 19 | Подзолы и торфяно-подзолы иллювиально-гумусово-железистые                     |
| 20 | Дерново-подзолы и дерново-подбурь иллювиально-железистые, серогумусовые почвы |

## Антропогенно-преобразованные почвы и сочетания

- |    |  |
|----|--|
| 21 | Агрозоемы и агрообраземы иллювиально-железистые (в том числе проградированные)                             |
| 22 | Агрозоемы и агрообраземы текстурно-дифференцированные (в том числе проградированные)                       |
| 23 | Дерново-подбурь иллювиально-железистые и серогумусовые постагрогенные почвы (в том числе проградированные) |
| 24 | Дерново-подзолистые постагрогенные и серогумусовые постагрогенные почвы (в том числе проградированные)     |
| 25 | Дерново-подбурь иллювиально-железистые и серогумусовые постагрогенные реградированные почвы                |
| 26 | Дерново-подзолистые постагрогенные реградированные и серогумусовые постагрогенные реградированные почвы    |
| 27 | Торфоземы  |
| 28 | Аллювиальные гумусовые постагрогенные  |
| 29 | Палеоурбостратоземы  |

## Гранулометрический состав

- |  |  |
|--|--|
|  | Песчаный и супесчаный  |
|  | Песчаный с участками суглинистого и частой смены гранулометрического состава |
|  | Суглинистый с участками частой смены гранулометрического состава             |

## Дополнительные обозначения

- |  |                   |
|--|-------------------|
|  | Реки              |
|  | Озера             |
|  | Населенные пункты |

Рис. 4. Легенда к почвенной карте НП “Смоленское Поозерье”.

заповеднике высока доля заболоченных территорий, в связи с чем в почвенном покрове присутствуют торфяные и оглеенные типы подзолов и различные глеевые почвы. Основными отличиями состава почвенного покрова в Смоленском Поозерье и Керженском заповеднике является отсутствие подзолов или подзолистых почв в последнем, несмотря на расположение в более северной подзоне южной тайги. Также в Керженском заповеднике не описано агро- и постагрогенных почв, присутствие которых делает почвенный покров Смоленского Поозерья значительно мозаичнее (Шейко, 2006). Вероятно, сходство почвенного покрова НП “Смоленское Поозерье” с другими ООПТ центральной России с преобладанием легких почвообразующих пород: Дарвинским заповедником, НП “Себежский”, “Угра”, “Завидо-

во”, “Плещеево озеро”. Но почвенные карты и работы с характеристикой почвенного покрова на данные территории отсутствуют.

Почвы, аналогичные палеоурбостратоземам (с мощным культурным слоем), описаны на территории археологических памятников Ленинградской (Староладожская крепость) (Апарин и др., 2007), Московской (Александровский, Александровская, 2009), Ярославской (поселение Песочное-1) областей (Александровский и др., 2011) и многих других районов Центральной России.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Смоленском Поозерье своеобразие почвообразующих пород, обилие аккумулятивно-ледниковых форм рельефа и высокая степень забо-

лоченности привели к формированию следующего состава почвенного покрова.

К хвойным лесам на флювиогляциальных песках зандровой низины и холмисто-моренной равнины приурочены подзолы с ярко выраженной дифференциацией профиля, подбуры при меньшей выраженности альфегумусового процесса либо грубогумусовые ожелезненные почвы при слабом проявлении альфегумусового процесса; к моренным суглинкам приурочены (дерново)-подзолистые почвы. Под смешанными и широколиственными лесами распространены дерновые альфегумусовые почвы с мощным горизонтом АУ.

Большим почвенным разнообразием отличаются озовые гряды и камовые холмы, на которых под хвойными лесами распространены подзолы, подбуры и грубогумусовые почвы. Под смешанными и широколиственными лесами — дерново-подзолы и дерново-подбуры, а на склонах южной экспозиции — серогумусовые почвы.

Слоистые аллювиальные почвы приурочены к пойменным ландшафтам малых рек и озерным террасам. На хорошо дренируемых участках формируются почвы с чередованием погребенных серогумусовых горизонтов и аллювия, в условиях переувлажнения — грубогумусовые, перегнойные и торфяные аллювиальные почвы.

Большая доля территории Смоленского Поозерья занята болотами с торфяными олиготрофными, мезотрофными и эутрофными почвами.

Природные закономерности состава почвенного покрова существенно преобразованы длительной историей антропогенного использования Смоленского Поозерья, что проявляется в формировании на междуречьях распахиваемых агроземов и агрообразов с пахотными горизонтами вместо природных серо- и грубогумусовых, постагрогенных заброшенных почв, в том числе проградированных: с мощным (до 35 см) старопашотным горизонтом, а также на местах древних поселений по вершинам гряд и холмов — палеобустратоземов с культурным слоем.

Основными предикторами в деревьях приняты решения, на основе которых составлена почвенная карта, были условия рельефа, гранулометрический состав и вовлеченность почв в сельскохозяйственное использование в настоящее время и в прошлом (до 1975 г). Типы леса имели второстепенное значение в связи с неочевидными почвенно-растительными связями на территории НП.

В наших исследованиях показано расширение ареала подзолов и подбуров, для которых отмечена приуроченность к еловым и мелколиственным лесам, а не только к сосновым, как это предполагалось ранее, а также грубогумусовых почв под сосновыми лесами на озовых грядах и камовых холмах. Впервые на территории НП описаны се-

рогумусовые почвы на междуречьях, торфяные мезотрофные почвы и палеобустратоземы.

Авторы благодарны М.Д. Богдановой за консультации и Е.Д. Николаеву за помощь в полевых работах, А.И. Бондарю за помощь при обработке данных, а также П.С. Зеленковскому за предоставленные почвенные описания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александровский А.Л., Александровская Е.И.* Результаты почвенно-геохимических исследований на раскопках Романова двора. Археология Романова двора: предыстория и история центра Москвы в XII–XIX вв. Материалы охранных археологических исследований. Т. 12. М.: ИА РАН, 2009. С. 176–195.
- Александровский А.Л., Воронин К.В., Александровская Е.И., Дергачева М.И., Мамонтова Д.А., Долгих А.В.* Естественнонаучные методы изучения многослойных доисторических памятников с гомогенным культурным слоем (на примере поселения Песочное-1 на озере Неро) // Археология Подмосковья: материалы научного семинара. Вып. 7. М.: ИА РАН, 2011. С. 11–25.
- Алексеев Я.Я.* Очерк растительности Смоленской губернии // Сельское хозяйство Смоленской губернии. 1924. С. 107–119.
- Апарин Б.Ф., Касаткина Г.А., Матинян Н.Н., Сухачева Е.Ю.* Красная книга почв Ленинградской области. СПб.: Аэроплан, 2007. 320 с.
- Апарин Б.Ф., Забоева И.В., Липкина Г.С.* Подзолистые почвы центральной и восточной частей европейской территории СССР (на песчаных почвообразующих породах). Л.: Наука, 1981. 200 с.
- Докучаев В.В.* Картография русских почв. СПб.: Типография Киришбаума, 1879. 114 с.
- Ершов Д.В., Гаврилюк Е.А., Тихонова Е.В., Браславская Т.Ю., Королева Н.В., Бавшин И.М., Груммо Д.Г., Судник А.В., Титовец А.В.* Вероятностная оценка распределения ключевых биотопов в лесах национального парка “Смоленское Поозерье” на основе спутниковых и топографических данных // Лесоведение. 2020. № 1. С. 17–34.
- Комплексное изучение состояния природы Смоленского Поозерья в целях охраны и рационального использования на момент организации в этом регионе национального природного парка / Под ред. Н.Д. Круглова. Смоленск: Смоленский государственный педагогический институт, 1995. 513 с.
- Королева Н.В., Тихонова Е.В., Ершов Д.В., Салтыков А.Н., Гаврилюк Е.А., Пугачевский А.В.* Оценка масштабов зарастания нелесных земель в национальном парке “Смоленское Поозерье” за 25 лет по спутниковым данным Landsat // Лесоведение. 2018. № 2. С. 83–96.
- Косенков Г.Л.* Городища раннего железного века национального парка “Смоленское Поозерье” // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2009. Т. 18. № 3. С. 47–53.
- Косенков Г.Л., Колбовский Е.Ю.* Периодизация и реконструкция истории освоения территории национального парка “Смоленское Поозерье” для целей типологии культурного ландшафта // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3. № 4. С. 232–238.
- Кочергин А.С.* Эколого-географические основы организации и управления территорией национального

парка (на примере национального парка “Смоленское Поозерье”): диссертация ... кандидата географических наук: 25.00.36. Смоленск, 2002. 233 с.

Огурева Г.Н., Леонова Н.Б., Булдакова Е.В., Кадетов Н.Г., Архипова М.В., Микляева И.М., Бочарников М.В., Дудов С.В., Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Мучник Е.Э., Урбанавичюс Г.П., Даниленко А.К., Румянцев В.Ю., Емельянова Л.Г., Леонтьева О.А., Романов А.А., Константинов П.А. Карта “Биомов России”. М: 1 : 7500000. М: Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова; Русское географическое общество; Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2018.

Полевой определитель почв России. М: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.

Почвы дерново-подзолистой зоны и их рациональное использование (на примере Смоленской области) / Под ред. Т.И. Евдокимовой, Б.Г. Розанова. М: МГУ, 1969. 151 с.

Растительность и почвы национального парка “Смоленское Поозерье” / Под ред. Г.Н. Копчик, Н.А. Березиной. М: НИА-Природа, 2003. 307 с.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М: Наука, 2002. 335 с.

Хитров Н.Б., Герасимова М.И. Диагностические горизонты в классификации почв России: версия 2021 г. // Почвоведение. 2021. № 8. С. 899–910.

Черепанов А.С., Дружинина Е.Г. Спектральные свойства растительности и вегетационные индексы // Геоматика. 2009. № 3. С. 28–32.

Шейко С.Н. Почвенный покров заповедника “Керженский” // Труды государственного природного биосферного заповедника “Керженский”. Т. 3. Нижний Новгород, 2006. С. 12–19.

Шишконова Е.А., Аветов Н.А., Ананко Т.В., Герасимова М.И., Савицкая Н.В. Болотные торфяные почвы таежной и подтаежной зон Западной Сибири на цифровой модели почвенной карты России масштаба 1 : 2500000 в формате классификации почв России // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2020. № 104. С. 223–240.

Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 341 с.

Шкаликов В.А., Ерашов М.А., Борисовская И.А. Особо охраняемые природные территории Смоленской области. Смоленск: Универсум, 2005. 464 с.

Шопина О.В., Кадетов Н.Г., Семенов И.Н. Микроэлементный состав флювиогляциальных песков как фактор повышенного фиторазнообразия в полесских ландшафтах // Теоретическая и прикладная экология. 2021. Т. 1. С. 154–158.

## Soil Inventory and Mapping in the “Smolenskoye Poozerye” National Park

O. V. Shopina<sup>1,2,\*</sup>, M. I. Gerasimova<sup>2,3</sup>, I. M. Bavshin<sup>1,4</sup>, V. R. Khokhryakov<sup>1,4</sup>, and I. N. Semenov<sup>1,2</sup>

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

<sup>2</sup>Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russia

<sup>3</sup>V.V. Dokuchaev's Soil Science Institute, Pyzhevskiy lane, 7, bldg. 2, Moscow, 119017 Russia

<sup>4</sup>Smolenskoye Poozer'ye National Park, Gurevicha st., 19, Przheval'skoye sett., Smolenskaya Oblast, 216270 Russia

\*E-mail: olashopina@gmail.com

The Smolenskoye Poozerye National Park's soil cover is remarkably complex. Large-scale soil maps are available for certain parts of its territory, due to previous studies that used the USSR soil classification of 1977. We have begun creating a soil map of the national park at a scale of 1 : 150000, outlined approaches to its creation and characterized the features of the soil cover of the territory using the modern Russian soil classification. The study included fieldwork in 7 key areas (78 sites) and soil mapping. The legend of the first version of the Smolenskoye Poozerye National Park's soil map contained 22 units (soil subtypes). Among the natural soils under coniferous forests, the most widespread were Podzols, Entic Podzols, and coarse-humus soils of the organic-accumulative type. The latter soils were found under pine forests on esker ridges and kame hills. The study detected a pattern of Podzols and Entic Podzols spreading under spruce and small-leaved forests. Sod-podzolic post-agrogenic soils predominate among anthropogenically transformed soils. For the first time on the national park's territory the following soils were studied: the grey-humus soils of the interfluvies, peat mesotrophic soils, paleourbostratozems of ancient settlements, agro- and post-agrogenic soils.

**Keywords:** soil cover, decision tree, Valdai Glaciation's marginal zone, podzolic soils, post-agrogenic soils, Sentinel-2, NDVI, old-arable soils.

**Acknowledgements:** The study has been carried out within the framework of the RSF project № 21-74-20171 (results interpretation), supported by the Moscow State University's research project № 1.4 “Anthropogenic geochemical transformation of landscape components” and the Interdisciplinary scientific and educational school “Planet's future and the global environmental changes” (fieldwork) and the Ministry of Education and Science of the Russian Federation (agreement № 075-15-2020-805; soils diagnostics). For selecting research sites, materials provided by the Center for Collective Use “Geoportal” (Lomonosov Moscow State University).

## REFERENCES

Aleksandrovskii A.L., Aleksandrovskaya E.I., Rezul'taty pochvenno-geokhimicheskikh issledovaniy na raskopkakh

Romanova dvora (Results of soil-geochemical studies at the excavations of Romanov Dvor), In: *Arkheologiya Romanova dvora: predystoriya i istoriya tsentra Moskvy v XII–XIX vekakh* (Archaeology of the Romanov Dvor: early beginnings and

- history of the center of Moscow), Moscow: IA RAN, 2009, Vol. 12, pp. 176–195.
- Aleksandrovskii A.L., Voronin K.V., Aleksandrovskaya E.I., Dergacheva M.I., Mamontova D.A., Dolgikh A.V., Estestvennonauchnye metody izucheniya mnogoslownykh doistoricheskikh pamyatnikov s gomogennym kul'turnym sloem (na primere poseleniya Pesochnoe-1 na ozere Nero) (Scientific methods of the investigations of multilayered prehistoric settlements with a homogeneous cultural layer (on the settlement Pesochnoe-1 example on lake Nero)), *Arkhologiya Podmoskov'ya*, Moscow: IA RAN, 2011, Vol. 7, pp. 11–25.
- Alekseev Y.Y., Ocherk rastitel'nosti Smolenskoï gubernii (Analytical review of vegetation in Smolensk Governorate), In: *Sel'skoe khozyaistvo Smolenskoï gubernii* (Agriculture in Smolensk Governorate), Smolensk, 1924, pp. 107–119.
- Aparin B.F., Kasatkina G.A., Matinyan N.N., Sukhacheva E.Y., *Krasnaya kniga pochv Leningradskoi oblasti* (Red book of Leningrad region soils), Saint Petersburg: Aero-plan, 2007, 320 p.
- Aparin B.F., Zaboeva I.V., Lipkina G.S., *Podzolistye pochvy tsentral'noi i vostochnoi chastei evropeiskoi territorii SSSR (na peschanykh pochvoobrazuyushchikh porodakh)* (Podzolic soils of the central and eastern parts of the European territory of the USSR (on sandy soil-forming rocks)), Moscow: Nauka, 1981, 200 p.
- Cherepanov A.S., Druzhinina E.G., Spektral'nye svoystva rastitel'nosti i vegetatsionnye indeksy (Spectral characteristics of vegetation and vegetation indexes), *Geomatika*, 2009, No. 3, pp. 28–32.
- Dokuchaev V.V., *Kartografiya russkikh pochv* (Cartography of Russian soils), Saint Petersburg: Tipografiya Kirshbau-ma, 1879, 114 p.
- Ershov D.V., Gavriilyuk E.A., Tikhonova E.V., Braslavskaya T.Y., Koroleva N.V., Bavshin I.M., Grummo D.G., Sudnik A.V., Titovets A.V., Veroyatnostnaya otsenka raspredeleniya klyuchevykh biotopov v lesakh natsional'nogo parka "Smolenskoe Poozer'e" na osnove sputnikovykh i topograficheskikh dannykh (Stochastic evaluation of key biotopes allocation in the forests of "Smolenskoe Poozer'ye" National Park based on satellite and topographic data), *Lesovedenie*, 2020, No. 1, pp. 17–34.
- Khitrov N.B., Gerasimova M.I., Diagnostic horizons in the classification system of Russian soils: version 2021, *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 8, pp. 1131–1140.
- Kochergin A.S., *Ekologo-geograficheskie osnovy organizatsii i upravleniya territoriei natsional'nogo parka (na primere natsional'nogo parka "Smolenskoe Poozer'e")*, *Diss. kand. geograf. nauk* (Ecological and geographical bases of the organization and management of the territory of the national park (on the example of the national park "Smolenskoye Poozerye"). Candidate's geography sci. thesis), Smolensk, 2002, 233 p.
- Kompleksnoe izuchenie sostoyaniya prirody Smolenskogo Poozer'ya v tselyakh okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya na moment organizatsii v etom regione natsional'nogo prirodnogo parka* (Comprehensive study of the state of nature of the Smolensk Poozerie for the purposes of protection and rational use at the time of the organization of a national natural park in this region), Smolensk: Smolenskii gosudarstvennyi pedagogicheskii institut, 1995, 513 p.
- Koroleva N.V., Tikhonova E.V., Ershov D.V., Saltykov A.N., Gavriilyuk E.A., Pugachevskii A.V., Twenty-five years of reforestation on nonforest lands in Smolenskoye Poozerye National Park according to Landsat imagery assessment, *temporary Problems of Ecology*, 2018, Vol. 11, No. 7, pp. 719–728.
- Kosenkov G.L., Gorodishcha rannego zheleznoego veka natsional'nogo parka "Smolenskoe Poozer'e" (Sites of ancient settlement of the Early Iron Age on territory National Park "Smolensk Poozerye"), *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii*, 2009, Vol. 18, No. 3, pp. 47–53.
- Kosenkov G.L., Kolbovsky E.J., Periodizatsiya i rekonstruktsiya istorii osvoeniya territorii natsional'nogo parka "Smolenskoye Poozer'e" dlya tselei tipologii kul'turnogo landshafta (Periodization and reconstruction of historical development of the territory of the National Park "Smolensk Lakeland" for typology of the cultural landscape), *Yaroslavskii pedagogicheskii vestnik*, 2012, Vol. 3, No. 4, pp. 232–238.
- Ogureeva G.N., Leonova N.B., Buldakova E.V., Kade-tov N.G., Arkhipova M.V., Miklyaeva I.M., Bochar-nikov M.V., Dudov S.V., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Muchnik E.E., Urbanavichyus G.P., Danilenko A.K., Rummyantsev V.Y., Emel'yanova L.G., Leont'eva O.A., Romanov A.A., Konstantinov P.A., *Karta "Biomov Rossii". M: 1 : 7500000*. (Map "Biomes of Russia". Scale: 1 : 7500000), Moscow: Geograficheskii fakul'tet MGU imeni M.V. Lomonosova; Russkoe geograficheskoe obshchestvo; Vsemirnyi fond dikoi prirody (WWF), 2018.
- Pochvy dernovo-podzolistoi zony i ikh ratsional'noe ispol'zovanie (na primere Smolenskoï oblasti)*, (Soils of the soddy-podzolic zone and their rational use (on the example of the Smolensk region)), Moscow: MGU, 1969, 151 p.
- Polevoi opredelitel' pochv Rossii*, (Field guide for Russian soils), Moscow: Pochvennyi in-t im. V.V. Dokuchaeva, 2008, 182 p.
- Rastitel'nost' i pochvy natsional'nogo parka "Smolenskoe Poozer'e"*, (Plants and soils in the Smolenskoye Poozerye National Park), Moscow: NIA-Priroda, 2003, 307 p.
- Rysin L.P., Savel'eva L.I., *Elovye lesa Rossii* (Spruce forests of Russia), Moscow: Nauka, 2002, 335 p.
- Sheiko S.N., Pochvennyi pokrov zapovednika "Kerzhenskii" (The soil cover of the reserve "Kerzhensky"), *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika "Kerzhenskii"*, 2006, Vol. 3, pp. 12–19.
- Shishkonakova E.A., Avetov N.A., Ananko T.V., Gerasimova M.I., Savitskaya N.V., Bolotnye torfyanye pochvy taezhnoi i podtaezhnoi zon Zapadnoi Sibiri na tsifrovoi modeli pochvennoi karty Rossii masshtaba 1 : 2500000 v formate klassifikatsii pochv Rossii (Mire peat soils of the taiga and sub-taiga zones of West Siberia on a digital model of the soil map of Russia at a scale of 1 : 2500000 in terms of the Russian soil classification), *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V.V. Dokuchaeva*, 2020, No. 104, pp. 223–240.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumen, 2004, 341 p.
- Shkalikov V.A., Erashov M.A., Borisovskaya I.A., *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Smolenskoï oblasti*, Smolensk: Universum, 2005, 464 p.
- Shopina O.V., Kadetov N.G., Semenov I.N., Mikroelementnyi sostav flyuvioglyatsial'nykh peskov kak faktor povyshennogo fitoraznoobraziya v polesskikh landshaftakh (Microelemental composition of fluvioglacial sands as a factor of increased phytodiversity in the Polissya landscapes), *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, 2021, Vol. 1, pp. 154–158.

УДК 630\*176.321.5

## СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ ДРЕВОСТОЯ НА НИЗИННОМ ЧЕРНООЛЬХОВОМ БОЛОТЕ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. В. Г. Стороженко<sup>а</sup>, \*, Т. В. Глухова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., Одинцово, 143030 Россия

\*E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 27.10.2021 г.

После доработки 02.01.2022 г.

Принята к публикации 06.04.2022 г.

Структура и состояние биогеоценозов, не затронутых антропогенным влиянием, коренных черноольховых низинных болот изучены крайне слабо. Цели работы – изучить лесоводственные характеристики девственного ольхового биогеоценоза низинного болота, описать почвенную характеристику торфяной залежи. Коренное низинное крупнотравно-папоротниковое черноольшаниковое болото расположено в Велесском лесничестве Тверской области Западнодвинского района (N 56°10'15", E 32°08'16"). В биогеоценозе изучены строение возрастных рядов древостоя, количественные и объемные показатели деревьев в 20-летних группах возраста ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaernt) и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в пределах ярусной структуры древостоя. Определены динамические характеристики состава основных пород (ольхи и ели) и в целом биогеоценоза. Констатируется, что коренной девственный черноольшаник имеет абсолютно разновозрастное строение с предельными возрастными ольхи черной и ели европейской до 160 лет, породный состав по числу деревьев – 6Олч4Е + Ос,Б, по объемам – 8Олч + Ос,Б. Древостой имеет четырехъярусную вертикальную структуру и по распределению деревьев в группах возраста рассматривается как биогеоценоз климаксовой фазы динамики с некоторым смещением в область дигрессии. Биогеоценозы такой структуры относятся к сообществам долговременного эволюционного формирования. Изучены породные и числовые характеристики естественного возобновления пород: подрост ольхи черной составляет 46.9%, ели – 13.2%, березы, ивы и кустарников – 9% от общего числа подраста на 1 га. Показатели состояния деревьев ольхи черной и ели имеют относительно высокие значения – соответственно 1.6 и 1.8 балла, характерные для коренных разновозрастных лесов других формаций. Отмечена высокая поражаемость деревьев ольхи дереворазрушающими грибами – 58.8% и низкая для ели – до 5%. Основными возбудителями, вызывающими гнили ольхи черной, являются трутовик ольховый (*Phellinus alni* (Bond.) Parm.), трутовик настоящий (*Fomes fomentarius* (L.) Fr.) с преобладанием ольхового трутовика, а также виды из рода Опёнок (*Armillaria*), в основном опенок осенний (*Armillaria borealis* Marxm. et Kohonen). Естественный отпад всех древесных пород присутствует в объеме 111.8 м<sup>3</sup> на 1 га площади древостоя, что составляет 25.5% от его запаса. Торфяная залежь на пробной площади сложена мощными низинными торфами от 2.0 до 3.7 м. Полученные сведения констатируют: по структуре возрастных рядов, состоянию деревьев и объемам древесного отпада коренной разновозрастной биогеоценоз низинного черноольхового болота сохраняет баланс биомассы как климаксовое устойчивое лесное сообщество.

*Ключевые слова:* низинное черноольховое болото, возрастная структура древостоя, гнилевые фауны, древесный отпад, почва торфяная низинная (*Fibric Histosols*), проточное увлажнение.

DOI: 10.31857/S0024114822050060

Избыточное увлажнение болот низинного типа, как известно, может возникать при различных условиях рельефа местности: в поймах рек, на берегах рек и озер, по краям болот. Одним из широко распространенных условий образования низинных болот являются проточные ручьевые положения часто с довольно широкими вогнутыми поверхностями, определяющие во многих случаях смешанный тип водно-минерального питания – поверхностные дождевые и снеговые осадки и

грунтовые водоносные слои. Торфяная залежь таких болот имеет разную мощность: от маломощных (100–200 см) и среднемощных (200–300 см) до мощных (300 см и выше) (Юркевич и др., 1968). Состав торфов низинных болот-обладает высокими биотрофными характеристиками, что определяет произрастание на них гигрофитных растений из древесных, кустарниковых и травянистых видов, требующих богатые плодородные почвы. Древесный ярус сложен, как правило,

ольхой черной, создающей высокопродуктивные леса, с незначительной примесью ели, березы и осины. Строение древостоев биогеоценозов таких лесов изучено фрагментарно, особенно это касается возрастных, динамических, санитарных характеристик, ярусного состава, числовых и объемных величин гнилевого поражения деревьев, глубин и состава торфяных залежей, характерных именно для представленных в работе лесоводственных условий роста биогеоценозов (Юркевич и др., 1968; Sicinski, Filipiak, 1992; Благодарова, 2005 и др.). В настоящей работе приведены данные лесоводственных и почвенных характеристик торфяной залежи низинного болота с проточным увлажнением, поросшего черной ольхой с примесью ели и незначительным участием березы и осины. Биогеоценоз относится к не нарушенным хозяйственной и рекреационной деятельностью сообществам с естественным эволюционным ходом формирования структур и функций, слагающих его консортов.

Цель работы:

1) изучить основные лесоводственные показатели коренного, не нарушенного антропогенным воздействием, девственного ольхового биогеоценоза низинного болота – возрастные, динамические, вертикальные, возобновительные, древесного отпада (текущего и валежа), особенности грибного поражения деревьев и древостоя в целом деструктурирующими грибами;

2) оценить характеристики торфяной залежи.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследований выбрано низинное черноольховое болото, которое на протяжении всей истории своего развития находилось под воздействием богатого и значительного по объему водно-минерального питания (Вомперский и др., 1988). Исследуемый болотный микроландшафт с переменным проточным увлажнением и высоким богатством водно-минерального питания, занимаемый девственным черноольховым лесом, сформировался в плоском понижении на краях моренных холмов. В водно-минеральном питании принимают участие атмосферные, почвенно-грунтовые и намывные склоновые (транзитные) воды. На поверхности болота наблюдаются выклинивания грунтовых вод из надморенных горизонтов. Черноольховое болото дренируется ручьем, не имеющим четко выраженного русла, пересыхающего в засушливый период года и наполняющегося проточной водой в весенний период таяния снега и в летние дождевые периоды. В таких условиях русла водотоков не разработаны и имеют небольшие уклоны, поэтому отвод воды медленный, а дренаж почвы неглубокий. Даже при спаде весной избыточной воды она остается в пониже-

ниях микрорельефа, и только при длительном отсутствии дождей уровень почвенно-грунтовых вод опускается. Хорошо выражена кочковатость поверхности болота вследствие ежегодного разветвления кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth) и других растений (Юркевич и др., 1968).

В черноольшанике крупнотравно-папоротниковом заложена постоянная пробная площадь (N 56°10'15", E 32°08'16") 0.15 га Велесского лесничества Тверской области, Западнодвинского района. Выдел находится в труднодоступном лесном урочище с сохранившимся в первозданном виде массивом черноольхового леса. Растительность представлена четырьмя ярусами: древесным, кустарниковым, травяным и моховым. (Glukhova et al., 2021).

Древесный ярус сформирован ольхой черной, елью европейской, частично березой (*Betula pubescens* Ehrh.) и осинкой (*Populus tremula* (L.)). В кустарниковом ярусе преобладают черемуха (*Padus avium* Mill.), крушина (*Frangula alnus* Mill.), ива пепельная (*Salix cinerea* L.), ива пятитычинковая (*S. pentandra* L.), смородина черная (*Ribes nigrum* L.), калина (*Viburnum opulus* L.).

В травяном ярусе фоновыми видами являются кочедыжник женский, таволга (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.), белокрыльник (*Calla palustris* L.), бодяк огородный (*Cirsium oleraceum* L.), паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.), тростник (*Phragmites australis* (Cav.)). Фоновые виды микроповышений и кочек: костяника (*Rubus saxatilis* L.), кислица (*Oxalis acetosella* L.), майник (*Mojanthenum bifolium* (L.) F.W. Schmidt). Прочие виды: дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), вех ядовитый (*Cicuta virosa* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), калужница (*Caltha palustris* L.), телиптерис болотный (*Thelypteris palustris* Schott.), хвощ топяной (*Equisetum fluviatile* L.) и др.

Моховой покров состоит из варнсторфии бесколечковой (*Drepanocladus exannulatus*), дрепанокладуса Зенднера (*D. sendtneri*), каллиергонеллы заостренной (*Calliargonella cuspidate*), каллиергона гигантского (*Calliargon giganteum*), климациума древовидного (*Climacium dendroides*), брахитециума ручейного (*Brachythecium rivulare*), мниума морщинистого (*Mnium rugicum*). Сфагновые мхи отсутствуют.

На пробной площади проведен пересчет деревьев с измерением диаметров на высоте груди и у шейки корня. Возрастным буром фирмы MORA (Sweden) пробурены все деревья также у шейки корня для определения возраста и наличия гнилевых фаутов разных типов (коррозионные или деструктивные гнили), степени их развития и расположения по диаметру деревьев. Одновременно определены объемы вторичных крон деревьев, заменяющих первичные, зафиксировано присут-



Рис. 1. Общий вид низинного черноольхового болота.

ствии на стволах плодовых тел трутовых грибов, вызывающих гнилевые фауны. Выявлено состояние деревьев по принятой в фитопатологии шестиступенчатой шкале: здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, усыхающие, свежий сухой и старый сухой (Правила ..., 2021). Высотомером фирмы ЗМУ-ЭВ1 (Россия) определены высоты деревьев всех пород для построения ярусной структуры древостоя. Объемные показатели деревьев вычислены по таблицам разрядов высот и объемам деревьев (Сортиментные и товарные ..., 1986). Виды грибов установлены по атласу — определителю Т. Niemelä (2005).

Низинное черноольховое болото имеет ярко выраженную кочкообразную поверхность с высо-

той кочек до 0.5–0.7 м, на которых и произрастают все древесные породы и мхи. Древесный ярус приурочен к микроповышениям, его значительно меньше в ровных местоположениях и нет в депрессионных западинах. Гигрофильные кустарниковые породы предпочитают плоские местоположения с проточным увлажнением (рис. 1).

Торфяная залежь черноольшаника состоит из мощных низинных торфов от 2.0 до 3.7 м, для характеристики которых с помощью торфяного бура ТБГ-1, диаметром 5 см с насадками по 50 см, отбирали почвенные образцы с разных горизонтов.

Степень разложения и ботанический состав торфа по выделенным генетическим горизонтам опре-

**Таблица 1.** Характеристика торфа в черноольшанике крупнотравно-папоротниковом

Глубина отбора образца, см	pH солевой вытяжки	Зольность, %	Мощность горизонта, см	Объемная масса, г/см <sup>3</sup>	Содержание углерода, % к абс. сух. веществу
0–10	5.35	18.63	10	0.169	45.82
10–20	5.35	15.39	10	0.183	47.86
20–30	5.30	13.49	10	0.171	48.20
30–40	5.40	12.21	10	0.157	48.85
40–50	5.45	11.31	10	0.173	49.03
50–60	5.45	10.94	10	0.172	49.72
60–70	5.50	10.68	10	0.165	49.27
70–80	5.40	10.23	10	0.149	49.86
80–90	5.55	9.80	10	0.150	50.50
90–100	5.50	9.73	10	0.162	50.14
100–150	5.55	9.63	50	0.226	50.80
150–200	5.50	13.86	50	0.208	47.57
200–250	5.60	23.81	50	0.224	42.20
250–300	5.50	28.56	50	0.332	39.80
300–370	5.50	22.52	70	0.201	43.83

делены по методике Е.Т. Базина, Б.Д. Копенкина (Базин, Копенкин, 1992), содержание углерода, зольность – прокаливанием и pH солевой вытяжки – по общепринятой методике Е.В. Аринушкиной (Аринушкина, 1970). Объемную массу торфа верхних горизонтов до 50 см устанавливали с помощью полого цилиндра диаметром 15 см, высотой 10 см и объемом 1813 см<sup>3</sup> из нержавеющей стали с двумя крышками и режущим кольцом с заостренной кромкой. Отбирали образцы на влажность, высушивая их до постоянного веса при 105°C, и рассчитывали объемную массу нужного горизонта (Семеновский, 1966). Датировка торфа проведена в Институте географии РАН, калиброванные <sup>14</sup>C-даты (cal BP) рассчитаны с использованием программы Calib 5.1 (median) (Stuiver, Reimer et al., 1993). В камеральный период по данным экспериментальных измерений определены породный состав, возрастная и ярусная структура древостоя. Возрастная структура древостоя черноольшаника выявлена по методике С.А. Дыренкова (1984). Но взамен 40-летних возрастных поколений использованы 20-летние возрастные группы. По числовым и объемным характеристикам деревьев определено динамическое положение биогеоценоза (Стороженко, 2007) и вычислены средние характеристики состояния пород, диаметров и высот деревьев.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам экспериментальных исследований определено, что почва черноольшаника

торфяная низинная (*Fibric Histosols*), мощность торфяных отложений – от 2.0 до 3.7 м (табл. 1).

Торф имеет слабокислую реакцию, pH солевой вытяжки колеблется от 5.35 до 5.60. Зольность различается значительно: от 10 до 29% с увеличением глубины торфяной залежи, что объясняется условиями привноса минеральных частиц. Степень разложения торфа в черноольшанике высокая (45–50%), она обуславливает и значительную объемную массу (плотность) – 0.16–0.23 г/см<sup>3</sup>.

Содержание углерода в торфах в исследуемом черноольшанике до 51%. По ботаническому составу торф древесный, торфяник подстилается суглинками. Радиоуглеродный (базальный) возраст торфа 8750 ± 70 cal BP (ИГАН-1363). Структура и состав торфяной залежи характеризуют низинное черноольховое болото как биогеоценоз, сформированный в длительной эволюционной динамике, достигший конечных стадий сукцессионного развития

Состав древесного яруса ольшаника определялся по двум позициям – по числовым и объемным показателям деревьев разных пород, слагающих древостой. В табл. 2 приведены основные лесоводственные показатели биогеоценоза ольхи черной низинного болота.

Из данных табл. 2 видно, что состав древостоя по соотношению количественного состава деревьев ольхи и ели значительно отличается от такого в пересчете по запасу деревьев тех же пород. Объясняется это положение тем, что ольховая секция древостоя по производительности на два класса бонитета выше, чем еловая.

**Таблица 2.** Лесоводственные характеристики черноольшаника

Породный состав древостоя		Тип леса	Средняя высота		Средний диаметр		Полнота	Бонитет		Подрост	Подлесок	Возрастная структура древостоя
по числу деревьев	по запасу		ольха	ель	ольха	ель		ольха	ель			
6Ол4Е + + Ос,Б	8Ол2Е + + Ос,Б	Черноольшаник крупнотравно-папоротниковый	22.1	14.4	30.3	16.9	0.7 неравномерная	I	II	Ол, Е Ос, Б	Черемуха, ива, смородина, крушина	Разновозрастный

**Таблица 3.** Общие и по ярусам количественные и объемные показатели деревьев ольхи черной и ели европейской в древостое

Порода	Показатели	Общее	По ярусам древостоя, % от графы 3			
			1 ярус	2 ярус	3 ярус	4 ярус
1	2	3	5	6	7	8
Ольха	Количество деревьев, шт га	340	48.0	26.0	8.0	18.0
	Объемы деревьев, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	380.3	73.7	24.6	1.0	0.7
Ель	Количество деревьев, шт га	260	0	22.5	40.0	37.5
	Объемы деревьев, м <sup>3</sup> га <sup>31</sup>	65.4	0	58.3	33.3	8.4
Всего	Количество деревьев, шт га	600	24.0	24.25	24.0	27.75
	Объемы деревьев, м <sup>3</sup> /га	445.7	36.85	41.45	17.15	4.55

Ольха слагает первый ярус древостоя, в то время как ель достигает по высоте деревьев лишь второго яруса (табл. 3). Данные табл. 3 подтверждают преобладание ольхи черной в составе изучаемого древостоя и подчиненное положение ели европейской в его вертикальной структуре. Можно также отметить, что ель в условиях низинного болота произрастает только на тех же кочках, что и ольха.

В целом с учетом объемов деревьев ольхи и ели во всех ярусах древостоя можно констатировать, что биогеоценоз имеет явно выраженную разновозрастную и многоярусную структуру древесного полога. При этом первый ярус сложен только ольхой черной как по числу, так и объемам деревьев. Во втором ярусе, напротив, преобладает ель. Эти данные позволяют говорить о том, что изучаемый черноольшаник низинного болота по лесоводственным параметрам имеет весьма высокую производительность, сложную структуру биоразнообразия древесно-кустарникового и травяно-мохового ярусов. Показанные лесоводственные характеристики проточного ручьевого низинного болота подтверждают, что ареал распространения ольхи черной приурочен к типичным низинным болотам – коренным местообитаниям черноольховых лесов (Юркевич и др., 1968).

Значительный интерес представляют сведения о возрастной структуре, распределении деревьев

по 20-летним группам возраста деревьев и динамических характеристиках древостоя (табл. 4). Динамические характеристики приведены по двум породам, как если бы они характеризовали два древостоя – ольшаник и ельник. Как единый биогеоценоз ольховое сообщество отвечает климаксовой фазе динамики.

Динамические характеристики наиболее близких к разновозрастным эволюционно сформированным лесам климаксовых фаз динамики по структуре древостоев биогеоценозов могут трактоваться с разных позиций.

По убеждению И.И. Гусева (1964), объемы деревьев в возрастных группах таких древостоев имеют один эксцесс объемов деревьев в середине возрастных рядов. Многолетние исследования структур и функций лесов различных формаций убеждают нас в том, что наиболее адекватно отражают состояние полной “выработанности” (Сукачёв, 1964) биогеоценозы, в которых объемы деревьев в возрастных группах имеют относительно равномерные величины в возрастных рядах (Стороженко, 2007).

Анализ данных табл. 4 позволяет определить динамическое положение изучаемого ольхового сообщества как близкое к состоянию климакса. Распределение деревьев в возрастных группах секций ольхи как по числу, так и по объемам име-

**Таблица 4.** Возрастная и динамическая структуры древостоя биогеоценоза ольхи черной

Порода	Измеряемые величины	Возрастные 20-летние группы возраста, % от общего на 1 га по породам							Фаза динамики
		До 40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	
Ольха	Количество, шт га	9.8	11.8	12.8	27.5	23.5	21.6	5.8	Кл
	Объемы деревьев, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	0.2	0.5	7.0	24.1	21.9	43.2	10.1	Дг
Ель	Количество, шт га	2.5	20.6	0	30.7	15.4	7.7	10.3	Кл
	Объемы деревьев, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	3.0	7.4	0	23.5	8.3	27.4	23.4	Дг
Общее	Количество, шт га	6.7	15.8	5.6	28.2	16.7	20.3	6.7	Кл
	Объемы деревьев, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	0.6	1.5	1.0	24.0	19.9	40.9	12.1	Кл

Примечание. Фазы динамики: Кл – климакс, Дг – дигрессия.

**Таблица 5.** Структура естественного возобновления в древостое биогеоценоза ольхи черной

Порода	Распределение подроста по грациям высоты (м), шт га								Всего
	До 0.5	0.6–1.0	1.1–1.5	1.6–2.0	2.1–2.5	2.6–3.0	3.1–3.5	3.6–4.0	
Ольха	Ед.	Ед.	53	413	40	66	7	180	759
Ель	86	40	20	40	7	7	7	7	214
Береза	–	–	–	–	7	7	–	–	14
Ива	–	7	–	7	13	–	–	–	27
Липа	–	7	7	40	13	–	–	–	67
Лещина	–	–	13	13	–	–	–	–	26
Рябина	20	26	7	26	–	7	–	13	99
Крушина	26	53	40	247	40	7	–	–	413
Всего	132	133	140	786	120	94	14	200	1619

ет заметное смещение в область наиболее возрастных поколений деревьев, т.е. в область дигрессии. Распределение в возрастных группах по числу деревьев в секции ели более отвечает характеристике климакса по методике И.И. Гусева (1964). Но по явному преобладанию деревьев в группах старших возрастов, учтенному в объемных показателях, биогеоценоз относится к сообществам, также склонным к дигрессии. Данные объемов деревьев в возрастных группах возрастного ряда, объединяющего показатели ольхи черной и ели европейской, характеризуют биогеоценоз как сообщество климаксовой фазы динамики с некоторым сдвигом в область дигрессии из-за преобладания в составе древостоя старовозрастных деревьев ольхи. Биогеоценозы такого строения возрастных рядов относятся к сообществам долговременного эволюционного формирования с устоявшимися функциональными консортивными связями слагающих их растений.

К важным показателям, обеспечивающим долговременное функционирование лесного сообщества, относятся характеристики естественного возобновления пород, слагающих биогеоценоз (табл. 5).

В подросте древостоя преобладает ольха черная – 46.9% и ель – 13.2% от всего количества на 1 га. Причем почти весь подрост ольхи сосредоточен в грациях высоты от 1.1 до 3.0 м и в возрастном интервале от 5 до 40 лет.

Подрост ели, напротив, в основном сосредоточен в интервале высот до 2.0 м и в том же 40-летнем возрастном интервале. Ольха в условиях низинного проточного увлажнения образует подрост по преимуществу вегетативным путем на тех же кочках, на которых произрастают деревья старших возрастов. Отсутствие подроста ольхи черной в грациях до 0.5 и 0.6–1.0 м объясняется тем, что ко времени учета подроста на пробной площади (август) появившийся в начале лета подрост достигает высоты более 1 м.

Показанная породная структура подроста обеспечивает преемственность поколений ольхи черной в условиях низинного проточного увлажнения. Можно отметить тот факт, что ни подроста березы, ни подроста осины на площади участка нет, несмотря на то, что в составе древостоя эти породы присутствуют в единичных экземплярах.

Состояние древесных пород в составе лесного биогеоценоза в значительной степени характери-

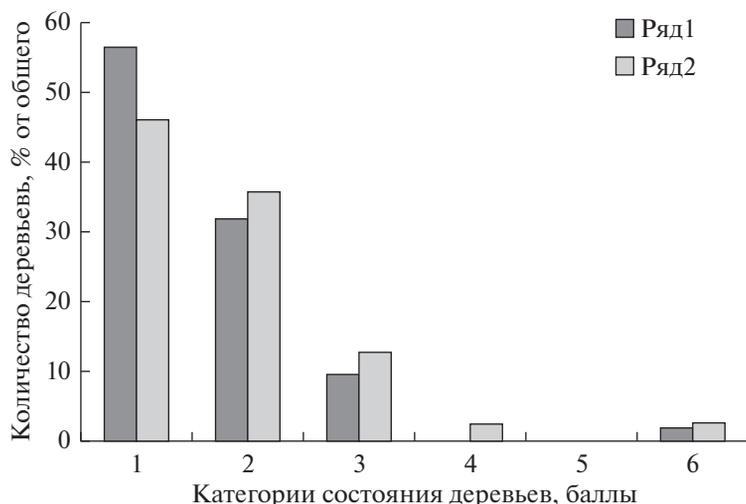


Рис. 2. Показатели состояния деревьев ольхи черной и ели европейской низинного черноольхового болота; ряд 1 – ольха черная; ряд 2 – ель европейская.

зует интенсивность патологических процессов, протекающих в биогеоценозе (рис. 2).

Средний балл ослабления для ольхи черной составляет 1.6 балла, ели европейской – 1.8 балла. Для ольхи как доминанта ярусной структуры биогеоценоза и ели как подчиненной породы такие показатели состояния вполне нормальны и отвечают средним величинам для коренных разновозрастных лесных сообществ европейской части России (Стороженко, 2007) Данные сплошного бурения деревьев на пробной площади позволили оценить участие дереворазрушающих грибов в появлении и развитии гнилевых фаутов стволов и их влияние на состояние деревьев ольхи и ели (табл. 6).

Пораженность гниевыми фаутами деревьев ольхи черной, достигающая почти 60%, трактуется как очень высокая. Гнили в стволах деревьев в большинстве случаев имеют центральное расположение, и средние показатели развития гнилей приблизились к наивысшим III–IV стадиям разложения, из которых 5% переходят в дупла. При этом древесина теряет свою механическую прочность и только периферическая проводящая зона стволов, не затронутая гнилью, удерживает их от вывала в структуру валежа. Причем 84.2% гнилей относится к типу коррозийных, остальные – к типу деструктивных.

У 10% деревьев ольхи черной на стволах обнаружены плодовые тела трутовых дереворазрушающих грибов из отдела базидиомицеты (*Basidiomycota*). Основными возбудителями, вызывающими гнили ольхи черной в изучаемом древостое, являются трутовик ольховый, трутовик настоящий с преобладанием ольхового трутовика, а также виды из рода Опёнок, в основном опенок осенний. Все они вызывают гнили коррозийного или трухляво-волоконистого типа (*A. borealis*). В составе древостоя не имеет поражения дереворазрушающими грибами, и ослабление деревьев связано с угнетением в основном деревьями ольхи и избыточным увлажнением почв на ограниченных пространствах кочкарников.

Гнили, отнесенные нами к типу деструктивных, представляют собой темно-коричневые, почти черные, образования, расщепляющиеся на пластинки по годичным кольцам по периферии гнили и крошащиеся в бесформенную массу в средней части гнили по ее диаметру.

Связь присутствия гнили с состоянием крон деревьев выражается  $r = 0.12$  при ошибке  $m_r = 0.1$  и коэффициенте достоверности  $t = 1.2$  и трактуется как очень слабая, недостоверная (Дворецкий, 1971). Такой вывод объясняется тем, что гнили в редких случаях затрагивают периферические об-

Таблица 6. Пораженность деревьев ольхи и ели дереворазрушающими грибами по возрастным группам

Породы	Пораженность деревьев в 20 – летних возрастных группах, %							Всего, % от общего
	До 40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	
Ольха	8	12	6	24	28	16	100	58.8
Ель	0	25	0	4	3	0	0	5.0

ласти стволов по их диаметру и питание крон осуществляется относительно беспрепятственно.

Ольха черная, как и многие лиственные породы (липа, ясень, клен, дуб), при неблагоприятных эдафических условиях произрастания или, как в нашем случае, высокой поражаемости деревьев стволовыми гнилями способны формировать вторичные кроны, в разной степени заменяющие недостаток листового объема первичных крон. В условиях изучаемого черноольшаника формирование вторичных крон в основном по стволовой части деревьев отмечено у 46% деревьев и достигает в среднем 41.3% от общего объема крон. У черной ольхи это явление отмечено впервые.

Определена связь присутствия гнили комлей в деревьях ольхи черной с разницей в диаметрах деревьев на высоте 1.3 м и у комля. Среднее значение разницы диаметров двух измерений деревьев, не пораженных комлевыми гнилями, составляет 3.2 см, в то время как у деревьев, имеющих комлевые гнили, — 5.6 см. Коэффициент корреляции, отображающий эту связь,  $r = 0.43$  при  $m_r = 0.69$  и  $t = 0.44$ . Эти данные показывают, что если даже связь закомелестости стволов ольхи черной с наличием гнили в комлевой его части трактуется как умеренная, то при больших значениях ошибки и низкой достоверности данных этот факт не может служить диагностическим признаком присутствия комлевой гнили в стволе дерева.

В любом коренном девственном лесу присутствует естественный древесный отпад как структура, составляющая определенную часть общего баланса биомассы устойчивого лесного сообщества. В изучаемом ольшанике отпад всех древесных пород присутствует в объеме 111.8 м<sup>3</sup> на 1 га площади древостоя, что составляет 25.5% от запаса древостоя. В том числе объемы стволов бурелома составляют 97.9% от объемов всего валежа, и только 2.1% приходится на объемы ветровала. Такое положение объясняется широким присутствием в стволах деревьев гнилей, являющихся причинами буреломов. Отмеченные объемы древесного отпада характерны для климаксовых лесных сообществ.

Распределение валежа по стадиям разложения имеет следующие показатели: на 1-ю и 5-ю стадии разложения приходится всего по 0.1% объемов всего валежа, ко 2-й стадии относится 35.1%, к 3 стадии — 36.3%, к 4 стадии — 28.4% от всего объема валежа на 1 га площади ольшаника. Относительно равномерные объемы валежа в 2, 3 и 4 стадиях разложения подтверждают тезис о том, что в последние 40 лет биогеоценоз сохраняет баланс биомассы как климаксовое устойчивое лесное сообщество.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коренной биогеоценоз низинного болота ольхи черной по возрастным и динамическим пара-

метрам относится к абсолютно разновозрастным сообществам многоярусной вертикальной структуры, близким к климаксовому сукцессионному положению. По лесоводственным параметрам имеет высокую производительность, сложную структуру биоразнообразия древесно—кустарникового и травяно—мохового ярусов.

Возрастной ряд древостоя содержит 7 возрастных 20-летних групп деревьев с предельными возрастными ольхи черной до 160 лет. Первый ярус древостоя сложен только ольхой черной, ель европейская занимает подчиненное положение и имеет более низкий бонитет. По составу пород естественного возобновления и их количеству биогеоценоз обеспечивает преемственность поколений основных лесобразующих пород древесных и кустарниковых видов.

Показатели состояния ольхи и ели вполне отвечают средним величинам для этих пород, присутствующих в разновозрастном лесном сообществе европейской части России.

Ольха черная в условиях низинного болота проточного увлажнения в значительной степени поражена гнилевыми фаунами, составляющими в числовом выражении около 60% от количества деревьев на 1 га. Вместе с тем связь состояния деревьев с присутствием гнилей в стволах деревьев практически отсутствует, что объясняется центральным расположением гнилей, не препятствующих водному и минеральному питанию деревьев.

Объемные показатели древесного отпада и относительно равномерное его распределение по временным грациям процесса разложения подтверждают тезис о том, что биогеоценоз сохраняет баланс биомассы как климаксовое устойчивое лесное сообщество (Стороженко, 2007).

Факт закомелестости стволов деревьев ольхи черной не может служить уверенным признаком присутствия гнили в стволе дерева.

В условиях изучаемого черноольшаника формирование вторичных крон отмечено у 46% деревьев и достигает в среднем 41.3% от общего объема крон. У черной ольхи это явление отмечено впервые.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ариушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 487 с.
- Базин Е.Т., Копенкин В.Д.* Технический анализ торфа. М.: Недра, 1992. 430 с.
- Благодарова Т.А.* Формовое разнообразие ольхи черной в естественных лесах Воронежской области. Генетика, селекция, семеноводство и разведение древесных пород в лесостепи: материалы межрегион. конф., посвящ. 95-летию со дня рождения М.М. Вересина, 12 февр. Воронеж: Истоки, 2005. С. 11–13.

- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Глухов А.И. Формирование и режим стока при гидроресомелиорации. М.: Наука, 1988. 168 с.
- Гусев И.И. Стрoение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесная пром-сть, 1964. 76 с.
- Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике: для лесохозяйственников. М.: Лесная пром-сть, 1971. 103с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 172 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Официальный интернет-портал правовой информации. 2020. 23 с.
- Семенский Е.П. Технический анализ торфа. М.: Недра, 1966. 231 с.
- Сортиментные и товарные таблицы для лесов центральных и южных районов Европейской части РСФСР. Утверждено Приказом Гослесхоза СССР от 23.12. 1986 г. № 258. 191 с.
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К., 2007. 190 с.
- Сукачев В.Н. Основы лесной биogeоценологии. М.: Наука, 1964. 458 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. (По исследованиям в БССР) Минск: Наука и техника, 1968. 376 с.
- Glukhova T.V., Ilyasov D.V., Vompersky S.E., Golovchenko A.V., Manucharova N.A., Stepanov A.L. Soil Respiration in Alder Swamp (*Alnus glutinosa*) in Southern Taiga of European Russia Depending on Microrelief // Forests. 2021. V. 12. 496 p.  
<https://doi.org/10.3390/f12040496>
- Niemelä T. Käävät, puiden sienet. Helsinki University Press. 2005. 319 p.
- Sicinski J.T., Filipiak E. Nova forma olszy czarnej *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn f corticiformus z reservatu "Zasek Kurovski" koto wielunia (Srodkowa Polska) // Roczn. dendrol. 1992. №. 40. P. 31 – 35.
- Stuiver M., Reimer P.J. Extended <sup>14</sup>C data base and revised CALIB 3.0 <sup>14</sup>C age calibration program // Radiocarbon. 1993. V. 35. P. 215–230.

## Structure and Condition of the Lowland Black Alder Swamp Stand in the Tver Region

V. G. Storozhenko<sup>1, \*</sup> and T. V. Glukhova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Forestry of the Russian Academy of Sciences,  
Sovetskaya str., 21, Uspenskoye village, Moscow region, Odintsovo, 143030 Russia

\*E-mail: lesoved@mail.ru

**Relevance and goals**The structure and condition of indigenous black alder lowland swamp biogeocenoses not affected by the anthropogenic influence are extremely poorly studied. The objectives of the work were to study the forestry characteristics of the lowland swamp's virgin alder biogeocenoses and to describe the soil characteristics of a peat deposit. **Objects and methods.** The article deals with little-studied aspects of the structures of indigenous black alder forests on the example of a lowland large-grass-fern black alder forest in the Velesky forestry of the Tver region, Zapadnodvinsky district (N 56°10'15", E 32°08'16"). The structure of the stand's age series, quantitative and volumetric indicators of black alder and European spruce trees in the 20-year-old age groups within the tiered structure of the stand were studied. **Results.** The dynamic characteristics of the main species (alder and spruce) composition and the biogeocenosis as a whole were determined. It is stated that the indigenous black alder, which is not affected by any anthropogenic influences, has a well-varied age structure with the maximum ages of black alder and European spruce trees going up to 160 years, the species composition of biogeocenosis by the number of trees 6BAlder4Spruce + Aspen, Birch, by the volume of trees 8 Balder + Aspen, Birch. The stand has a four-layer vertical structure and, according to the distribution of trees in age groups, is considered as a biogeocenosis of the climactic dynamics phase with a certain shift to the digression region. Biogeocenoses of such age series structure belong to communities of long-term evolutionary formation. The species and numerical characteristics of the natural species renewal were studied: the undergrowth of black alder is 46.9%, spruce – 13.2%, the undergrowth of birch, willow and shrubs – 9% of the total number of undergrowth specimens per 1 ha. Indicators of the black alder and spruce trees condition have relatively high values – 1.6 and 1.8 points respectively, which is characteristic of indigenous biogeocenoses of variously-aged forests of other formations. The results of drilling the black alder and spruce trunks showed a high infestation with wood-destroying fungi in alder trees – 58.8% and low in spruce – up to 5%. The main pathogens causing black alders in the studied stand to rot are the willow bracket *Phellinus alni* (Bond.) Parm., the tinder fungus *Fomes fomentarius* (L.) Fr. with a predominance of the willow bracket, as well as species from the genus *Armillaria*, mainly northern honey fungus *Armillaria borealis* Marxm. et Korhonen. Natural deadwood volume of all tree species is about 111.8 m<sup>3</sup> per 1 ha of stand area, which is 25.5% of its stock. The peat deposit on the test area is composed of thick lowland peat ranging from 2.0 to 3.7 m. **Conclusions.** According to the structure of the age series, the state and volume of deadwood, the indigenous biogeocenosis of the lowland black alder swamp preserves the biomass balance as a climax-resistant forest community.

*Keywords: lowland black alder swamp, age structure of the stand, rotten fautes, deadwood, Fibric Histosols, flowing moisture.*

## REFERENCES

- Arinushkina E.V., *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv* (Handbook on chemical analysis of soils), M.: Izd-vo MGU, 1970, 487 p.
- Bazin E.T., Kopenkin V.D., *Tekhnicheskii analiz torfa* (Peat technical analysis), M.: Nedra, 1992, 430 p.
- Blagodarova T.A., Formovoe raznoobrazie ol'khi chernoi v estestvennykh lesakh Voronezhskoi oblasti (The form diversity of black alder in the natural forests of the Voronezh region), *Genetika, selektsiya, semenovodstvo i razvedenie drevnykh porod v lesostepi* (Genetics, breeding, seed production and breeding of tree species in the forest-steppe), Voronezh, Proc. of International Conf., February 12, 2005, Voronezh: Istoki, pp. 11–13.
- Dvoret'skii M.L., *Posobie po variatsionnoi statistike (dlya lesokhozyaistvennikov)* (Manual on analysis of variance for foresters), M.: Lesnaya promyshlennost', 1971, 104 p.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Glukhova T.V., Ilyasov D.V., Vompersky S.E., Golovchenko A.V., Manucharova N.A., Stepanov A.L., Soil Respiration in Alder Swamp (*Alnus glutinosa*) in Southern Taiga of European Russia Depending on Microrelief, *Forests*, 2021, Vol. 12, 496 p. DOI <https://doi.org/10.3390/f12040496>
- Gusev I.I., *Stroenie i osobennosti taksatsii el'nikov Severa* (The structure and characteristics of taxation of spruce forests of the North), M.: Lesn. prom-st', 1964, 76 p.
- Niemelä T., *Käävät, puiden sienet*, Helsinki University Press, 2005, 319 p.
- Pravila canitarnoi bezopasnosti v lesakh*, (Rules of sanitary safety in forests), Ofitsial'nyi internet-portal pravovoi informatsii, 2020, 23 p.
- Semenskii E.P., *Tekhnicheskii analiz torfa* (Technical analysis of peat), M.: Nedra, 1966, 231 p.
- Sicinski J.T., Filipiak E., Nova forma olszy czarnej *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn f corticiformus z rezervatu "Zasek Kurovski" koto wielunia (Srodkowa Polska), *Rocz dendrol*, 1992, No. 40, pp. 31–35.
- Sortimentnye i tovarnye tablitsy dlya lesov tsentral'nykh i yuzhnykh raionov Evropeiskoi chasti RSFSR* (Sorting and commodity tables for forests of the central and southern regions of the European part of the RSFSR), Approved by the Order of the State Forestry of the USSR dated December 23, 1986, No. 258, 191 p.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), M.: Grif i K, 2007, 190 p.
- Stuiver M., Reimer P.J., Extended <sup>14</sup>C data base and revised CALIB 3.0 <sup>14</sup>C age calibration program, *Radiocarbon*, 1993, Vol. 35, pp. 215–230.
- Sukachev V.N., *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of forest biogeocoenology), M.: Nauka, 1964, 458 p.
- Vomperskii S.E., Sirin A.A., Glukhov A.I., Osipov V.V., *Formirovanie i rezhim stoka pri gidrolesomelioratsii* (Runoff under forest amelioration: the formation and the temporal structure), M.: Nauka, 1988, 168 p.
- Yurkevich I.D., Gel'tman V.S., Lovchiiy N.F., *Tipy i assotsiatsii chernool'khovykh lesov* (Types and associations of black alder forests), *Po issledovaniyam v BSSR* (According to research in the BSSR), Minsk: Nauka i tekhnika, 1968, 376 p.

УДК 630\*2:582.475.1:630\*181.71(470.13-751.2)

## ДИНАМИКА РАЗМЕРНОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ КОРЕННЫХ СОСНЯКОВ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ<sup>1</sup>

© 2022 г. И. Н. Кутявин<sup>а</sup>, \*, А. В. Манов<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

\*E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru

Поступила в редакцию 25.03.2021 г.

После доработки 12.07.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Изучена десятилетняя динамика структурной организации древостоев коренных сосняков на постоянных пробных площадях, располагающихся на территории Печоро-Илычского заповедника (Северное Предуралье). Исследования строения проводились в спонтанно развивающихся древостоях среднетаежных сосняков брусничных и черничных типов на автоморфных почвах. Древостои в них характеризуются разновозрастной структурой. Состав и возраст древостоев регулируется частотой и интенсивностью пожаров. Наблюдениями с 2007 по 2019 гг. выявлена достаточно высокая лабильность в строении древостоев. С пополнением их деревьями нового поколения в результате изменения морфометрических признаков — возраста, диаметра и высоты — в сосняках брусничных происходит увеличение вариации этих показателей, тогда как с гибелью материнских деревьев в сосняках черничных их вариабельность снижается. В пределах отдельных поколений в древостоях сосняков изменения размерных характеристик деревьев остаются примерно на одном уровне. Показано, что с отпадом угнетенных деревьев старших поколений происходит увеличение высоты среднего дерева этого поколения. Приведена модель связи варьирования возраста деревьев и диаметра их стволов в сосняках за десятилетний период. Результаты модели наглядно свидетельствуют об изменении возрастной структуры сосновых древостоев. Установлено, что старовозрастные сосняки, несмотря на активное пополнение состава молодыми особями древесных растений, характеризуются относительно стабильным объемом стволовой древесины. Показано, что при длительном отсутствии пирогенной активности в сосняках происходит формирование древостоев из разновозрастных поколений деревьев сосны, ели и кедра. Пожары слабой интенсивности способствуют скачку возобновления темнохвойных видов, которые в последующем активно внедряются в состав древостоев.

*Ключевые слова:* средняя тайга, сосняки, динамика, структура, пожары.

DOI: 10.31857/S0024114822040064

Изучение динамики структурной организации древостоев направлено на решение проблем мониторинга и моделирования развития лесных экосистем и ведения устойчивого управления лесами в конкретном регионе (Kurz et al., 2009; Березовская, Карев, 2015; Müller et al., 2015; Демаков, 2018; и др.). В последние десятилетия в связи с изменением климата отмечается увеличение катастрофических явлений (ветровалы, пожары, вспышки энтомофагов), приводящих к трансформации структуры лесов (Проскуряков, 2015; Швиденко и др., 2017; Жила и др., 2019; Kulha et al., 2020). Следовательно, важна оценка изменений структуры фитоценозов лесных экосистем под воздействием различных экзогенных

факторов (Мишко и др., 2018). Пройденные пожаром или ветровалом сосняки на автоморфных почвах по сравнению с другими хвойными формациями в большинстве случаев нарушаются частично и сукцессионные смены в них выражены слабо (Листов, 1986; Кутявин, 2018; Жила с соавт., 2019; и др.). С изменением климата происходит интенсивная экспансия верхних границ леса в горы, тогда как нижние предгорные массивы становятся более продуктивными и устойчивыми (Kullman, 2005; Sumichrast et al., 2020). Однако резкие климатические скачки, как показали наблюдения 2009–2010 гг., снижают устойчивость и продуктивность лесов (Bastos et al., 2014).

При определении влияния климатических условий на динамические процессы лесных фитоценозов существует ряд подходов: использование базы данных лесоустройства (Kurz et al., 2009; Henttonen et al., 2017); применение космических

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН, номер гос. регистрации 1021051101417-8-1.6.19, а также при финансовой поддержке РФФИ (19-29-05111 мк).

снимков разных лет (Kulha et al., 2020); описание возрастных рядов древостоев, развивающихся на различных этапах их формирования (Нагимов и др., 2010). К этим методам добавляется рубка всех деревьев с последующим их обмером с целью детального анализа роста древостоя по поколениям (Верхунов, 1976; Зябченко, 1984); наиболее точный метод — проведение многолетних исследований на лесных стационарах с закладкой постоянных пробных площадей (ППП) (Рысин и др., 1981; Манов, 2017; Sumichrast et al., 2020; и др.).

Исследования структуры и продуктивности основных лесов Европейского Северо-Востока России достаточно освещены в научных работах (Осипов, Бобкова, 2016; Кутявин, 2018; Манов, Кутявин, 2019). Материалы, характеризующие динамику строения древостоев сосняков и ельников в условиях средней тайги Республики Коми, единичны (Осипов, Бобкова, 2016; Манов, 2017). Следовательно, накопление знаний пространственно-временных изменений структуры древостоев, эдификаторов сосновых экосистем, в процессе их развития представляет большой научный интерес.

Цель работы — оценить динамику состава, строения и возрастной структуры старовозрастных древостоев брусничных и черничных сосняков Северного Приуралья.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в коренных сосняках на территории Печоро-Ильчского биосферного заповедника и его буферной зоны Комсомольского лесничества, Верхне-Печорского участкового лесничества (61°44'40" с.ш., 57°06'25" в.д. и 61°56'54" с.ш., 57°55'53" в.д.). В фитоценозах сосняков брусничных и черничных типов предгорной и равнинной части Северного Приуралья, согласно общим нормативным указаниям и лесоводственным методикам, заложена серия постоянных пробных площадей (ППП). В сосняках брусничных на ППП 1 исследования выполнены в 2007 и 2018 гг., на ППП 12 — в 2012 и 2019 гг. В черничных типах сосняков на ППП 4 наблюдения проведены в 2009 и 2019 гг., на ППП 10 — в 2011 и 2019 гг. Первичная характеристика сосновых сообществ приведена в работе И.Н. Кутявина (2018). За период развития сосновые сообщества пройдены низовыми пожарами различной интенсивности от двух до пяти раз более 100 лет назад. В составе древостоев при господстве сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) присутствуют: ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), сосна сибирская, или кедр (*Pinus sibirica* Du Tour), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), береза пухляя и пушистая (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.). В составе подроста редко встречается тополь дрожащий, или осина (*Populus tremula* L.) (табл. 1). Сосняки произрастают на пирогенных

иллювиально-железистых и пирогенных иллювиально-гумусово-железистых песчаных подзолах.

Сосняк брусничный (ППП 1) располагается на предпойменной боровой террасе р. Печора. Обследование 2018 г. показало, что за десять лет с начала наблюдений в данном сосняке произошли значительные изменения в строении древостоя. В его составе появляется поколение деревьев сосны в возрасте 35–75 лет, перешедших из подростка. Обследование 2007 г. показало, что крупный подрост сосны в фитоценозе из-за сильной вытянутости стволов часто гибнет от снеголома. За прошедшие десять лет в составе древостоя сосняка отмечено появление единичных особей ели в возрасте 50–60 лет. С переходом крупного подростка в древостой и его частичным выпадением из состава количество подростка под пологом снижается с 4.2 до 2.6 тыс. экз. га<sup>-1</sup>. Увеличивается количество мелких (до 0.5 м) и средних (0.51–1.5 м) по высоте особей сосны. В составе подростка появляется кедр (табл. 1).

Коренной сосняк брусничный (ППП 12) развивается на флювиогляциальном повышении вдоль верхового болота. В составе подростка за десятилетний период увеличивается число деревьев преимущественно темнохвойных видов. Сосняк черничный (ППП 4), развивающийся на предпойменной боровой террасе р. Печора, по составу древостоя, как и на ППП 12, активно пополняется еловым элементом (табл. 1). Сосняк черничный (ППП 10) расположен между боровой террасой р. Печора и старым руслом реки (старицей). При первой и повторной инвентаризации ценоза отмечено незначительное увеличение количества подростка. Как и в сосняке черничном (ППП 4), размерные характеристики подростка сосны на ППП 10 сохраняются почти на одном уровне. За прошедшие восемь лет с начала наблюдений выявлен резкий скачок возобновления кедра с 10 до 40%. Подрост ели оставляет прочные количественные позиции (табл. 1).

В 2018–2019 гг. с целью получения более точных биометрических показателей деревьев использовалось современное таксационное оборудование Haglof. При сплошной перечислительной таксации на ППП к древостою отнесены деревья, имеющие на высоте 1.3 м диаметр  $\geq 6$  см, к подросту — деревья с диаметром  $< 6$  см. У каждого дерева в древостое проводилось измерение диаметра на высоте 1.3 м. Для оценки возрастной структуры древостоев у более половины деревьев на ППП отбирались керны. Пожарная история древостоев установлена согласно дендрохронологическим методам с использованием кернов и древесных спилов с живой и мертвой древесины, имеющей пожарные подсушины (Madany et al., 1982). Датировку древесных образцов и пожарной активности в сосняках проводили с использованием

Таблица 1. Характеристика таксационных показателей древостоев сосняков и подроста

Год учета	Состав	Элемент леса (ярус)	Густота, шт. га <sup>-1</sup>		Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>		Абсолютная полнота, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	Подрост	
			живой	сухой	живой	сухой		состав	густота тыс. экз. га <sup>-1</sup>
Сосняк брусничный ППП 1									
2007	10С	С	170	60	210.0	20.8	21	8С2Е + Ос, ед. Б	4.2
2018	10С ед. Е	С	528	68	211.8	26.0	21.3		
		Е	8	—	0.02	—			
	Итого		536	68	211.8	26.0			
Сосняк брусничный ППП 12									
2012	9С1Е + К, Б	С	317	37	177.6	11.4	24.9	6К2Е2С + Б	1.1
		Е	253	10	26.3	1			
		К	63	—	7	—			
		Б	30	—	5.3	—			
	Итого		663	47	216.2	12.4			
2019	8С2Е + К, Б	С	307	57	184.6	15.2	26.0	4К4С2Е + Б ед. Пх	7.2
		Е	393	23	34.2	1.9			
		К	107	—	10.6	—			
		Б	30	—	6.3	—			
	Итого		837	80	235.7	17.1			
Сосняк черничный ППП 4									
2009	9С1Е + Б, ед. К, Пх	С	243	28	315.1	38.6	32.9	5Е2Б2К1С + Пх	0.9
		Е	198	23	37.2	0.8			
		Б	53	—	12	—			
		К	20	—	1.6	—			
	Итого		514	28	365.9	38.6			
2019	8С2Е + Б ед. К, Пх	С	223	45	296.5	66.4	29.7	6К2Е2Б + С, Пх	2.2
		Е	573	58*	42.5	7.2*			
		Б	118	2	15.4	—			
		К	28	—	2.2	—			
		Пх	10	—	1.1	—			
	Итого		952	105	357.7	66.4			
Сосняк черничный ППП 10									
2011	10С	С (I)	473	120	262.2	113.9	24.7	9Е1К + С ед. Б	1.9
	8С1Е1Б	С (II)	80	—	7.3	—	3.9		
		Е (II)	40	—	1.4	—			
		Б (II)	10	—	0.8	—			
	Итого		603	120	271.7	113.9	28.6		
2019	10С	С (I)	500	161*	261.2	131.2*	21.5	5Е4К1С ед. Б	1.5
	7ЕЗБ	Е (II)	70	—	2.2	—	1.2		
		Б (II)	13	2	0.8	0.0			
	Итого		583	163	264.2	131.2	22.7		

Примечание: \* – включены свежие поваленные деревья. С – сосна обыкновенная, Е – ель сибирская, К – сосна сибирская (кедр), Пх – пихта сибирская, Б – береза повислая и пушистая.

прибора Lintab и компьютерных программ Tsap – Win (Rinn, 1996) и COFESHA (Holmes, 1983).

Обработку измерений таксационных показателей древостоев сосняков, полученных на ППП, проводили с использованием нормативов (Войнов и др., 2012) и компьютерных программ, предназначенных для статистической обработки и построения моделей регрессионного анализа. Оценка степени дифференциации биометрических показателей деревьев проведена по математико-статистическим методикам (Гусев, 2002). Классификация возрастной структуры древостоев дана по Г.Е. Кому и И.В. Семечкину (1970), которые предлагают выделять шесть типов возрастной структуры: абсолютно-одновозрастные, одновозрастные, условно-разновозрастные, ступенчато-разновозрастные, циклично-разновозрастные и абсолютно-разновозрастные. Также дополнен еще один относительно разновозрастный тип возрастного строения, находящегося на стадии перестройки или демутиации возраста, выделенного С.А. Дыренковым (1984).

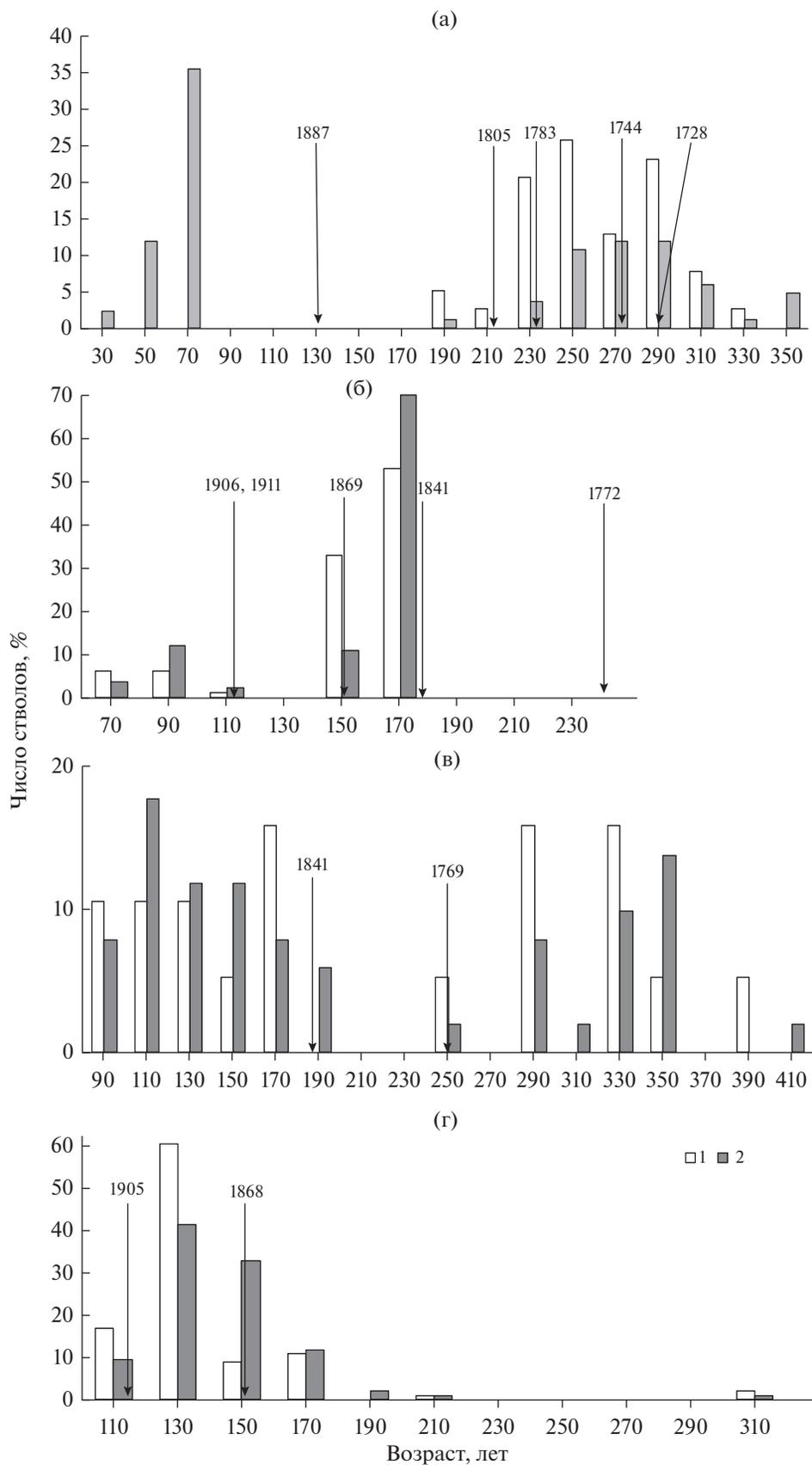
При оценке типов возрастной структуры применяли распределение числа деревьев на ППП с выделением в них поколений. За период формирования поколения принимали временной отрезок или “скачок” от начала накопления деревьев в древостое до его затухания, возникающего при определенных сложившихся условиях под пологом леса вследствие воздействия как экзо- (естественное изреживание), так и эндогенных (пожары) факторов. Такое выделение поколений в древостое наиболее приемлемо с точки зрения оценки возрастных смен (Гавриков, 1983). Так, по мнению данного автора, “поколение – это группа деревьев, реализовавшая общую экологическую нишу” (с. 22). Дополнительно нами приняты за поколения единичные старые материнские деревья, некогда занимавшие основное пространство древостоя. Хотя на данный момент они не оказывают значительного влияния на структуру древостоя, однако показывают его историю развития в пространственно-временном интервале.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

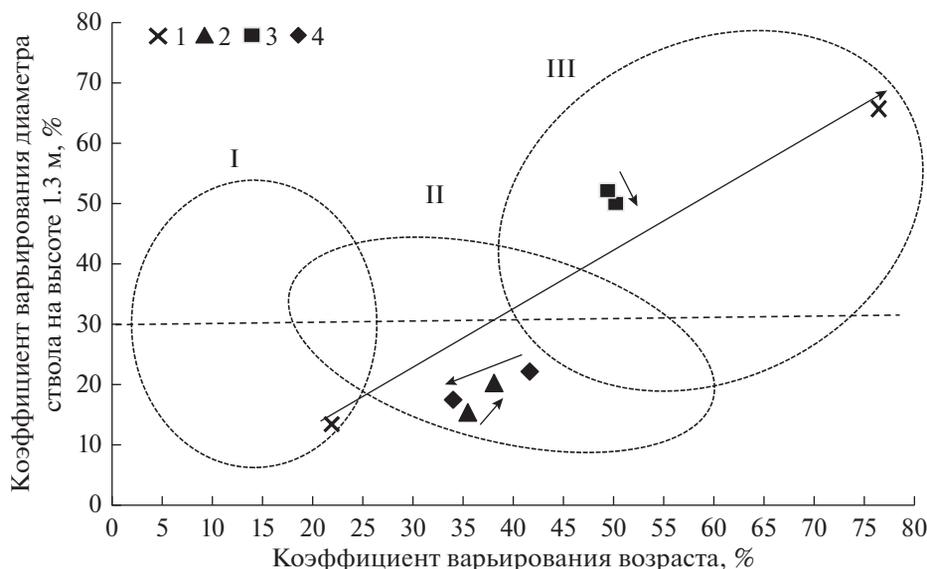
**Пожарная история исследуемых сосняков.** За период развития сосняк брусничный (ППП 1) был подвержен пяти низовым пожарам, пик которых приходился на XVIII в. Последний раз рассматриваемое сообщество подвергалось пирогенному воздействию 130 лет назад (1887 г.). При этом пожары с 1805 по 1728 гг. не вызывали разрывов в распределении деревьев по возрасту в первом поколении, а наоборот способствовали скачкам возобновления сосны (рис. 1а). Древостой на ППП 12 за период его развития был подвержен пирогенному воздействию три раза: в 1911, 1906 и 1869 гг. По пожарным подсушинам с

сухостойных деревьев и пней в сосняке установлены еще два старых пожара 1841 и 1772 гг., где пожар 1841 г. способствовал формированию первого (151–173 лет) поколения сосны (рис. 2б). Такая же дата пожара нами установлена на ППП 4 (рис. 1в). Однако эти два сосняка находятся на противоположных сторонах реки на расстоянии 2 км друг от друга. По-видимому, текущий год был засушливым и способствовал большому распространению огня на территории. В сосняке черничном (ППП 4) установлены два пожара, последний из которых прошел 178 лет назад в 1841 г. (рис. 1в). Сосна в древостое представлена пятью поколениями с преобладанием двух условно-разновозрастных, состоящих из старых деревьев второго поколения (290–360 лет) и деревьев пятого поколения (92–164 лет), сформировавшихся после пожара. Остальные три поколения деревьев сосны представлены единичными особями и состоят из остатков некогда преобладающего первого 400-летнего и двух 189- и 260-летних поколений деревьев, выживших при пожарах. Фитоценоз сосняка черничного на ППП 10 был охвачен двумя пожарами, прошедшими в 1905 и 1868 гг. Из рис. 1г видно, что пожар 1868 г. вызвал “скачок” возобновления, тем самым сформировав третье поколение сосны. За прошедшие 114 лет после второго пожара возобновление сосны практически отсутствовало.

**Динамика возрастной и размерной структуры.** За десятилетний период наблюдений в сосняках брусничных отмечается увеличение густоты деревьев на ППП 1 со 170 до 528, на ППП 12 – с 316 до 500 экз. га<sup>-1</sup>. Следует отметить, что на ППП 1 пополнение деревьев идет за счет соснового подраста, тогда как на ППП 12 в основном за счет крупных особей подроста ели и кедра. На ППП 1, несмотря на существенное увеличение численности особей молодого поколения сосны, наблюдается небольшая тенденция увеличения на 1.8 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> объема стволовой древесины. Невысокое увеличение запаса стволов в сосновом фитоценозе объясняется постепенным отпадом в нем деревьев старого материнского поколения. Сформированное новое поколение древостоя, состоящее из тонкомерных деревьев диаметром от 6 до 15 см, пока не оказывает существенного влияния на рост древесины стволов. Из табл. 1 видно, что, несмотря на снижение густоты сосны в древостое сосняка (ППП 12), происходит увеличение запаса стволовой древесины со 178 до 185 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. Такая тенденция накопления объема древесины объясняется наличием в древостое относительно большого числа деревьев старшего поколения в возрасте 150–173 лет, способных еще накапливать древесину. Проанализированные древесные керны показали, что за период наблюдений максимальные значения прироста по радиусу отмечались у деревьев сосны в возрасте 160 лет и соста-



**Рис. 1.** Распределения деревьев сосны по возрасту в сосняках: а, б – брусничных (ППП 1, 12); в, г – черничных (ППП 4, 10). (1) 2007 г. – а, 2012 г. наблюдений – б, 2009 г. – в, 2011 г. – г и (2) 2018 г. – а, 2019 г. – б, в, г. Стрелками указаны даты пожаров.



**Рис. 2.** Изменение коэффициентов вариации возраста и диаметра деревьев сосны в сосняках: брусничных 1 (ППП 1) и 2 (ППП 12); черничных 3 (ППП 4) и 4 (ППП 12). Овалами показаны области группирования типов возрастной структуры, полученных ранее см. по тексту. Стрелками показаны изменения коэффициентов вариации за исследуемый период.

вили в среднем 3.3 см. Количество отпавших деревьев сосны и ели в древостое исследуемого сосняка увеличивается с 47 до 80 экз. га<sup>-1</sup> с пополнением объема мертвой стволовой древесины на 5 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> (табл. 1). Выявлено усыхание единичных деревьев сосны, а также ветровальных и сломанных снегом особей сосны.

С образованием нового разновозрастного поколения на ППП 1 и пополнением его новыми деревьями сосны из подроста на ППП 12 изменяется амплитуда колебания возрастных и морфометрических показателей древостоев (табл. 2). С появлением нового поколения в составе древостоя сосняка на ППП 1 отмечается резкое изменение коэффициентов вариации всех наблюдаемых признаков с их увеличением на 30–55%, тогда как на ППП 12 данные показатели изменяются от 1 до 4%.

Для оценки дифференциации биометрических параметров деревьев в древостоях необходимо учитывать такие показатели, как асимметрия и эксцесс (Кузьмичев, 2013). С формированием нового поколения в древостое сосняка брусничного (ППП 1) асимметрия возраста изменяется незначительно. Эксцесс переходит в отрицательное значение  $-1.8$  (табл. 2), указывая на наличие двух обособленных кривых или поколений в древостое (рис. 1а). Показатель асимметрии диаметра деревьев сосны в древостое коренного сосняка за десять лет изменяется с  $-0.2$  до  $0.9$ , свидетельствуя о появлении в нем тонких деревьев. В первом поколении асимметрия диаметра остается в пределах своих значений ( $-0.2$ ). Показатель асимметрии по толщине деревьев второго поколения по-

казывает на преобладание в древостое тонких особей от 6 до 10 см, на что указывает средняя положительная асимметрия ( $0.6$ ). Показатель эксцесса деревьев сосны в древостое по диаметру переходит из положительной островершинной ( $3.5$ ) в отрицательную плосковершинную кривую ( $-0.7$ ). Асимметрия диаметра на современном этапе развития сосняка как в древостое, так и в поколениях отрицательная, что говорит о рассеянности диаметров деревьев сосны (табл. 2).

По мнению Е.С. Мельникова (2002), при сильной конкуренции деревьев в фитоценозах с преобладающим участием деревьев близких размеров отмечается высокая положительная величина эксцесса. По нашим данным (табл. 2), у сосны в первом поколении сосняка брусничного (ППП 1), несмотря на повышение конкуренции со стороны деревьев второго поколения, показатель эксцесса увеличивается незначительно, смещаясь в сторону нулевого значения. Такая тенденция, вероятно, связана с частичным отпадом угнетенных деревьев первого поколения и, как следствие, увеличением концентрации деревьев в кривой высот около среднего значения, тогда как по диаметру эксцесс в первом поколении снижается, переходя из островершинной ( $3.5$ ) в плосковершинную кривую ( $-1.3$ ).

Показатели асимметрии возраста деревьев сосны на ППП 12 остаются в пределах отрицательных значений. С пополнением тонкомерных деревьев второго поколения этот показатель смещается к нулевому значению с  $-2.5$  до  $-1.8$ . С увеличением амплитуды колебания возраста значе-

Таблица 2. Изменения статистических показателей древостоев сосняков

Древесная порода (год наблюдения)	Покорение	$M_A \pm m_{MA},$ ( $A_{min}-A_{max}$ )	$CV_A, AS_A, E_A$	$M_D \pm m_{MD},$ ( $D_{min}-D_{max}$ )	$CV_D, AS_D, E_D$	$M_H \pm m_{MH},$ ( $H_{min}-H_{max}$ )	$CV_H, AS_H, E_H$
Брусничный (ППП 1)							
С (2007)	I	264 ± 6, (181–344)	13.3, 0.4, 0.5	39.1 ± 1.6 (20.0–62.0)	21.9, –0.2, 3.5	20.2 ± 0.6 (12.0–24.5)	11.7, –0.1, –0.8
С (2018)	I–II	170 ± 12, (34–355)	65.6, 0.2, –1.8	18.2 ± 1.2 (6.1–62.0)	76.4, 0.9, –0.7	13.0 ± 0.5 (4.8–25.1)	40.8, 0.6, –0.8
(2018)	I	279 ± 6, (192–355)	12.7, 0.2, 0.1	35.4 ± 1.2 (21.2–62.0)	23.5, –0.2, –1.3	19.3 ± 0.4 (12.4–25.0)	15.6, –0.2, 0.1
(2018)	II	63 ± 1, (34–75)	14.7, –1.3, 1.7	8.7 ± 0.3 (6.1–14.9)	25.8, 0.6, –0.6	9.6 ± 0.2 (4.8–15.0)	22.4, 0.1, –0.5
Е (2018)		50–61	–	6.2–6.7	–	5.2–6.9	–
Брусничный (ППП 12)							
С (2012)	I–II	152 ± 3 (96–165)	15.3, –2.5, 4.8	26.6 ± 0.9 (6.0–45.9)	35.5, 0.14, –0.5	17.0 ± 0.5 (5.0–22.5)	22.5, –0.8, 0.1
С (2019)	I–II	154 ± 3 (72–173)	19.8, –1.8, 1.4	26.8 ± 1.0 (6.0–48.1)	36.4, –0.2, –0.4	17.5 ± 0.4 (7.3–23.6)	23.3, –0.8, 0.3
(2012)	I	159 ± 1 (143–165)	3.7, –1.7, 1.9	28.4 ± 1.0 (14.0–45.9)	27.7, 0.2, –0.6	17.7 ± 0.4 (10.5–22.5)	16.8, –0.5, –0.4
(2019)	I	167 ± 1 (151–173)	3.5, –1.7, 1.9	29.7 ± 1.0 (15.3–48.1)	26.5, –0.2, –0.6	19 ± 0.4 (10.8–23.6)	16.6, –0.5, –0.4
(2012)	II	87 ± 4 (72–104)	11.9, –0.13, 0.03	10.1 ± 1.1 (6.0–23.1)	31.3, –0.3, –1.5	10.4 ± 0.9 (7.0–13.5)	25.3, –0.2, –1.6
(2019)	II	89 ± 3 (72–112)	12.5, 0.5, –0.3	11.7 ± 1.5 (6.0–26.1)	46.6, 1.5, 3.2	10.9 ± 0.8 (7.3–15.8)	26.7, 0.1, –1.4
Е (2012)	I	136 ± 6 (96–158)	13.9, –0.9, 1.4	12.9 ± 0.4 (8.0–22.0)	28.8, 0.7, –0.2	9.6 ± 1.6 (5.0–19.5)	51.9, 1.3, 0.5
Е (2019)	I	138 ± 5 (80–166)	17.0, –0.7, 0.1	10.8 ± 0.4 (6.0–22.9)	38.1, 0.8, 0.1	9.3 ± 0.4 (3.7–19.4)	38.7, 0.7, –0.1
К (2012)	I	108 ± 5 (70–140)	17.7, –0.7, 0.5	14.2 ± 1.3 (8.0–24.0)	39.4, 0.3, –1.4	9.8 ± 1.5 (5.0–16.5)	43.3, 0.5, –1.5
К (2019)	I	112 ± 5 (78–148)	18.2, 0.1, –0.3	12.5 ± 1.1 (6.3–25.7)	47.1, 0.9, –0.5	9.9 ± 0.7 (4.2–17.1)	39.0, 0.4, –1.1
Черничный (ППП 4)							
С (2009)	I–V	198 ± 25 (82–400)	50.2, 0.6, –1.4	36.4 ± 2.0 (8.5–72.0)	50.0, –0.04, –1.4	22.2 ± 0.5 (14.6–31.2)	19.3, 0.1, –1.5
С (2019)	I–V	211 ± 14 (94–410)	47.4, 0.5, –1.5	31.1 ± 1.7 (6.8–72.0)	52.0, 0.5, –1.2	20.0 ± 0.5 (8.2–31.2)	24.0, –0.1, –0.1
(2009)	I	400	–	60.0	–	28.0	–
(2019)	I	410	–	60.0	–	28.0	–
(2009)	II	321 ± 6 (280–350)	7.3, –0.5, –0.1	48.3 ± 2.6 (31.4–72.0)	22.3, 0.1, –0.9	27.8 ± 0.9 (22.0–31.2)	8.2, 0.8, –1.4
(2019)	II	334 ± 4 (290–360)	6.5, –0.6, –0.8	49.9 ± 2.5 (33.0–72.0)	20.3, 0.2, –0.8	25.7 ± 0.7 (22.0–31.2)	10.4, 0.4, –0.4
(2009)	III	250	–	38.5	–	20.5	–
(2019)	III	260	–	39.3	–	20.5	–
(2009)	IV	178 ± 5 (175–180)	–	24.7 (22.7–26.4)	–	22.7 (21.5–23.8)	–
(2019)	IV	188 (186–190)	–	26.4 (24.4–28.1)	–	22.7 (21.5–23.8)	–
(2009)	V	121 ± 4 (82–154)	18.4, 0.1, –1.2	19.6 ± 1.1 (8.5–36.4)	30.8, 0.8, 1.7	18.3 ± 0.6 (11.1–21.1)	8.8, 0.4, 0.6

Таблица 2. Окончание

Древесная порода (год наблюдения)	Поколение	$M_A \pm m_{MA}$ , ( $A_{min}-A_{max}$ )	$CV_A, As_A, E_A$	$M_D \pm m_{MD}$ , ( $D_{min}-D_{max}$ )	$CV_D, As_D, E_D$	$M_H \pm m_{MH}$ , ( $H_{min}-H_{max}$ )	$CV_H, As_H, E_H$
(2019)	V	132 ± 4 (94–164)	16.6, –0.04, –1.3	20.8 ± 1.3 (6.8–37.4)	33.0, 0.2, 0.4	18.6 ± 0.7 (8.2–25.4)	20.3, –0.8, 1.3
Е (2009)	I	125 ± 3 (101–164)	12.8, 0.6, –0.7	12.4 ± 0.8 (7.0–22.4)	35.4, 0.5, –0.9	16.7 ± 3.4 (12.7–22.4)	20.5, 0.2, 1.2
Е (2019)	I	100 ± 2 (105–174)	12.4, 0.4, –0.3	10.5 ± 0.3 (6.0–28.9)	39.9, 1.3, 0.1	9.9 ± 0.3 (3.0–22.8)	42.7, 0.7, 0.1
Черничный (ППП 10)							
С (2011)	I–IV	137 ± 3 (101–312)	22.1, 3.9, 20.2	21.4 ± 0.9 (7.4–56.2)	41.7, 1.3, 3.0	19.0 ± 0.5 (5.0–26.5)	25.1, –0.6, –0.2
С (2019)	I–IV	144 ± 3 (111–316)	17.3, 3.9, 24.5	22.2 ± 0.5 (7.9–58.5)	34.0, 0.9, 2.1	19.3 ± 0.2 (8.4–28.5)	17.5, –0.6, 0.4
(2011)	I	312 (308–312)	–	55.1 (53.9–56.2)	–	26.0 (25.5–26.5)	–
(2019)	I	316	–	58	–	27.4	–
(2011)	II	210	–	48.1	–	25.5	–
(2019)	II	218	–	49.9	–	26.4	–
(2011)	III	164 ± 1 (161–173)	2.7, 3.1, 0.6	28.1 ± 2 (13.7–36.9)	23.1, –1.2, 1.4	21.1 ± 1.4 (11.5–25.5)	21.3, –1.2, 0.7
(2019)	III	171 ± 2 (162–181)	3.3, 0.4, 0.2	28.0 ± 2 (14.5–38.7)	26.4, –0.7, 0.4	21.1 (12.4–26.5)	23.0, –0.7, –0.9
(2011)	IV	129 ± 1 (101–159)	9.1, –0.3, 0.4	19.5 ± 0.7 (7.4–36.2)	34.0, 0.3, –0.4	18.5 ± 0.5 (5.0–26.0)	25.1, –0.6, –0.1
(2019)	IV	136 ± 1 (111–156)	7.4, –0.7, 0.3	21.6 ± 0.7 (10.0–38.0)	28.5, 0.3, –0.3	19.7 ± 0.5 (8.4–26.9)	21.7, –0.5, –0.2
Е (2011)	I	98 ± 5 (79–104)	10.7, –2.1, –4.6	10.0 ± 0.6 (8.0–16.0)	25.3, 0.9, 0.03	7.8 ± 1.3 (6.0–11.5)	32.2, 1.8, 3.2
Е (2019)	I	112 ± 2 (87–132)	8.7, –0.7, 2.2	7.6 ± 0.3 (6.0–10.3)	18.0, 0.3, –0.4	6.1 ± 0.5 (3.9–9.9)	25.8, 1.2, 2.7

Примечания:  $A$  – возраст (лет),  $D$  – диаметр (см),  $H$  – высота (м).  $M_X \pm m_{MX}$  – среднееарифметическое значение наблюдаемых признаков и его ошибка,  $X_{min}-X_{max}$  – минимальное и максимальное значение наблюдаемых признаков,  $CV_X$  – коэффициент вариации,  $As_X$  – асимметрия,  $E_X$  – эксцесс. Прочерк указывает на недостаточное количество данных для статистической оценки.

ние эксцесса смещается в сторону нуля, изменяясь от 4.8 до 1.8. В первом поколении показатели асимметрии и эксцесса остаются в пределах своих значений. Во втором поколении асимметрия возраста смещается в сторону преобладания младших по возрасту особей сосны, изменяясь с –0.1 до 0.5, что говорит о небольшом пополнении данного поколения молодыми особями сосны из подраста. Эксцесс возраста увеличивается от 0.03 до 0.3. У ели и кедра с увеличением густоты тонкомерных молодых особей в древостое сосняка асимметрия возраста повышается, занимая правостороннюю кривую. Значение эксцесса снижается.

Коэффициенты асимметрии по толщине у сосны в древостое сосняка брусничного (ППП 12) за восемь лет смещаются в отрицательную сторону, о чем свидетельствует увеличение преобладающего количества деревьев выше среднего диамет-

ра. Схожая тенденция отмечается у сосны в первом поколении. Показатели эксцесса в сосновой части древостоя и в первом поколении остаются на прежнем уровне. Во втором поколении сосны асимметрия смещается из левосторонней (–0.3) в правостороннюю кривую (1.5), свидетельствуя об увеличении тонких деревьев сосны. У деревьев сосны второго поколения эксцесс распределения деревьев по толщине смещается в положительную сторону, кривая становится более островершинной. У темнохвойных видов, участвующих в составе древостоя сосняка, отмечается схожая тенденция перестроения асимметрии по толщине в сторону положительного значения.

В сосняке черничном (ППП 4) за период наблюдений выявлено небольшое (на 2.2%) снижение запасов стволовой древесины. Основное снижение ее объема происходит в сосновой части

древесного яруса в результате усыхания деревьев старых поколений и повреждения снегом тонкомерных стволов сосны. Густота соснового элемента за десять лет уменьшается с 243 до 223 экз. га<sup>-1</sup>. Количество сухостойных деревьев сосны увеличивается с 28 до 45 экз. га<sup>-1</sup>. В отличие от брусничных сосняков (ППП 1 и 12), в древостое сосняка черничного на ППП 4 за прошедший период сосновая часть ценоза пополнилась только тремя деревьями сосны, которые перешли из особой крупной подраста. За десять лет с начала наблюдений в древостое увеличивается густота деревьев ели с 198 до 573 экз. га<sup>-1</sup> и, как следствие, отмечается повышение объема стволовой древесины на 5.3 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>.

При первой инвентаризации в древостое сосняка черничного (ППП 10) был выявлен активный отпад деревьев сосны старших поколений. Причиной их массовой гибели, вероятно, послужил крупный ветровал, прошедший в непосредственной близости от ППП 10 в 2009 г. В 2011 г. на обследуемом участке сосняка была отмечена, по визуальным наблюдениям, вспышка короеда. В сосняке присутствовали единично вываленные деревья и большое количество свежего сухостоя. Как показали последние наблюдения, распад старых поколений продолжился, что подтверждается снижением густоты сосны с 553 до 500 экз. га<sup>-1</sup> и понижением запаса стволовой древесины сосны на 8.3 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. При повторном пересчете отмечена вызванная снеголомом гибель особой сосны мелкой категории, относящихся к четвертому поколению.

В связи с постепенным отмиранием старых деревьев сосны в сосняке (ППП 4) коэффициенты вариации по всем наблюдаемым признакам в сосновой части древостоя за десять лет наблюдений изменяются незначительно, оставаясь в пределах больших и средних значений (табл. 2). В пределах поколений величина коэффициента изменчивости показателей также остается постоянной, за исключением пятого поколения, где вариация диаметра увеличивается с 30.8 до 33.0%, высоты — с 8.8 до 20.3% (табл. 2), свидетельствуя о неравномерности роста деревьев и увеличении амплитуды колебаний этих признаков. В процессе распада отставших в росте мелких деревьев сосны в древостое на ППП 10 и увеличения высоты за десять лет сосновая часть второго яруса перешла в первый (табл. 1). Об этом свидетельствует снижение вариации возраста с 22 до 17, диаметра с 42 до 34%. С выпадением мелких деревьев значение средней высоты увеличивается незначительно, однако коэффициент изменчивости высоты становится меньше, снижаясь с 25 до 17.5% (табл. 2).

Асимметрия возраста сосны в древостое сосняка черничного (ППП 4) за наблюдаемый период остается в пределах положительных значений, указывая на преобладание деревьев младшего пя-

того поколения. В пределах поколений асимметрия возраста также постоянна. Отрицательная величина эксцесса в древостое и в поколениях свидетельствует о плосковершинности кривых распределения деревьев по возрасту. В исследуемом сосняке черничном в связи со снижением среднего диаметра и высоты показатели асимметрии диаметра смещаются в сторону преобладания мелких по толщине деревьев. Асимметрия распределения деревьев по высоте изменяется незначительно, смещаясь в отрицательную сторону. Показатель эксцесса рядов распределения деревьев по диаметру в сосняке смещается к нулевому значению. Несмотря на усыхание крупных деревьев второго поколения, значения асимметрии и эксцесса диаметра остаются в пределах постоянных значений. В пятом поколении с увеличением среднего диаметра сосны асимметрия смещается в сторону преобладания средних по толщине деревьев, изменяясь от 0.8 до 0.4, что указывает на относительно хороший прирост большинства особой сосны данного поколения. Показатель эксцесса изменяется с 1.7 до 0.4.

Смещение показателей асимметрии по диаметру в сторону нулевого значения с 1.3 до 0.9 говорит об увеличении числа крупных деревьев в древостое сосняка черничного (ППП 10). Эксцесс по толщине снижается, приобретая черты плосковершинной кривой. В третьем поколении деревьев сосны коэффициент асимметрии стремится к нулевому значению с  $-1.2$  до  $-0.7$ , тогда как в младшем поколении асимметрия толщины остается на прежнем уровне (0.3). По высоте показатели меры косости в поколениях смещаются также в сторону нулевых значений. Коэффициент эксцесса высоты как в древостое, так и в поколениях в процессе его развития варьирует. Следует отметить, что за наблюдаемый период (восемь лет) все деревья сосны перешли в первый ярус сосняка. Такой переход определяется отпадом отставших в росте деревьев младших поколений и хорошим приростом их по высоте.

Согласно распределению деревьев по возрасту на ППП 4 (рис. 3а) видно, что ель в возрасте от 105 до 174 лет параллельно с сосной активно занимала пространство после пожара 1841 г. С поступлением в еловую часть древостоя тонкомерных деревьев отмечается снижение ее средних таксационных показателей. Увеличиваются значения варьирования по всем наблюдаемым признакам. Асимметрия диаметра и высоты смещаются в сторону преобладания мелких деревьев ели. Эксцесс диаметра переходит в положительную сторону, тогда как по высоте кривая становится более плосковершинной, смещаясь в отрицательную сторону.

В северотаежных сосняках Архангельской области и Республики Коми при длительном отсут-

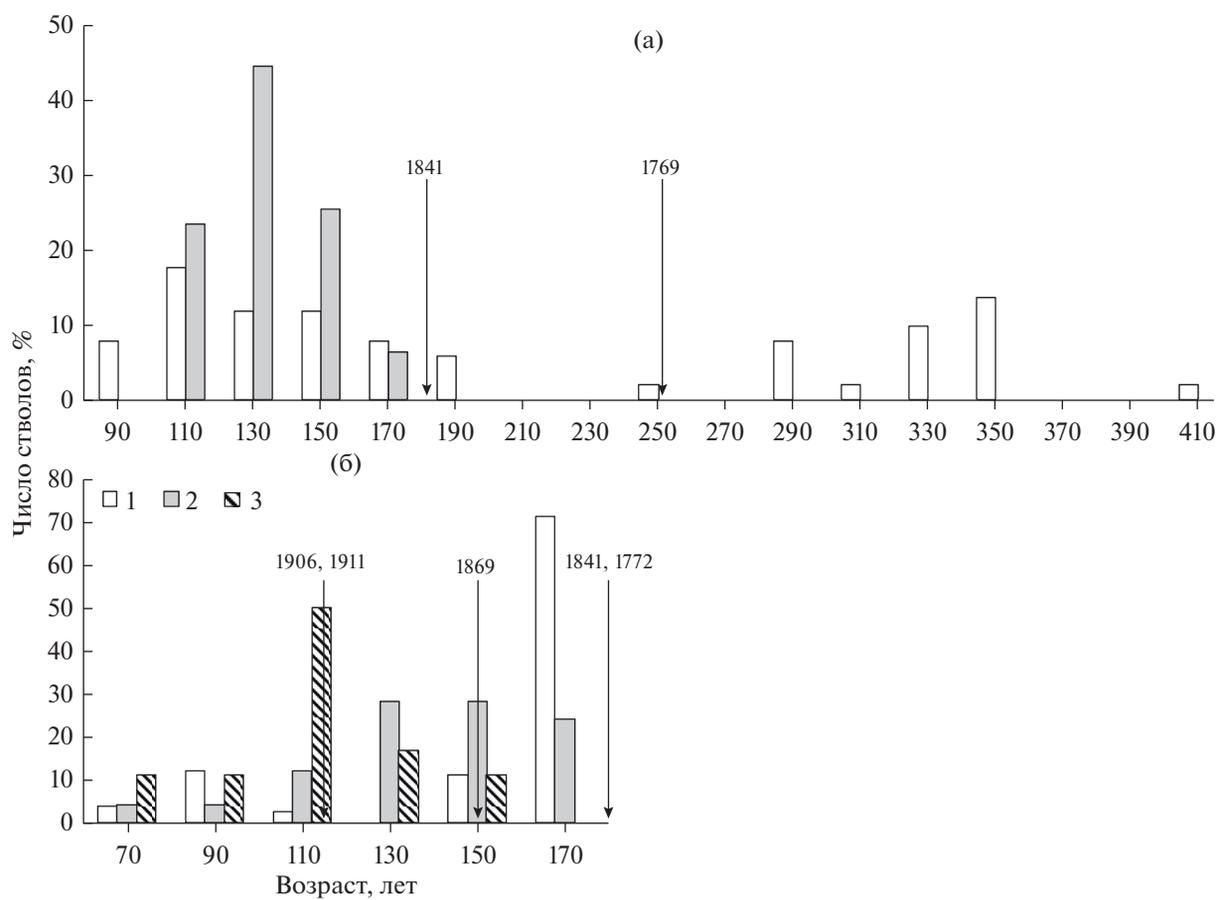


Рис. 3. Распределение деревьев по возрасту хвойных видов в сосняках: а – черничном (ППП 4); б – брусничном (ППП 12); 1 – сосна обыкновенная, 2 – ель сибирская; 3 – сосна сибирская (кедр). Условные обозначения см. рис. 1.

ствии или слабой пожарной активности ель способна занимать значительные пространства в лишайниковых сообществах, вытесняя из них сосну (Листов, 1986; Семенов и др., 1998). При высокой интенсивности пожара в сосняках темнохвойные виды гибнут неминуемо (Непомилуева, 1974). На участках сосняка брусничного и черничного (ППП 4, 12) при длительном отсутствии пожаров или их слабой активности наблюдается тенденция смены светлохвойных сосновых сообществ на темнохвойные. Так, по характеру горения последние три пожара в сосняке брусничном на ППП 12 (1869, 1906 и 1911 гг.), по-видимому, носили характер слабой пирогенной активности, о чем свидетельствует присутствие в составе древостоя сосняка большого количества особей ели и кедра. В сосняке входящие в состав ель и кедр представлены одним поколением деревьев, имеющим приблизительно схожий максимальный и минимальный возраст (табл. 2). Прошедшие беглые низовые пожары в сосняке не вызвали полную гибель темнохвойных видов, а, напротив, способствовали их увеличению в составе древо-

стоя (рис. 3б). Пожар 1869 г. вызвал “вспышку” возобновления ели и кедра. Однако после этого пожара возобновление сосны практически отсутствовало, что, видимо, связано с загущенностью древостоя особями сосны первого поколения, препятствующего появлению нового поколения соснового подроста. Последние два пожара, прошедшие с коротким интервалом в пять лет (1906 и 1911 гг.), уничтожили часть деревьев подроста светлохвойных и темнохвойных видов, способствуя появлению второго поколения сосны, а также вспышке возобновления кедра. Как показали наблюдения в данном древостое, пожары низкой интенсивности иногда могут содействовать смене более пожароустойчивых светлохвойных сообществ на темнохвойные. Теневыносливые ель и кедр, развивающиеся на автоморфных подзолистых почвах, хотя и отличаются замедленным ростом по диаметру и высоте, но способны сдерживать возобновление сосны и даже вытеснять ее со временем при длительном отсутствии или слабой активности пожаров. Соответственно, появление в составе древостоев сосняков темнохвойных

видов приведет к межвидовой конкуренции, что, в свою очередь, отразится на размерной и возрастной структуре древостоя (Lilja, Kuuluvainen, 2005).

В притундровых сосняках брусничных и черничных типов по мере увеличения числа поколений деревьев в древостоях коэффициенты варьирования возраста, диаметра и высоты увеличиваются, иногда превышая 70% (Семенов и др., 1998). Построенная нами ранее (Кутявин, 2018) модель связи коэффициентов изменчивости возраста с диаметром стволов в сосняках Северного Приуралья и модель, предложенная ранее для ельников Архангельской области И.И. Гусевым (1962), позволила достаточно точно прогнозировать изменения возрастной структуры древостоев в динамике (рис. 2). Представленные области: I – условно-разновозрастный, II – относительно-разновозрастный с демулационными фазами динамики и III – ступенчато-разновозрастный тип возрастной структуры – были построены для исследованных постпирогенных сосняков ранее (Кутявин, Манов, 2020). Из приведенной модели видно смещение вариации диаметра и высоты на ППП из одного типа возрастной структуры в другой при первом и последующем исследованиях (на рис. 2 показаны стрелками). Так, в сосняках брусничных с появлением нового поколения (ППП 1) или пополнением молодого поколения новыми деревьями сосны (ППП 12) вариация смещается или стремится в область ступенчато-разновозрастных древостоев. В сосняках черничных на ППП 4 и 10 прослеживается тенденция снижения коэффициентов варьирования, что связано с распадом старых материнских поколений и, как следствие, с их переходом в область условно-разновозрастных (ППП 10) или относительно-разновозрастных с демулационными фазами динамики (ППП 4) типов возрастной структуры.

Чистые по составу древостои сосняков Сибири находятся в состоянии постоянного динамического развития, в котором отпад деревьев маловероятен (Верхунов, 1976). Сосняки брусничные в Карелии при длительном отсутствии пожаров носят циклический (волнообразный) тип распределения деревьев по возрасту, и этот тип сохраняется при пожарах слабой интенсивности. Возобновительный процесс в них непрерывен, поэтому разрывы между поколениями деревьев в древостоях не образуются (Зябченко, 1984). Проведенные нами ранее исследования возрастной структуры в древостоях коренных среднетаежных сосняков Республики Коми показывают, что циклическая структура распределения деревьев не встречается. Наиболее часто сосняки Приуралья представлены ступенчато-разновозрастной структурой с разрывными поколениями деревьев сосны и формируются даже при длительном отсутствии огня или его полном отсутствии, например, сосняки сфагновые (Кутявин, 2018; Кутявин, Манов, 2020).

Исследования, проведенные в центральной и северной Швеции, показали, что немаловажным фактором волнообразного возобновления сосны является климат (Agren, Zackrisson, 1990). Согласно нашим данным, в чистом по составу сосняке брусничном (ППП 1) и сосняках черничных (ППП 4, 10) с примесью в составе ели древостои характеризуются ступенчатой возрастной структурой с разрывами между поколениями. При этом в двух случаях разрывы между поколениями вызваны не пожарной активностью, а переизбыточностью пространства деревьями верхнего яруса и как следствие полным отсутствием возобновления. В сосняке брусничном (ППП 1) до момента образования второго поколения возобновление отсутствовало на протяжении 117 лет (рис. 1а). В сосняке черничном (ППП 10), несмотря на активное усыхание деревьев первых поколений, сопровождаемое освобождением пространства для возобновления, количество соснового подростка остается незначительным (табл. 1). Длительное отсутствие возобновления сосны также может ограничиваться беглыми низовыми пожарами слабой интенсивности (Листов, 1986). Такие пожары достаточно сложно установить при датировке пирогенной активности на участках (Кутявин, 2018). Ранее показано (Галенко, 1983), что в черничных сосняках молодые особи сосны под пологом древостоя не испытывают недостатка светового довольствия. Основной причиной отсутствия возобновления сосны под пологом древостоев, развивающейся на автоморфных почвах, является нехватка элементов минерального питания в почве, в частности, таких как азот, калий, фосфор, а также влияние старших поколений деревьев сосны, перехватывающих основные питательные элементы (Листов, 1986). Такие условия ведут к жестким конкурентным отношениям между особями деревьев, причем, чем старше древостой, тем сильнее влияние микроценологических эффектов (Демаков, 2018). Известно также, что после пожаров в сосняках на автоморфных почвах происходит улучшение эдафических условий, приводящее к “взрыву” возобновления сосны (Engelmark, 1993; Angelstam, 1998).

Накопленная под пологом сосняка черничного (ППП 4) ель, несмотря на то, что характеризуется относительно низкими темпами роста, способна препятствовать возобновлению сосны. Исследования в 2009 и 2019 гг. показали наличие в его составе подростка единичных особей сосны, находящихся на стадии самосева или подростка мелкой категории крупности (0.25–0.5 м), располагающихся преимущественно в окнах и на микроповышениях. За наблюдаемые десять лет под пологом сосняка более чем в два раза увеличивается количество подростка с преобладанием темнохвойных видов. В составе подростка значительно (до 60%) увеличивается доля кедра. Береза и

ель участвуют в равных долях (20%), тогда как сосна теряет свои позиции, снижая участие в возобновлении с 10 до 4% (табл. 1). За десятилетний период наблюдений отмечается более чем в два раза увеличение количества в составе древостоя березы, пополняющейся также из тонкомера и поросли старых поваленных деревьев. Крупные особи березы имеют схожий возраст с сосной (82–170 лет) пятого поколения и елью. Максимальное значение возраста березы свидетельствует о ее одновременном послепожарном возобновлении с сопутствующими в составе породами. Максимальный возраст кедра составляет 123 года, что говорит о его закреплении на данном участке сосняка только через 50 лет после пожара (табл. 2).

Большая роль в продуктивности лесов в последнее время связана с изменением климатических условий. Согласно исследованиям в управляемых лесах Финляндии за период с 1971 по 2010 гг., средний прирост объема древесины составил порядка 37%, где наиболее высокая продуктивность отмечается в северных районах страны, достигая 45% от общих объемов (Henttonen et al., 2017). Проведенные недавние исследования на ППП в смешанных горных лесах Словакии (Sumichrast et al., 2020) показали довольно высокий прирост древесины и увеличение густоты в хвойно-лиственных древостоях. По мнению авторов, одной из причин увеличения продукционной способности этих древостоев является потепление климата. По нашим данным, полученным на пробных площадях, продуктивность стволовой древесины в коренных сосняках остается на довольно стабильном уровне. Увеличение запаса древесины отмечается в сосняках брусничных на  $1.8 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$  (ППП 1), что связано с появлением в древостое новых поколений деревьев сосны, а также относительно хорошим приростом старших поколений в возрасте 160 лет на  $7 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$  (ППП 12). Черничные сосняки, наоборот, теряют запасы древесины на  $7.5\text{--}18.6 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , что связано с распадом старых материнских поколений и длительным отсутствием возобновления сосны под их пологом. Постепенное снижение продукционной способности сосны в сосняках черничных (ППП 4, 10) обусловлено длительным отсутствием пожарной активности и сильной загущенностью медленно развивающейся ели, препятствующей возобновлению сосны. С.С. Зябченко (1984) указывал, что пирогенная активность во многом способствует образованию, росту и развитию новых поколений сосны в сосняках и увеличивает устойчивость и продукционную способность коренных сосновых экосистем Севера.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Десятилетние наблюдения за динамикой развития древостоев в коренных среднетаежных сос-

няках с давностью пирогенного воздействия более ста лет назад показали значительную динамичность изменения в их строении. Вариационный анализ размерной и возрастной структуры указывает на относительно большие изменения статистических показателей морфоструктуры древостоев. С отпадом угнетенных деревьев сосны в старших поколениях отмечается увеличение средней высоты, что, вероятно, связано с увеличением конкуренции со стороны младших поколений и сопутствующих в составе древесных пород и приводит к усыханию угнетенных деревьев старших поколений. При этом показатели асимметрии диаметра в данных поколениях находятся на относительно стабильном уровне. Приведенная модель связи варьирования возраста с изменением диаметра стволов для среднетаежных сосняков наглядно показывает переход древостоев из одного типа возрастной структуры в другой. При длительном отсутствии или слабой пожарной активности, а также при участии в составе древостоя ели наблюдается тенденция сукцессионной смены сосновых сообществ на еловые. Важными факторами в развитии древостоев в сосновых фитоценозах являются климатические и почвенно-экологические факторы. Дальнейшее накопление знаний о динамике развития коренных сосняков Северного Приуралья позволит глубже познать их современную природу в пространственно-временном интервале развития, а также разработать охранно-хозяйственные мероприятия.

\*\*\*

Авторы выражают благодарность проф. д. б. н. К.С. Бобковой за помощь и ценные рекомендации при выполнении данной работы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березовская Ф.С., Карев Г.П.* Моделирование динамики древостоев // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 7–19.  
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150302>
- Верхунов П.М.* Закономерности строения разновозрастных сосняков. Новосибирск: Наука, 1976. 255 с.
- Войнов Г.С., Чупров Н.П., Ярославцев С.В.* (ред.) Лесотаксационный справочник по северо-востоку европейской части Российской Федерации (нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми). Архангельск: Правда Севера, 2012. 672 с.
- Гавриков В.Л.* О концептуальности модели смены поколений хвойных // Структурно-функциональные взаимосвязи и продуктивность фитоценозов. Красноярск, 1983. С. 20–31.
- Галенко Э.П.* Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.

- Гусев И.И. К вопросу о возрастной структуре ельников Архангельской области // Лесной журн. 1962. № 2. С. 20–27.
- Гусев И.И. Моделирование экосистем. Архангельск: АГТУ, 2002. 112 с.
- Демаков Ю.П. Структура и закономерности развития лесов Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Поволжский гос. технолог. ун-т, 2018. 432 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
- Жила С.В., Иванова Г.А., Иванов В.А., Цветков П.А. Лесовозобновление после пожаров разной интенсивности в сосняках Средней Сибири // Сибирский лесной журн. 2019. № 6. С. 53–62. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190606>
- Зябченко С.С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Кутявин И.Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 176 с. DOI
- Кутявин И.Н., Манов А.В. Возрастная структура древостоев под воздействием пожаров в сосняках Северного Приуралья (республика Коми) // Вестник Северо-Восточного центра ДВО РАН. Биологические науки. 2020. № 3. С. 47–59. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2020-3-47-59>
- Листов А.А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.
- Манов А.В., Кутявин И.Н. Размерная, возрастная и пространственная структура древостоев постпирогенных среднетаежных сосняков на автоморфных почвах (на примере Республики Коми) // Сибирский лесной журн. 2019. № 6. С. 100–110. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190611>
- Манов А.В. Динамика горизонтальной структуры древостоя коренного разнотравно-черничного ельника подзоны средней тайги Республики Коми // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 5. С. 573–580. <https://doi.org/10.7868/S0002332917050137>
- Мельников Е.С. Конкуренция и компромиссное распределение ресурсов в древостое: Результаты изучения автоколебания радиального прироста // Известия СПбЛТА. 2002. Т. 168. Вып. 10. С. 25–31.
- Мишко А.Е., Ставрова Н.И., Горшков В.В. Онтогенетическая структура популяций *Picea obovata* (Pinaceae) на разных стадиях послепожарных сукцессий в северо-таежных сосново-еловых лесах // Ботанический журн. 2018. Т. 103. № 9. С. 1124–1152. <https://doi.org/10.7868/S0006813618090041>
- Нагимов З.Я., Нагимов В.З., Артемьева И.Н. Ход роста сосновых древостоев в лишайниковом типе леса Ханты-Мансийского автономного округа // Известия высших учебных заведений “Лесной журн.”. 2010. № 5. С. 7–11.
- Непомилуева Н.И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северо-востоке европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. 184 с.
- Осинов А.Ф., Бобкова К.С. Биологическая продуктивность и фиксация углерода среднетаежными сосняками при переходе из средневозрастных в спелые // Лесоведение. 2016. № 5. С. 346–354.
- Проскуряков М.А. Проблема хронобиологической цикличности движения свойств лесных экосистем. Сообщение 1 // Сибирский лесной журн. 2015. № 2. С. 71–84. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150607>
- Рысин Л.П., Вакуров А.Д., Павлова В.Ф. Значение постоянных пробных площадей в лесоводственных исследованиях // Лесоведение. 1981. № 1. С. 60–66.
- Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П. Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: Пресс А, 1998. 334 с.
- Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: АГТУ, 2002. 380 с.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Кракснер Ф., Онучин А.А. Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки // Сибирский лесной журн. 2017. № 6. С. 3–25. <https://doi.org/10.15372/SJFS20170601>
- Agren J., Zackrisson O. Age and size structure of *Pinus sylvestris* population on mires in central and northern Sweden // J. Ecology. 1990. V. 78. № 4. P. 1049–1062.
- Angelstam P.K. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes // J. Vegetation Science. 1998. V. 9. № 4. P. 593–602.
- Bastos A., Gouvenia C.V., Trigo R.M. Analyzing the spatio-temporal impacts of the 2003 and 2010 extreme heatwaves on plant productivity in Europe // Biogeosciences. 2014. V. 11. № 13. P. 3421–3435. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3421-2014>
- Engelmark O. Early post-fire tree regeneration in a *Picea-Vaccinium* forests in northern Sweden // J. Vegetation Science. 1993. V. 4. № 6. P. 791–794.
- Henttonen H.M., Pekka N. Makinen H. Environment-induced growth changes in the Finnish forests during 1971–2010 – An analysis based on National Forest Inventory // Forest Ecology and Management. 2017. V. 386. P. 22–36. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.11.044>
- Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bulletin. 1983. V. 43. P. 69–78.
- Kulha N., Pasanen L., Holmstrom L., Grandpre L.D., Gauthier S., Kuuluvainen T., Aakala T. The structure of boreal old-growth forests changes at multiple spatial scales over decades // Landscape Ecology. 2020. V. 35(4). P. 843–858. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-00979-w>
- Kullman L. Pine (*Pinus sylvestris*) treeline dynamics during the past millennium – a population study in west-central Sweden // Ann. Bot. Fennici. 2005. V. 42. P. 95–106.
- Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J. CBM-CFS3: a model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards // Ecological Modeling. 2009. V. 220. P. 480–504.
- Lilja S., Kuuluvainen T. Structure of old *Pinus sylvestris* dominated Forest Stands along a geographic and human

impact gradient in mid-boreal Fennoscandia // *Silva Fennica*. 2005. V. 39. № 3. P. 407–428.

Madany M.N., Swetnam T.W., West N.E. Comparison of two approaches for determining fire dates from tree scars // *Forest Science*. 1982. V. 28. № 4. P. 856–861.

Muller J., Boch S., Blaser S., Fisher M., Prati D. Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood // *Nova Hedwigia*. 2015. V. 100. P. 423–438.

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

Sumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kucbel S. The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales // *J. Forest Science*. 2020. V. 66. № 12. P. 501–510.

<https://doi.org/10.17221/139/2020-JFS>

## Size and Age Structure Dynamics in Native Pine Forests of the Northern Cis-Ural Region

I. N. Kutjavin<sup>1, \*</sup> and A. B. Манов<sup>1</sup>

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

\*E-mail: [kutjavin-ivan@rambler.ru](mailto:kutjavin-ivan@rambler.ru)

The study was conducted of the ten-year dynamics of the native pine forests' structural organization on permanent sample plots located on the territory of the Pechoro-Ilychsky Reserve (Northern Cis-Ural region). Structure studies were carried out in spontaneously developing forest stands of middle taiga cowberry and bilberry pine forests on automorphic soils. The forest stands in them were characterized by an uneven-aged structure. The forest stands' composition and age were regulated by the frequency and intensity of fires. Observations from 2007 to 2019 have shown a rather high lability in the forest stands' structure. Their replenishment with new generation trees as a result of changes in morphometric features – age, diameter and height – brings an increase in the variability of these indicators in lingonberry pine forests, while with the death of mother trees in bilberry pine forests, the variability decreases. Within individual generations in pine stands, changes in the size characteristics of trees remain approximately at the same level. It is shown that with the death of the suppressed trees of older generations, an increase in the height of the average tree of this generation occurs. A model is presented, depicting the correlation between the age of trees and the diameter of their trunks variation in pine forests over a ten-year period. The results of the model clearly indicate a change in the age structure of pine stands. It has been established that old-growth pine forests, despite the active replenishment of their composition by young individuals of woody plants, are characterized by a relatively stable volume of stem wood. It is shown that in the absence of pyrogenic activity in pine forests for a long time, forest stands are formed from generations of pine, spruce, and cedar trees of different ages. Fires of low intensity contribute to a jump in the dark coniferous species renewal, which are subsequently actively introduced into the composition of forest stands.

*Keywords: middle taiga, pine forests, dynamics, structure, fires.*

**Acknowledgements:** This study was held within the framework of the State Contract of the Institute of Biology, KSC UB RAS (1021051101417-8-1.6.19), and with the financial support from the RFBR (19-29-05111 mk).

### REFERENCES

Agren J., Zackrisson O., Age and size structure of *Pinus sylvestris* population on mires in central and northern Sweden, *J. Ecology*, 1990, Vol. 78, No. 4, pp. 1049–1062.

Angelstam P.K., Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes, *J. Vegetation Science*, 1998, Vol. 9, No. 4, pp. 593–602.

Bastos A., Gouvenia C.V., Trigo R.M., Analyzing the spatio-temporal impacts of the 2003 and 2010 extreme heat-waves on plant productivity in Europe, *Biogeosciences*, 2014, Vol. 11, No. 13, pp. 3421–3435, DOI 10.5194/bg-11-3421-2014

Engelmark O., Early post-fire tree regeneration in a *Picea-Vaccinium* forests in northern Sweden, *J. Vegetation Science*, 1993, Vol. 4, No. 6, pp. 791–794.

Henttonen H.M., Pekka N. Makinen H., Environment-induced growth changes in the Finnish forests during 1971–

2010 – An analysis based on National Forest Inventory, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 386, pp. 22–36, DOI 10.1016/j.foreco.2016.11.044.

Holmes R.L., Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement, *Tree-Ring Bulletin*, 1983, Vol. 43, pp. 69–78.

Kulha N., Pasanen L., Holmstrom L., Grandpre L.D., Gauthier S., Kuuluvainen T., Aakala T., The structure of boreal old-growth forests changes at multiple spatial scales over decades, *Landscape Ecology*, 2020, Vol. 35(4), pp. 843–858, DOI 10.1007/s10980-020-00979-w

Kullman L., Pine (*Pinus sylvestris*) treeline dynamics during the past millennium – a population study in west-central Sweden, *Ann. Bot. Fennici*, 2005, Vol. 42, pp. 95–106.

Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J., CBM-

- CFS3: a model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards, *Ecological Modelling*, 2009, Vol. 220, pp. 480–504.
- Lilja S., Kuuluvainen T., Structure of old *Pinus sylvestris* dominated Forest Stands along a geographic and human impact gradient in mid-boreal Fennoscandia, *Silva Fennica*, 2005, Vol. 39, No. 3, pp. 407–428.
- Madany M.N., Swetnam T.W., West N.E., Comparison of two approaches for determining fire dates from tree scars, *Forest Science*, 1982, Vol. 28, No. 4, pp. 856–861.
- Muller J., Boch S., Blaser S., Fisher M., Prati D., Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood, *Nova Hedwigia*, 2015, Vol. 100, pp. 423–438.
- Rinn F., *Tsap version 3.5. Reference Manual. Computer program for tree-ring analysis and presentation*, Germany, Helenberg, Frank Rinn, 1996, 264 p.
- Sumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kucbel S., The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales, *J. Forest Science*, 2020, Vol. 66, No. 12, pp. 501–510, DOI 10.17221/139/2020-JFS
- Berezovskaya F.S., Karev G.P., Modelirovanie dinamiki drevostoev (Modeling of Forest Dynamics), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 7–19, DOI 10.15372/SJFS20150302
- Verkhunov P.M., *Zakonomernosti stroeniya raznovozrastnykh sosnyakov* (Structural patterns of differently aged pine forests), Novosibirsk: Nauka, 1976, 255 p.
- Voinov G.S., Chuprov G.P., Yaroslavtsev S.V., Torkhov S.V., Shusharin A.P., *Lesotaksatsionnyi spravochnik po severo-vostoku evropeiskoi chasti Rossiiskoi Federatsii* (Handbook on the forest taxation in northeast of European part of the Russian Federation), Arkhangelsk: Pravda Severa, 2012, 672 p.
- Galenko E.P., *Fitoklimat i energeticheskie faktory produktivnosti khvoynogo lesa Evropeiskogo Severa* (Phytoclimate and energetic factors of productivity in the pine forest in Northern Europe), Leningrad: Nauka, 1983, 128 p.
- Gusev I.I., *Modelirovanie ekosistem* (Ecosystem modeling), Arkhangelsk: Izd-vo AGTU, 2002, 112 p.
- Demakov Y.P., *Struktura i zakonomernosti razvitiya lesov respubliki Marii El* (Structure and regularities of development of forests of Mari El republic), Ioshkar-Ola: Povolzhskii gosudarstvennyi tekhnologicheskii universitet, 2018, 432 p.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Zyabchenko S.S., *Sosnovye lesa Evropeiskogo Severa* (Pine forests of the European North), Leningrad: Nauka, 1984, 248 p.
- Komin G.E., Semechkin I.V., Vozrastnaya struktura drevostoev i printsipy ee tipizatsii (Age structure of forest stands: the principles of classification), *Lesovedenie*, 1970, No. 2, pp. 24–33.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* (Patterns in dynamics of forest stands: principles and models), Novosibirsk: Nauka, 2013, 207 p.
- Listov A.A., *Bory-belomoshniki* (Lichen pine forest), Moscow: Agropromizdat, 1986, 179 p.
- Nepomilueva N.I., *Kedr sibirskii (Pinus sibirica Du Tour) na Evropeiskom Severo-Vostoke SSSR* (Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in northeast of the European part of USSR), Leningrad: Nauka, 1974, 184 p.
- Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Chibisov G.A., Elizarov F.P., *Pritundrovye lesa Evropeiskoi chasti Rossii: priroda i vedenie khozyaistva* (Tundra forests in European part of Russia: environment and management), Arkhangelsk: Izd-vo SevNIILKh, 1998, 332 p.
- Tsvetkov V.F., *Sosnyaki Kol'skoi lesorastitel'noi oblasti i vedenie khozyaistva v nikh* (Forestry in pine woodlands of Kola forest region), Arkhangelsk: Izd-vo AGTU, 2002, 380 p.
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Kraksner F., Onuchin A.A., Perekhod k ustoichivomu upravleniyu lesami Rossii: teoretiko-metodicheskie predposylki (Transition to sustainable forest management in Russia: theoretical and methodological backgrounds), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 6, pp. 3–25.
- Gavrikov V.L., O kontseptual'nosti modeli smeny pokolenii khvoinykh (On the conceptuality of the model of coniferous generation change), In: *Strukturno-funktsional'nye vzaimosvyazi i produktivnost' fitotsenozov* (Structural-functional relationships and productivity of phytocenoses), Krasnoyarsk, 1983, pp. 20–31.
- Gusev I.I., K voprosu o vozrastnoi strukture el'nikov Arkhangel'skoi oblasti (On the question of the age structure of spruce forests in the Arkhangelsk region), *Lesnoi zhurnal*, 1962, No. 2, pp. 20–27.
- Zhila S.V., Ivanova G.A., Ivanov V.A., Tsvetkov P.A., Lesovozobnovlenie posle pozharov raznoi intensivnosti v sosnyakakh Srednei Sibiri (Reforestation after fires of different intensity in pine forests of Central Siberia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 6, pp. 53–62, DOI 10.15372/SJFS20190606
- Kutyavin I.N., *Sosnovye lesa Severnogo Priural'ya: stroenie, rost, produktivnost'* (Pine forests of the Northern Cis-Urals: structure, growth, productivity), Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2018, 176 p. DOI 110.31140/book-32018-31102
- Kutyavin I.N., Manov A.V., Vozrastnaya struktura drevostoev pod vozdeistviem pozharov v sosnyakakh Severnogo Priural'ya (respublika Komi) (Age structure of pine forest stands in the northern Cis-Urals under fires), *Vestnik Severo-Vostochnogo tsentra DVO RAN. Biologicheskie nauki*, 2020, No. 3, pp. 47–59. DOI 10.34078/1814-0998-2020-3-47-59
- Manov A.V., Kutyavin I.N., Razmernaya, vozrastnaya i prostranstvennaya struktura drevostoev postpirogennykh srednetaezhnykh sosnyakov na avtomorfnykh pochvakh (na primere Respubliki Komi) (Dimensional, age and spatial structure of middle taiga postfire pine stands on automorphic soils (on the example of Komi Republic)), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 6, pp. 100–110. DOI 110.15372/SJFS20190611
- Manov A.V., Dynamics of the horizontal structure of the tree stand in a pristine herb–bilberry forest of the subzone of the middle taiga in the komi republic, *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 5, pp. 552–559. DOI 510.1134/S1062359017050107

- Mel'nikov E.S., Konkurenciya i kompromissnoe raspredelenie resursov v drevostoe: Rezul'taty izucheniya avtokolebaniya radial'nogo prirosta (Concuration and compromissal character of accessible resources in a tree stand: results of studying auto-oscillations of radial growth), *Izvestiya SPbLTA*, 2002, Vol. 168, No. 10, pp. 25–31.
- Mishko A.E., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Ontogeneticheskaya struktura populyatsii *Picea obovata* (Pinacea) na raznykh stadiyakh poslepozharnykh suktssessii v severotaezhnykh sosnovo-elovykh lesakh (Ontogenetic structure of *Picea obovata* (Pinaceae) cenopopulations at different stages of post-fire successions in northern taiga forests), *Botanicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 103, No. 9, pp. 1124–1152.  
DOI 1110.7868/S0006813618090041
- Nagimov Z.Y., Nagimov V.Z., Artem'eva I.N., Khod rosta sosnovykh drevostoev v lishainikovom tipe lesa Khanty-Mansiiskogo avtonomnogo okruga (Growth progress of pine stands in lichen forest types of Khanty-Mansi Autonomous area), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii "Lesnoi zhurnal"*, 2010, No. 5, pp. 7–11.
- Osipov A.F., Bobkova K.S., Biologicheskaya produktivnost' i fiksatsiya ugleroda srednetaezhnymi sosnyakami pri perekhode iz srednevozhraznykh v spelye (Bio-productivity and carbon sequestration of pine forests at transition from middle aged to mature in middle taiga), *Lesovedenie*, 2016, No. 5, pp. 346–354.
- Proskuryakov M.A., Problema khronobiologicheskoi tsiklichnosti dvizheniya svoistv lesnykh ekosistem. Soobshchenie 1 (Problem of chronobiological cyclic of movement of forest ecosystems properties. First communication), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 2, pp. 71–84.  
DOI 10.15372/SJFS20150607
- Rysin L.P., Vakurov A.D., Pavlova V.F., Znachenie postoyannykh probnykh ploshchadei v lesovodstvennykh issledovaniyakh (The importance of permanent quadrates in forestry research), *Lesovedenie*, 1981, pp. 60–66.

УДК 574.3(470.67)

## СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА МНОГОПЛОДНОГО В ТАЛГИНСКОМ УЩЕЛЬЕ ПРЕДГОРНОГО ДАГЕСТАНА

© 2022 г. Г. А. Садыкова\*

Горный ботанический сад – обособленное подразделение Дагестанского федерального  
исследовательского центра РАН, ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия

\*E-mail: sadykova\_gula@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.

После доработки 23.07.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

В Предгорном Дагестане в Талгинском ущелье изучена возрастная и онтогенетическая структура ценопопуляции редкого древесного вида можжевельника многоплодного (*Juniperus polycarpos* С. Koch). Календарный возраст определен по индексу, полученному как отношение числа годичных колец к радиальному приросту ствола, возрастные состояния оценены комплексно по размерам и их биоморфологии, уровню продуктивности генеративных особей и пораженности. Установлена площадь, занимаемая ценопопуляцией, и ее численность. Определены биометрические показатели, абсолютный возраст растений различных возрастных состояний, их количественное соотношение, а также половая и виталитетная структура. В целом ценопопуляция оценена как полночленная, молодая, с преобладанием особей предгенеративного и молодого генеративного состояний.

*Ключевые слова:* ценопопуляции, *Juniperus polycarpos* С. Koch, возрастная структура, онтогенетическая структура, половая структура, Предгорный Дагестан, Талгинское ущелье.

DOI: 10.31857/S0024114822050059

Сохранение биологического разнообразия является в настоящее время центральной проблемой для всего мирового сообщества как основы устойчивого развития и невозможно без исследования популяций редких видов. С одной стороны, изучение структуры популяций видов позволяет оценить их состояние в разных сообществах, способы самоподдержания и устойчивого существования вида, с другой – знание биологии вида и структуры его популяций является основой прогнозирования развития популяций и оценки реакции растений на неблагоприятные условия среды.

В основе исследований структуры и динамики популяций признается возрастная дифференциация особей (Ценопопуляции ..., 1988).

При оценке возрастного состава популяций различают их возрастную и онтогенетическую структуру. Возрастная структура определяется по календарным возрастам входящих в нее особей. Однако календарный возраст является скрытым от внешнего взгляда составляющей возрастного состава популяций, тогда как онтогенетическое состояние отождествляется с комплексным фенотипическим проявлением признаков особей. Популяции с одинаковым возрастным спектром могут иметь разный состав по абсолютным воз-

растам, а популяции с разным возрастным спектром – одинаковую возрастную структуру.

Одним из редких охраняемых древесных видов во флоре Дагестана, возрастной состав популяций которого не изучен, является можжевельник многоплодный (*Juniperus polycarpos* С. Koch) (Красная книга ..., 2020). Изучение возрастной структуры его популяций важно в связи с тем, что популяции этого вида являются краевыми – на территории Дагестана он произрастает на северных пределах своего распространения, а уникальный тип фитоценозов, образованный остатками древней восточно-средиземноморской растительности, подвергается активной антропогенной нагрузке (разработка месторождений известняка, щебня и камня для строительных целей (Талгинское ущелье), сплошная рубка, пастбищная нагрузка).

Исследования можжевельника многоплодного в мировой литературе в большей степени сведены к изучению таксономического статуса и экологии вида (Fisher, Gardner, 1995; Adams et al., 2016; Hojjati et al., 2018), в отдельных работах представлены сведения о фитоценотической приуроченности, семенной продуктивности и составе сообществ с участием вида (Kartoolinejad,

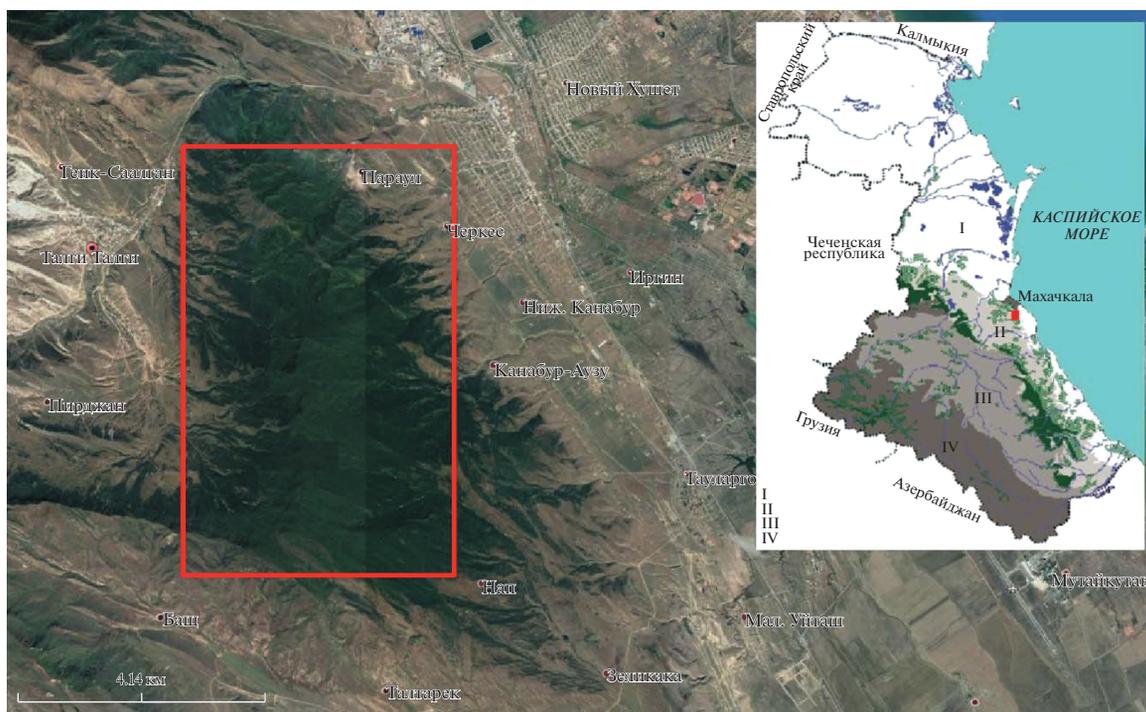


Рис. 1. Талгинское ущелье.

Moshki, 2014; Mojtaba Mohammadi Zade et al., 2018). При этом популяционные вопросы как основополагающие при формировании научных основ устойчивого существования вида и разработки фитосозологических принципов и технологий сохранения редких видов *ex situ* и *in situ* освещены недостаточно широко (Сингх, Самант, 2020) и в условиях Дагестана в данной работе будут рассмотрены впервые.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Можжевельник многоплодный (*Juniperus polycarpus* С. Koch) — вид древесных чешуйчатых можжевельников секции *Sabina* семейства Cupressaceae, двудомное дерево высотой 10–12 м, с густой конусовидной или широкопирамидальной кроной. Побеги короткие, толстоватые, с плотно прижатыми, слегка килеватыми притупленными листьями (2–3 в мутовке), с овальной вздутой железкой; шишки одиночные или группами, черносиние с сизым налетом, 8–10 мм в диаметре, чешуек 4–6, на верхушке у незрелых плодов с более или менее выдающимися бородавчато-гребневидными выростами. (Деревья и кустарники СССР ..., 1949). Произрастает на сухих каменистых склонах, преимущественно южной экспозиции, от нижнего до верхнего горного пояса, верхний предел его распространения отмечен на высоте 1800 м.

Родиной можжевельника многоплодного является Кавказ — Дагестан, Восточное и южное Закавказье, Турция, Западный Иран, Ливан (Деревья и кустарники СССР ..., 1949; Adams et al., 2016).

В Дагестане можжевельник многоплодный имеет дизъюнктивный ареал и представлен двумя изолированными популяциями: предгорной и высокогорной (Садыкова и др., 2013).

В предгорьях встречается в Талгинском ущелье, в Казбековском районе, на западном склоне хр. Надырбег, прилегающем к р. Сулак вдоль Миатлинского водохранилища, в Карабудахкентском районе — на южных отрогах хребта Чонкатау и северных отрогах хребта Шамхалдаг близ с. Губден.

Талгинское ущелье, или ущелье Истису-Кака (памятник природы), расположено на юго-западе, в 20 км от г. Махачкалы, у основания г. Куркуртбаш. Протяженность ущелья составляет около 4 км, оно частично изолировано от морских воздушных потоков хребтом Каратебе (рис. 1).

Географическое местоположение, геологическая история и особенности микроклиматических условий Талгинского ущелья способствовали формированию эндемичной флоры и сохранению реликтов, что позволяет считать его естественным рефугиумом для данных элементов. Всего здесь представлено 525 видов сосудистых растений из 299 родов и 74 семейств, что составляет 16.3% от всей флоры Дагестана (Магомедова, Гасанова, 2014).

Доминирующими сообществами являются дубняки (*Quercus petraea* L. ex Liebl., *Q. pubescens* Willd.) и арчовники с участием можжевельника многоплодного и можжевельника длиннохвойного (*J. oblonga* Vieb.). Сообщества с участием можжевельника многоплодного представляют особую ценность как сообщества третичного периода, а сам можжевельник многоплодный — как эдификатор, определяющий специфику фиторазнообразия.

Можжевельниковые редколесья занимают площадь 80 га и приурочены к склонам южных и северных экспозиций с крутизной от 5 до 50°С на высотах от 400 до 650 м над ур. м. Почвы от светло-каштановых до коричневых, в зависимости от высотного уровня, сформированы на мелко- и среднеобломочных известняках со скалистыми выходами до 30%.

Основной тип сообществ — арчовник кустарниково-разнотравный на склонах северной экспозиции и арчовник разнотравно-злаковый на склонах южной экспозиции (Садыкова, Нещатаева, 2020).

В ассоциации *Juniperetum polycarpi fruticoso-varioherbosum* (арчовник кустарниково-разнотравный) в древесном ярусе с доминированием можжевельника многоплодного единично встречается сумах дубильный (*Rhus coriaria* L.). Сомкнутость крон древесного яруса 0.22–0.30, кустарникового — 0.20–0.30. В кустарниковом ярусе доминирует спирея зверобоелистная (*Spiraea hypericifolia* L.), содоминирует можжевельник длиннохвойный. Травяно-кустарниковый ярус развит слабо, проективное покрытие не превышает 30–42%. В условиях большей мезофитности северных склонов хорошо развит моховой ярус (проективное покрытие до 50%).

В можжевельниковых редколесьях южных склонов, в ассоциации *Juniperetum polycarpi varioherbosograminosum* (арчовник разнотравно-злаковый) в разреженном древостое (0.15–0.35) участвует сумах дубильный (сомкнутость 0.025–0.06), единично отмечены каркас кавказский (*Celtis caucasica* Willd.) и груша иволлистная (*Pyrus salicifolia* Pall.). Кустарниковый ярус развит слабо (покрытие от 0.03 до 0.15). Покрытие травяно-кустарникового яруса составляет 30–85%. Моховой ярус отсутствует.

Всего в ценопопуляции проанализировано 326 деревьев, для которых определена высота кроны, высота нижней границы кроны, диаметр ствола у основания и на высоте груди, диаметр кроны, уровень жизнеспособности (категория витальности), календарный возраст, их онтогенетическое состояние, уровень семеношения у женских особей, пораженность. Возраст учтенных растений можжевельника многоплодного определяли через индекс, полученный путем подсчета годич-

ных колец на 20 кервах, взятых при помощи бурава “Haglof” у различных по диаметру особей, и вычисленного как отношение количества годичных колец к диаметру ствола (Асадулаев, Садыкова, 2011).

Среднее значение возрастного индекса ствола растений данной популяции составило  $I = 16.2$  при точности опыта в 7%.

Группирование особей по календарному возрасту проведено путем вычисления классового интервала по формуле:

$$R = \frac{X_{\max} - X_{\min}}{K},$$

который составил 50 лет, где  $K = 5 \lg N$ . Такой интервал имеет и физиологический смысл, связанный с вступлением деревьев можжевельника многоплодного в фазу семеношения в 40–50 лет (Григорян, 1976).

Категория жизненного состояния деревьев определялась на основе комплекса количественных и качественных признаков: доли сухих ветвей, плотности кроны, цвета хвои, степени повреждения паразитами, степени семеношения и т.д. Выделены 5 категорий жизненного состояния по шкале В.А. Алексеева (1989): I — усохшие деревья, II — усыхающие деревья с сильным повреждением, III — ослабленные деревья с усыханием отдельных ветвей и незначительным хлорозом, IV — особи хорошего состояния, V — неугнетенные (здоровые) особи.

Для оценки семеношения применена глазомерная пятибалльная шкала В.Г. Каппера, использованная для оценки отдельных особей: 0 — шишкоягоды отсутствуют; 1 — низкий уровень семеношения, шишкоягоды встречаются единично; 2 — слабое; 3 — среднее; 4 — хорошее; 5 — обильное семеношение.

Согласно общепринятой классификации жизненный цикл многолетних семенных растений делится на 4 периода: латентный, предгенеративный, генеративный и сенильный.

При определении стадий онтогенеза за основу была принята классификация Т.А. Работнова (1950) с дополнениями и уточнениями А.А. Уранова.

В выделении онтогенетических состояний особей можжевельника многоплодного идентифицирующими показателями являются биоморфологическая конструкция кроны, индекс биометрических показателей кроны, общее жизненное состояние, пораженность, семеношение и качественные характеристики самих побегов и листьев (игльчатость, или чешуйчатость хвои, цвет хвои, ажурность, или изреженность кроны).

Латентный период длится с момента созревания семян до начала их прорастания. Зрелые семена можжевельника многоплодного коричне-

вые (от светло- до темно-бурых), матовые, яйцевидно-овальные, ребристые, однобоко вогнутые. Размеры и масса семян сильно варьируют в разных ценопопуляциях: длина составляет 4.0–5.5 мм, ширина – 2.1–2.6 мм, масса семени достигает 4.0–5.5 мг (Садыкова, Асадулаев, 2016).

К предгенеративной группе отнесены здоровые особи высокого и хорошего уровня жизнеспособности, находящиеся в стадии активного роста и не вступившие в фазу семеношения. Внутри группы молодые растения разделены по биоморфологическим параметрам: высоте, степени разветвленности, сформированности габитуса и игольчатости. В первые годы жизни хвоя у особей можжевельника многоплодного игольчатая. Установлено, что игольчатые листья сохраняются на растении до 10–12-летнего возраста (Иванова, 1946).

Стадия проростка предгенеративного периода не оценивалась нами в связи с тем, что при большом числе неблагоприятных факторов возможна их гибель до перехода в следующую стадию, а также с общей непродолжительностью этой стадии.

Ювенильные особи – одноосные неветвящиеся растения, с началом ветвления особи переходят в имматурное состояние.

Переход из стадии проростка в ювенильную стадию также может быть упущен в связи с тем, что в пазухах хвои проростков, начиная со второй и третьей мутовки, закладываются и развиваются боковые почки. То есть в связи с ускоренным прохождением ювенильного возрастного состояния и быстрым переходом проростков в имматурное состояние, ювенильные и имматурные особи объединены в одну группу.

В имматурном состоянии растения активно развиваются и ветвятся. Продолжительность этого периода зависит как от функциональных особенностей организма, так и от ценотических условий произрастания.

В виргинильном состоянии особи приобретают габитус взрослого растения, но еще не переходят в фазу семеношения. Крона правильной конусовидной формы, хвоя в основном или полностью чешуевидная.

Растения генеративного периода идентифицируются по уровню семеношения и биоморфологической конструкции кроны, ее индексных показателей. Особи с обилием микро- и макростробилов и высоким уровнем жизнеспособности, без поражений отнесены к зрелому генеративному состоянию. Молодые и поздние генеративные особи с незначительным семеношением различались биоморфологической конструкцией кроны, ее качественными характеристиками – изреженностью кроны. В молодом генеративном состоянии формируется островершинная конусовидная крона, а в позднем генеративном состоянии форма

становится туповершинной ширококонусной за счет снижения ростовой активности верхушечных побегов. Наблюдается отмирание отдельных побегов в верхней и средней частях кроны, увеличивается число отмерших нижних скелетных ветвей.

К субсенильным особям постгенеративного периода отнесены особи без генеративных органов, низкого уровня виталитета, пораженные, с рыхлой конструкцией кроны, формирующейся за счет увеличения доли оголенных ветвей во внутренней части кроны.

Статистическая обработка полученных данных проведена с использованием программы Statistica 10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки возрастного состава ценопопуляции можжевельника многоплодного все учетные особи прежде всего сгруппированы по возрастным состояниям с определением их численного соотношения.

Установлено, что в целом в популяции преобладают молодые особи. Количество растений предгенеративного периода в 1.5 раза превышает количество особей генеративного и постгенеративного состояний. До 59.5% от общего числа особей отнесены к предгенеративной группе. Особей генеративного состояния несколько меньше – 39.3%, из которых более половины (87 из 128) отнесены к группе молодых генеративных особей (g1), количество особей зрелых (g2) и поздних (g3) генеративных состояний почти равное (22 и 19 соответственно). Число растений субсенильного состояния составляет 1.2%. Сенильные особи в популяции отсутствуют.

Каждому возрастному состоянию соответствуют определенные статистические параметры учетных признаков (табл. 1).

В популяции отмечается максимальное число ювенильных и имматурных особей, при этом в виргинильном состоянии их число сокращается почти на треть.

Отмирание ювенильных и имматурных растений, возможно, связано с их большей уязвимостью в условиях сухости воздуха в летний период (300–400 мм) и прямого солнечного излучения при низкой сомкнутости крон (0.15) древесного яруса на отдельных участках. Продолжительность жизни ювенильных и имматурных особей в среднем составляет 7.7 лет (CV 101.8%).

Максимальный календарный возраст виргинильных особей достигает 105 лет (CV 60.8%). Средняя высота деревьев составляет 1.2 м (CV 39.2%), диаметр – 0.9 м (CV 43.2%). Значительный разброс минимальных и максимальных значений параметров деревьев связан как с микроусловиями среды, так и с календарной неоднородностью

**Таблица 1.** Биометрические показатели особей различных онтогенетических состояний в предгорной ценопопуляции можжевельника многоплодного в Дагестане

Возрастное состояние	Статистический показатель	Высота куста, м	Диаметр основания ствола, м	Диаметр кроны, м	Возраст, лет	N
j-im	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0.3 ± 0.01	1.0 ± 0.09	0.28 ± 0.01	7.7 ± 0.74	113
	CV,%	49.2	101.8	40.8	101.8	
	min-max	0.07-0.58	0.1-8	0.01-0.55	1-65	
v	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	1.2 ± 0.05	4.1 ± 0.29	0.9 ± 0.04	33.3 ± 2.3	81
	CV,%	39.2	60.8	43.2	60.8	
	min-max	0.5-2.5	0.2-13.0	0.1-2.0	2-105	
g1	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2.89 ± 0.16	12.9 ± 1.17	2.15 ± 0.13	104.7 ± 9.4	87
	CV,%	51.3	69.8	54.9	69.8	
	min-max	0.7-8.0	2.3-35.0	0.7-7.0	18.6-283.5	
g2	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2.92 ± 0.21	23.3 ± 1.85	3.3 ± 0.18	188.6 ± 15.0	22
	CV,%	34.3	29.8	26.1	29.8	
	min-max	1.3-5.0	10.0-35.0	1.8-5.0	81-284	
g3	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	3.2 ± 0.30	23.2 ± 2.0	5.4 ± 0.36	187.7 ± 16.3	19
	CV,%	40.1	21.2	29.4	21.2	
	min-max	1.8-6.0	17.0-30.0	3.5-10.0	138-243	
Ss	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	1.0 ± 0.15	4.3 ± 1.3	1.2 ± 0.07	34.4 ± 10.7	4
	CV,%	31.6	61.9	11.8	61.9	
	min-max	0.5-1.1	2.0-8.0	1.0-1.3	16-65	

внутри групп. В нормальных условиях крона правильной конусовидной формы, хвоя в основном или полностью чешуевидная. В горах в условиях затенения (под склонами) стволы деревьев сильно вытянуты, высота деревьев в разы превалирует над их диаметром, индекс кроны намного больше единицы ( $1 < 3$ ), отсутствуют признаки вступления в генеративную фазу.

В ценопопуляции отдельные особи образуют шишкоягоды уже в 16-летнем возрасте, для других период вступления в генеративную фазу может растянуться до 100 лет. Как раннее, так и позднее вступление в генеративное состояние, возможно, также обусловлено несоответствием условий местопроизрастания экологическим предпочтениям вида по ряду абиотических факторов.

Календарный возраст молодых генеративных особей варьирует в пределах 18–284 лет, высота кроны – от 0.7 до 8 м, диаметр кроны – от 0.7 до 7 м. Очень высокий уровень изменчивости (CV – 51.3% – высота дерева, 69.8% – диаметр дерева) по шкале С.А. Мамаева (1973) биометрических показателей особей молодого генеративного периода и их перекрывание между другими онтогенетическими состояниями связаны с экологическими особенностями мест произрастания деревьев, а также с физиологической незрелостью биоморфологически сформированных деревьев и т.д. То

есть не всегда биоморфологические показатели кроны, тип хвои могут однозначно характеризовать возрастное состояние растений. У деревьев высокого уровня виталитета с габитусом взрослого растения возможно наличие игольчатой хвои и отсутствие шишкоягод и, напротив, у особей с биоморфологическими показателями, характерными для предгенеративной группы, отмечается обильное плодоношение.

В зрелом генеративном состоянии (g2) отмечается стабилизация изменчивости биометрических показателей особей. Коэффициент вариации снижается: для высоты деревьев CV 34.3%, для диаметра кроны CV 26.1%. Индексные значения биометрических показателей (отношение высоты к диаметру кроны) для g2 группы особей меньше единицы (0.9), что указывает на снижение ростовой активности верхушечных побегов. Крона особей зрелого генеративного состояния приобретает туповершинную ширококонусную форму. Диаметр ствола у основания почти в 2 раза больше аналогичного показателя в молодом генеративном состоянии, следовательно, календарный возраст особей соответствует их онтогенетическому состоянию. Возраст особей колеблется от 81 до 284 лет.

Взрослые особи со слабым семеношением и низким уровнем виталитета составляют группу

особей позднего генеративного состояния (g3). Максимальный возраст особей этой группы 243 года. Средняя высота особей 3.2 м (CV 40.1%), диаметр – 5.4 м (CV 21.2%). Максимальное значение диаметра кроны достигает 10 м. Индекс кроны (0.6) демонстрирует отсутствие ростовой активности верхушечных побегов. У особей начинают проявляться признаки процессов старения: снижается активность семеношения, снижается прирост боковых ветвей, происходит отмирание отдельных побегов в верхней и средней частях кроны, увеличивается число отмерших нижних скелетных ветвей. Крона приобретает раскидистую куполообразную и полушаровидную формы, у поврежденных экземпляров она становится разреженной, неоформленной.

Субсенильного состояния особи в оптимальных условиях среды достигают через прохождение всех стадий онтогенеза. В таких условиях особи имеют высокий порядок ветвления, снижение виталитета у них связано с естественным процессом старения организма. От генеративных особей они отличаются уменьшением высоты из-за искривления и даже полегания ствола, который может иметь большой диаметр и обычно разрушен гнилями. Крона фрагментарная из-за усыхания большей части ветвей.

В критических (неблагоприятных) условиях под влиянием отдельных факторов (биотических или абиотических) возможно выпадение некоторых стадий онтогенеза. В таких условиях у особей, угнетенных и ослабленных болезнями и паразитами, с низким уровнем жизнеспособности, наблюдается преждевременное фрагментарное усыхание части кроны, несмотря на небольшой порядок ветвления и незначительные биоморфологические показатели. В литературе такое состояние особей называют также квазисенильным (Смирнова, 1984).

В данной популяции возраст субсенильных особей 16–65 лет, высота и диаметр кроны 1.0 м (CV 31.6%) и 1.2 м (CV 61.2%) соответственно, диаметр ствола у основания 4.3 см. Особи с низким уровнем виталитета с признаками усыхания. То есть в популяции отмечается преждевременное старение особей.

Максимальный календарный возраст особей можжевельника многоплодного в изученной ценопопуляции составил 284 года со следующим распределением по группам возрастов: 72.4% – до 50 лет, 12% особей – 50–100 лет, 4.7% – 100–150 лет, 3.6% – 150–200 лет, 5.8% – 200–250 лет и 1.5% – старше 250 лет, что имеет правостороннюю асимметрию с максимумом на группе молодых особей возрастом до 50 лет и диапазоном возраста, близким к максимуму для вида.

В целом распределение особей по календарному возрасту и онтогенетическим состояниям имеет сходные линии аппроксимации с правосторонней

**Таблица 2.** Виталитетный спектр для особей можжевельника многоплодного разных стадий онтогенеза (%)

Возрастное состояние	Уровень виталитета				
	1	2	3	4	5
j	0	0.4	3.6	31.3	6.2
v	0	0	4.7	12.8	10.6
g1	0	0.4	1.5	9.5	10.2
g2	0	0	1.1	2.6	1.5
g3	0	0	0	1.5	0.7
ss	0	0	1.1	0.4	0

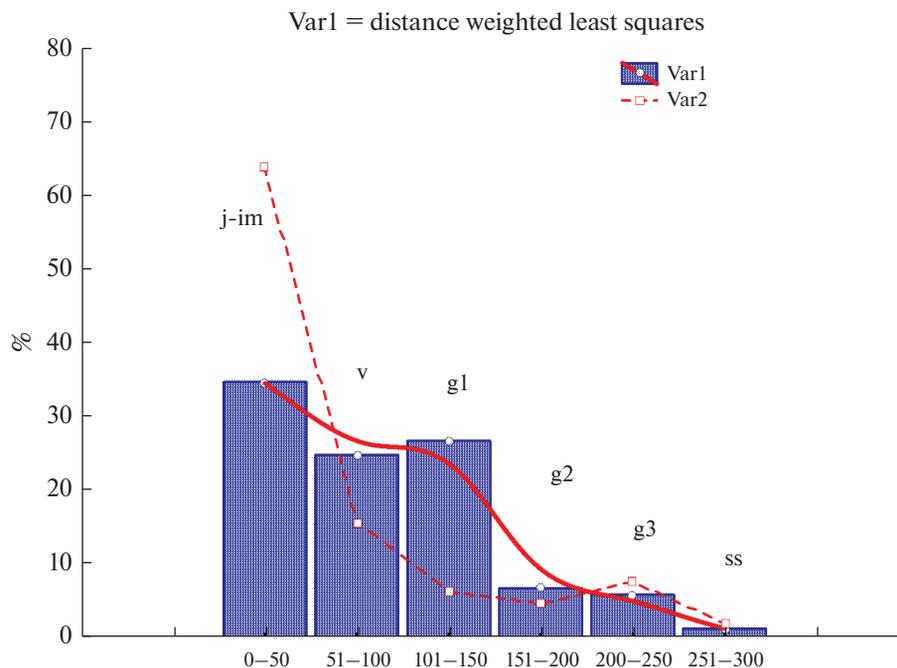
асимметрией, что характеризует ценопопуляцию как абсолютно разновозрастную, стационарную (стабильную, способную к длительному самоподдержанию) (рис. 2).

Виталитетная структура ценопопуляции в целом благоприятная. Доля особей низкого уровня жизнеспособности незначительная (12.0% – 3 балла, 0.7% – 2 балла), 87.2% имеют высокий уровень виталитета (5 баллов – 29.2%, 4 балла – 58.0%).

При этом виталитетная структура ценопопуляций может быть оценена исходя из анализа виталитетной структуры особей разных стадий онтогенеза, отражающего разнообразие экологических взаимосвязей и закономерные физиологические процессы. Так, ювенильные, имматурные и виргинильные особи имеют более низкий уровень жизнеспособности в силу неустойчивости в конкурентных взаимоотношениях с другими видами и угнетения молодыми и зрелыми генеративными особями. Снижение физиологической активности у особей позднего генеративного и субсенильного состояний также ведет к увеличению числа особей с низким уровнем жизнеспособности в ценозе (табл. 2).

Плохое состояние как молодых, так и взрослых особей может быть связано с поражённостью их частей ржавчиной, возбудителем которой является гриб рода *Gymnosporangium* R. Hedw. ex DC. Число пораженных особей в популяции достигает 27.6%.

Таким образом, талгинская ценопопуляция можжевельника многоплодного отражает тенденцию развития и возрастной спектр предгорной популяции в целом. Здесь и на дубкинско-миатлинском участке преобладают особи предгенеративного периода и молодого генеративного состояния. Онтогенетический спектр в обеих ценопопуляциях полночленный, с правосторонним трендом. Немного отличается ценопопуляция можжевельника многоплодного центральной части Предгорного Дагестана (на склонах гор Чонкатау и Шамхалдаг), где доминируют особи молодого и зрелого генеративных состояний. Ценопопуляция полночленная, динамически устойчивая, способная к возобновлению за счет достаточного (17%) числа особей предгенеративного состояния. Онтогенетический



**Рис. 2.** Распределение особей *J. polycarpus* предгорной популяции по календарному возрасту и возрастному состоянию. *Примечание:* Распределение особей по онтогенетическим состояниям на графике не соответствует классам абсолютных возрастов и необходимо рассматривать независимо от них.

спектр имеет кривую, близкую к нормальному распределению с небольшим правосторонним трендом (Садыкова, Амирханова, 2018).

Однако для талгинской ценопопуляции отмечается максимальное значение индекса регенерации (соотношение предгенеративных и генеративных особей) – 1.5, в дубкинско-миатлинской ценопопуляции индекс ниже – 0.9, в губденской ценопопуляции значение индекса наименьшее – 0.3. То есть возобновляемость талгинской популяции выше в 3–5 раз.

Снижение индекса регенерации для вида можжевельник высокий (*J. excelsa* M. Vieb.) в странах Средиземноморья некоторые авторы связывают как с высотной поясностью произрастания популяций, так и с образованием пустых семян вследствие инбридинговой депрессии, характерной для хвойных (Kormutak, Lingren, 1996; Williams, Savolainen, 1996) из-за низкой плотности репродуктивных деревьев, старения популяции или ее географической изоляции (Douaihy et al., 2011).

В предгорных дагестанских ценопопуляциях значение индекса регенерации, возможно, также имеет связь с особенностями микроклиматических условий среды и комплексом экологических факторов. Так, в условиях мезофильного (ксеро-мезофильного) разнотравья талгинской ценопопуляции плотность особей можжевельника многоплодного составляет 815 шт. на 1 га. Наличие в Талгинском ущелье кустарниково-мезофитнотравных

арчовников с участием в травяном ярусе мезофитов: звездчатки средней (*Stellaria media* (L.) Vill.), барвинка травянистого (*Vinca herbacea* Waldst. & Kit.), василька фригийского (*Centaurea phrygia* L.) и др., и развитого мохового покрова связано с благоприятным географическим положением Талгинского ущелья (близостью к Каспийскому морю, что способствует поступлению влажных воздушных масс). Ландшафтные и микроклиматические особенности Талгинского ущелья определяют не только разнообразие местообитаний, наличие здесь эндемичных видов, но и специфику можжевельниковых сообществ. Выделение на склонах различных экспозиций двух субассоциаций связано с особенностями местообитаний, различающихся на противоположных склонах.

Низкая плотность можжевельника многоплодного в губденской ценопопуляции (293 особи на 1 га) связана со значительной аридностью местообитаний, расчлененным рельефом и изолированностью этой территории антиклинальными складками горных хребтов и формированием нисходящих воздушных потоков, препятствующих конденсации водяных паров (Гурлев, 1972). Здесь можжевельник многоплодный произрастает в кустарниково-ксерофитнотравных сообществах, которые характеризуются участием в развитом подлеске ксерофитных листопадных кустарников и колючеподушечников, преобладанием в травяном ярусе степных ксерофитов и участием элементов томилляров.

В дубкинско-миатлинской ценопопуляции (плотность особей 755 шт. на 1 га) можжевельник многоплодный описан в ксерофитнокустарниковых сообществах на северных и северо-восточных склонах. Здесь на склонах северных экспозиций формируются относительно более мезофильные местообитания, что способствует развитию подлеска, однако с увеличением крутизны склонов сомкнутость кустарникового яруса уменьшается. Сообщества характеризуются развитым полидоминантным подлеском, образованным ксерофильными кустарниками, а также преобладанием степных ксерофитов в травяном ярусе.

То есть комплекс абиотических факторов, изменяющихся вдоль высотного градиента и по экспозициям склонов, является определяющим как при смене доминантов в сообществах можжевельниковых редколесий, при смене типов растительности высотных поясов (предгорные арчовники сменяются широколиственными лесами: на дубкинско-миатлинском участке — смешанным дубово-грабовым лесом с участием граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.), боярышника восточного (*Crataegus orientalis* Pall. ex M. Bieb.), дуба скального (*Quercus petraea* subsp. *petraea*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), клена полевого (*Acer campestre* L.) и др., на талгинском и губденском участках — поясом дубовых лесов), так и в возобновлении и самоподдержании популяции.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ценопопуляция редкого и охраняемого вида можжевельника многоплодного в Талгинском ущелье — одна из трех ценопопуляций Предгорного Дагестана, насчитывающая около 7 тыс. особей (Садыкова и др., 2013). Возрастная структура талгинской ценопопуляции проанализирована на 326 особях. Онтогенетический спектр ценопопуляции нормальный, полночленный, с преобладанием особей предгенеративных (59.5%) и генеративных (39.3%) возрастных состояний.

Календарный возраст особей достигает 284 лет, при этом 72.4% особей до 50 лет. Для ценопопуляции отмечается максимальное значение индекса регенерации (1.5). Для молодых особей установлен календарный диапазон возрастов вступления в фазу семеношения (12–105 лет). Наблюдается совпадение спектров абсолютных возрастов и онтогенетических состояний с характерным правосторонним трендом.

Виталитетная структура отражает высокий уровень жизнестойкости особей в ценопопуляции (5 баллов — 29.2%, 4 балла — 58.0%). Виталитетная оценка особей разных стадий онтогенеза отражает разнообразие экологических взаимосвязей и закономерные естественные процессы.

Сообщества с участием можжевельника многоплодного в Талгинском ущелье представляют собой уникальные растительные сообщества, включающие много эндемичных и реликтовых видов, и, несмотря на то, что Талгинское ущелье имеет статус памятника природы, здесь ведется активная разработка месторождений известняка, щебня и камня для строительных целей. В связи с чем для талгинской ценопопуляции и в целом для дагестанских популяций можжевельника многоплодного, произрастающих на территории республики на крайних северных пределах распространения вида, необходим комплекс специальных мероприятий по охране и контролю за состоянием популяций.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Асадулаев З.М., Садыкова Г.А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Bieb.) в Дагестане. Махачкала: Наука ДНЦ, 2011. 216 с.
- Григорян А.А. Материалы Первого Всесоюзного совещания по “арчовой проблеме”. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1976. 211 с.
- Гурлев А.И. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Дагучпедгиз, 1972. 105 с.
- Деревья и кустарники СССР. Голосеменные. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1. 463 с.
- Иванова А.В. О морфологических и систематических особенностях чешуйчатых можжевельников Армении // Известия академии наук Армянской ССР. 1946. № 7. С. 17–31.
- Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М.А., 2020. 800 с.
- Магомедова М.А., Гасанова О.О. Анализ флористических комплексов в ландшафтах Талгинского ущелья аридных предгорий Дагестана // Естественные и математические науки в современном мире: сб. ст. по матер. XV междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск: СибАК, 2014. № 15. С. 154–160.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.—Л., 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Садыкова Г.А., Амирханова Н.А. Возрастная структура предгорной популяции *Juniperus polycarpus* в Дагестане // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2017. № 4. С. 44–49.
- Садыкова Г.А., Асадулаев З.М. Межпопуляционная изменчивость признаков генеративных органов *Juniperus polycarpus* С. Koch в Дагестане // Поволжский экологический журн. 2016. № 2. С. 222–229.
- Садыкова Г.А., Асадулаев З.М., Алиев Х.У. О статусе краснокнижных видов *Juniperus* L. в Дагестане // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна: Тру-

ды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 3. С. 48–49.

Садыкова Г.А., Нешатаева В.Ю. Редколесья *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* в Предгорном Дагестане // Ботанический журн. 2020. № 2. Т. 105. С. 179–195.

Сингх А., Самант С.С. Популяция и структура сообществ *Juniperus polycarpus* К. Koch под влиянием климатических изменений в холодной пустыне Гималаев (Индия) // Аридные экосистемы. 2020. Т. 26. № 1(82). С. 21–32.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–225.

Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 131 с.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Adams R.P., Armagan M., Boratynski A., Douaihy B., Dagher-Kharrat M.D., Farzaliyev V., Gucl S., Mataraci T., Tashev A.N., Schwarzbach A.E. Evidence of relictual introgression or incomplete lineage sorting in nrDNA of *Juniperus excelsa* and *J. polycarpus* in Asia Minor // Phytologia. 2016. V. 98. № 2. P. 146–155.

Douaihy B., Vendramin G., Boratynski A., Machon N., Bou Dagher-Kharrat M. High genetic diversity with moderate differentiation in *Juniperus excelsa* from Lebanon and the eastern Mediterranean region // AoB PLANTS. 2011. plr003. P. 1–14.

Hojjati F., Kazempour-Osaloo Sh., Adams R.P., Assadi M. Molecular phylogeny of *Juniperus* in Iran with special reference to the *J. excelsa* complex, focusing on *J. seravschanica* // Phytotaxa. 2018. V. 375. № 2. P. 135–157.

Kartoolinejad D., Moshki A. Changes in *Juniperus polycarpus* community in response to physiographical factors (Hezarmasjed Mountain, Iran) // Austrian J. Forest Science. 2014. V. 131. № 4. P. 215–232.

Kormutak A., Lindgren D. Mating system and empty seeds in silver fir (*Abies alba* Mill.) // Forest Genetics. 1996. V. 3. № 4. P. 231–235.

Fisher M., Gardner A. S. The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* woodland in the northern mountains of Oman // Vegetatio. 1995. V. 119. № 1. P. 33–51.

Mohammadi Zade M., Kiadaliri H., Etemad V., Mehregan I., Azizinezhad R. Seed viability changes during fruit ripening of *Juniperus polycarpus*: implications for seed collection // Egyptian J. Botany. 2018. V. 58. № 3. P. 437–444.

Williams C.G., Savolainen O. Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy // Forest Science. 1996. V. 42. № 1. P. 102–117.

## Persian Juniper Cenopopulations Structure in the Talginskoye Gorge of Piedmont Dagestan

G. A. Sadykova\*

Mountain Botanical Garden, Dagestan Research Centre of the RAS, Gadzhiev st., 45, Makhachkala, 367000 Russia

\*E-mail: sadykova\_gula@mail.ru

In Piedmont Dagestan, in the Talginskoye gorge, the age and ontogenetic structure of the rare arboreal juniper species' (*Juniperus polycarpus* C. Koch) cenopopulation was studied. The trees' age was determined using the ratio of the growth rings number to the trunk's radial growth, their age conditions were assessed based on both their size and their biomorphology, their level of generative specimens productivity and degree of infestation, if present. The area occupied by the cenopopulation and its numbers have been established. Biometric indicators, absolute age of plants on various aging stages, their quantitative ratio, as well as sexual and vitality structure were determined. In general, the cenopopulation was assessed as full, young, with a predominance of pre-generative and young generative individuals.

*Keywords:* cenopopulations, *Juniperus polycarpus* C. Koch, age structure, ontogenetic structure, sexual structure, Piedmont Dagestan, Talginskoye gorge.

### REFERENCES

Adams R.P., Armagan M., Boratynski A., Douaihy B., Dagher-Kharrat M.D., Farzaliyev V., Gucl S., Mataraci T., Tashev A.N., Schwarzbach A.E., Evidence of relictual introgression or incomplete lineage sorting in nrDNA of *Juniperus excelsa* and *J. polycarpus* in Asia Minor, *Phytologia*, 2016, Vol. 98, No. 2, pp. 146–155.

Alekseev V.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.

Asadulaev Z.M., Sadykova G.A., *Strukturnaya i resursnaya osenka prirodnykh populyatsii mozhzhevel'nika prodolgovotogo (Juniperus oblonga Bieb.) v Dagestane* (Structural and resource assessment of natural populations of *Juniperus oblonga* Bieb. in Dagestan), Makhachkala: Nauka DNTs, 2011, 216 p.

*Derev'ya i kustarniki SSSR. Golosemennye* (Trees and shrubs of the USSR. Gymnosperms), Moscow–Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1949, Vol. 1, 464 p.

Douaihy B., Vendramin G., Boratynski A., Machon N., Bou Dagher-Kharrat M., High genetic diversity with moderate differentiation in *Juniperus excelsa* from Lebanon and

- the eastern Mediterranean region, *AoB PLANTS*, 2011, plr003, pp. 1–14.
- Fisher M., Gardner A.S., The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* woodland in the northern mountains of Oman, *Vegetatio*, 1995, Vol. 119, No. 1, pp. 33–51.
- Grigoryan A.A., *Materialy Pervogo Vsesoyuznogo soveshchaniya po "archovoi probleme"* (Materials of the First All-Union Conference on the "juniper problem"), Erevan: Izd-vo AN ArmSSR, 1976, 211 p.
- Gurlev A.I., *Prirodnye zony Dagestana* (Natural zones of Dagestan), Makhachkala: Daguchpedgiz, 1972, 105 p.
- Hojjati F., Kazempour-Osaloo Sh., Adams R.P., Assadi M., Molecular phylogeny of *Juniperus* in Iran with special reference to the *J. excelsa* complex, focusing on *J. seravschanica*, *Phytotaxa*, 2018, Vol. 375, No. 2, pp. 135–157.
- Ivanova A.V., O morfologicheskikh i sistemicheskikh osobennostyakh cheshuichatykh mozhzhevel'nikov Armenii (On the morphological and systematic features of the scaly junipers of Armenia), *Izvestiya akademii nauk Armyanskoj SSR*, 1946, No. 7, pp. 17–31.
- Kartoolinejad D., Moshki A., Changes in *Juniperus polycarpus* community in response to physiological factors (Hezarmasjed Mountain, Iran), *Austrian J. Forest Science*, 2014, Vol. 131, No. 4, pp. 215–232.
- Kormutak A., Lindgren D., Mating system and empty seeds in silver fir (*Abies alba* Mill.), *Forest Genetics*, 1996, Vol. 3, No. 4, pp. 231–235.
- Krasnaya kniga Respubliki Dagestan*, (Red Book of the Republic of Dagestan), Makhachkala: Tipografiya IP Dzhamaludinov M.A., 2020, 800 p.
- Magomedova M.A., Gasanova O.O., Analiz floristicheskikh kompleksov v landshaftakh Talginskogo ushel'ya aridnykh predgorii Dagestana (Analysis of floral complexes in landscapes of the ravin Talginskoe in Daghestan arid foothills), *Estestvennye i matematicheskie nauki v sovremennom mire* (Natural and mathematical sciences in the modern world), Novosibirsk, Proc. of XV International Sci.-Pract. Conf., Novosibirsk: SibAK, Vol. 15, pp. 154–160.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii* (Forms of intraspecific variability of woody plants), M.: Nauka, 1973, 284 p.
- Mohammadi Zade M., Kiadaliri H., Etemad V., Mehregan I., Azizinezhad R., Seed viability changes during fruit ripening of *Juniperus polycarpus*: implications for seed collection, *Egyptian J. Botany*, 2018, Vol. 58, No. 3, pp. 437–444.
- Rabotnov T.A., Voprosy izucheniya sostava populyatsii dlya tselei fitotsenologii (Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology), *Problemy botaniki*, 1950, Vol. 1, pp. 465–483.
- Sadykova G.A., Amirkhanova N.A., Vozrastnaya struktura predgornoi populyatsii *Juniperus polycarpus* v Dagestane (Age structure of the foothill population of *Juniperus polycarpus* in Dagestan), *Botanicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*, 2017, No. 4, pp. 44–49.
- Sadykova G.A., Asadulaev Z.M., Aliev K.U., O statuse krasnokniznykh vidov *Juniperus* L. v Dagestane (On the status of the Red Data Book species of *Juniperus* L. in Dagestan), *Nauchnye osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseina* (Scientific foundations for the protection and rational use of the vegetation cover of the Volga basin), Tolyatti, Proc. of the XIII Congress of the Russian Botanical Society and Conf., Tolyatti: Cassandra, Vol. 3, pp. 48–49.
- Sadykova G.A., Asadulaev Z.M., Mezhpopyulatsionnaya izmenchivost' priznakov generativnykh organov *Juniperus polycarpus* C. Koch v Dagestane (Interpopulation variability of signs of the generative organs of *Juniperus polycarpus* C. Koch (Cupressaceae, Pinopsida) in Dagestan), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2016, No. 2, pp. 222–229.
- Sadykova G.A., Neshataeva V.Y., Redkoles'ya *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* v Predgornom Dagestane (Juniper open woodlands (*Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus*) in Piedmont Dagestan), *Botanicheskii zhurnal*, 2020, Vol. 105, No. 2, pp. 179–195.
- Singh A., Samant S.S., Populyatsiya i struktura soobshchestv *Juniperus polycarpus* K. Koch pod vliyaniem klimaticheskikh izmenenii v kholodnoi pustyne Gimalayev (Indiya) (Population and community structure pattern of *Juniperus polycarpus* K. Koch with climate change effect in the cold desert trans Himalayan region, India), *Aridnye ekosistemy*, 2020, Vol. 26, No. 1(82), pp. 21–32.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I., Kvazisenil'nost' kak odno iz proyavlenii fitotsenoticheskoi tolerantnosti rastenii (Quasisenility as one of manifestations of phytocoenotic tolerance of the plants), *Zhurn. obshchei biologii*, 1984, Vol. 45, No. 2, pp. 216–225.
- Uranov A.A., Voprosy izucheniya struktury fitotsenozov i vidovykh tsenopopyulatsii (Issues of studying the structure of phytocenoses and species coenopopulations), In: *Tsenopopyulatsii rastenii (razvitie i vzaimootnosheniya)* (Plant coenopopulations (development and relationships)), M.: Nauka, 1977, 131 p.
- Williams C.G., Savolainen O., Inbreeding depression in conifers: implications for breeding strategy, *Forest Science*, 1996, Vol. 42, No. 1, pp. 102–117.
- Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S., Smirnova O.V., *Tsenopopyulatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii)* (Coenopopulations of plants (essays in population biology)), M.: Nauka, 1988, 183 p.

УДК 631.523.5

## МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В КРАСНОЯРСКОМ КРАЕ ПО ПАНЕЛИ 15 ЯДЕРНЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ<sup>1</sup>

© 2022 г. Д. Н. Шуваев<sup>а, \*</sup>, А. А. Ибе<sup>б</sup>, Ю. Е. Щерба<sup>с</sup>, Т. В. Сухих<sup>б</sup>, Е. А. Шилкина<sup>б</sup>, М. А. Шеллер<sup>б</sup>, Е. А. Усова<sup>с</sup>, Е. В. Лисотова<sup>с</sup>, М. В. Репях<sup>с</sup>, О. М. Ступакова<sup>с</sup>

<sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202, Екатеринбург, 620144 Россия

<sup>б</sup>ФБУ “Рослесозащита” – “Центр защиты леса Красноярского края”,  
Академгородок, д. 50 “а”, корп. 2, Красноярск, 660036 Россия

<sup>с</sup>Сибирский государственный университет науки и технологий им. академика М.Ф. Решетнева,  
проспект им. газеты “Красноярский рабочий”, д. 31, Красноярск, 660037 Россия

\*E-mail: denis.shuvaev@gmail.com

Поступила в редакцию 16.09.2021 г.

После доработки 08.11.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Для разработки метода ДНК-идентификации нелегально заготовленной древесины сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) отобрано 15 перспективных локусов ядерной микросателлитной ДНК. С данными локусами была исследована генетическая дифференциация в 10 выборках сосны обыкновенной, произрастающей на территории Красноярского края. Уровень межпопуляционной генетической дифференциации был низким ( $F_{ST} = 0.026$ ). Корреляционная зависимость между генетическими и географическими дистанциями отсутствовала ( $r = 0.044$ ,  $P > 0.05$ ). Отсутствие кластеризации популяций свидетельствовало о недавних событиях резкого сокращения популяционной численности в прошлом, что могло быть вызвано рядом плейстоценовых оледенений. Отсутствие выраженной популяционно-генетической структуры не позволяет проводить точных оценок географического происхождения лесоматериалов сосны обыкновенной в исследуемой части ареала с помощью микросателлитных маркеров. Альтернативный подход к определению легальности заготовленной древесины подразумевает сравнение многолокусных профилей генотипов порубочных остатков и пней с сортиментом. На основе анализа частот генотипов 10 референтных выборок было установлено, что расчетная вероятность случайного совпадения профилей ДНК по 15 микросателлитным локусам составляет  $4.2 \times 10^{-11}$ . Вероятность обнаружить идентичный генотип в выборке 1 млн деревьев составила менее 0.01%, что является приемлемой величиной в практике криминалистической экспертизы.

**Ключевые слова:** незаконные рубки, сосна обыкновенная, Сибирь, микросателлиты, генотипический профиль, вероятность случайного совпадения.

**DOI:** 10.31857/S002411482204009X

Незаконные рубки являются глобальной проблемой, которая ведет к серьезным экологическим последствиям, таким как обезлесение, снижение биоразнообразия и устойчивости экосистем. На незаконные рубки приходится от 10 до 35% всей лесозаготовки в РФ. В 2017 г. причиненный незаконными рубками ущерб превысил 11.5 млрд рублей, в 2018 г. данный показатель составил 11.6 млрд рублей. При этом за 2017 и 2018 годы общий объем незаконных рубок составил

2.8 млн куб. м (Косых, 2020). К хозяйственно ценным хвойным лесным породам, произрастающим на территории России, относятся сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), виды лиственниц (*Larix* spp.), сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), пихта сибирская (*Abies sibirica* L.) и ель сибирская (*Picea obovata* L.). На территории Красноярского края произрастает 14.2% от общероссийского запаса леса, значительную часть которого составляют насаждения сосны обыкновенной, играющей важную роль в экономике и экологической стабильности региона. Поэтому разработка мер противодействия незаконным рубкам является актуальной задачей.

<sup>1</sup> Работа поддержана Красноярским краевым фондом науки в рамках реализации проекта “Разработка метода ДНК-фингерпринтинга для оценки легальности происхождения древесины сосны обыкновенной в Красноярском крае”.

Традиционный подход к экспертной оценке легальности древесины состоит в адаптации комплекса дендрохронологических методов применительно к целям криминалистического исследования. Избегая полемики относительно точности и границ применимости методов дендрохронологического анализа в рамках расследований фактов незаконных рубок (Синькевич, 2014; Майорова, Гончарук, 2015; Румянцев, 2017; Воронин и др., 2018), — задача идентификации целого по частям представляется наименее дискуссионной и подкреплена хорошей методологической базой (Воронин и др., 2016). Тем не менее, точность экспертного заключения, основанного на дендрохронологическом подходе, в значительной степени зависит от места и условий произрастания дерева. В основе результирующего заключения дендрохронологической экспертизы лежат показатели коэффициентов корреляции, которые могут варьировать в достаточно широких пределах (0.83–0.98) (Пальчиков, Румянцев, 2009). Хотя высокий коэффициент корреляции ( $r = 0.98–0.99$ ) свидетельствует о наличии сильной связи — он отнюдь не устанавливает однозначного соответствия между частями дерева. Следовательно, дендрохронологический анализ позволяет построить лишь косвенную доказательную базу.

Методы генетического анализа в криминалистике уже длительное время с успехом применяются для идентификации личности подозреваемых в совершении преступлений. Аналогичным образом с помощью методов генетического анализа можно проводить высокоточную идентификацию целого по частям для сопоставления нелегально заготовленной древесины (хлысты, сортимент) и места рубки. Однако следует отметить, что идентификация географического происхождения древесины с помощью методов анализа ДНК имеет некоторые ограничения. Первое ограничение связано с получением достаточного количества интактной матрицы ДНК из древесины. Второе — наличие выраженной популяционно-генетической структуры у исследуемого вида. Например, если уровень межпопуляционной дифференциации вида достаточно высок ( $F_{ST} > 0.1$ ), теоретически возможно провести анализ географического происхождения группы особей. В случае более низкого уровня межпопуляционной дифференциации проведение точной географической спецификации особей или их групп невозможно (Ogden, Linacre, 2015).

Популяционно-генетическая структура сосны обыкновенной была подробно исследована на большей части ареала с привлечением различного и широкого спектра маркеров: морфологических, биохимических, аллозимных и генетических. Несмотря на выделение морфологами множества форм, рас и подвидов сосны обыкновенной, значимая межпопуляционная диффе-

ренциация была выявлена преимущественно в европейской части ареала (Санников и др., 2012), а также в Крыму и на Кавказе (Semerikov et al., 2020). В тоже время сибирская часть ареала сосны обыкновенной характеризуется крайне однородной структурой изменчивости и подразделяется на несколько больших региональных групп популяций: Западную Сибирь, Среднюю Сибирь, Восточную Сибирь и Приамурье. Однако между указанными популяционными группами уровень генетической дифференциации также остается низким (Санников и др., 2012). Возможной причиной сниженного генетического разнообразия и дифференциации популяций сосны из сибирской части ареала стали процессы послеледникового расселения вида из немногочисленных плейстоценовых рефугиумов (Semerikov et al., 2018). Таким образом, слабовыраженная генетическая структура популяций сосны обыкновенной в Сибири, по всей видимости, не может создать основу для идентификации географического происхождения лесоматериалов.

Альтернативным подходом к решению проблемы идентификации нелегальной древесины может стать метод анализа ДНК, основанный на сопоставлении многолокусных профилей генотипов. Суть метода заключается в попарном сравнительном анализе ДНК-профилей образцов изъятого круглого леса с образцами древесины (порубочные остатки, пни), изъятыми из незаконного места рубки. Вероятность случайного совпадения ( $PI$ ) генотипических профилей образцов будет служить основой для экспертного заключения об их принадлежности одному дереву и может выступать основным доказательством в суде. Необходимость обладать информацией о предполагаемом незаконном месте рубки сильно ограничивает применимость подхода парных сравнений. Однако на сегодняшний день это единственный метод, способный предоставить высокую точность идентификации, которая недоступна другим методам, включая дендрохронологический анализ (Overview of current ..., 2020).

Наиболее распространенными генетическими маркерами для индивидуального типирования являются маркеры, основанные на полиморфизме коротких повторов, — микросателлиты (SSR) (Tautz, 1993). Для сосны обыкновенной разработано и адаптировано большое количество локусов микросателлитной ДНК (Soranzo et al., 1998; Elsik et al., 2000; Liewlaksaneeyanawin et al., 2004; Sebastiani et al., 2012; Fang et al., 2014), что позволяет протестировать и отобрать хорошо воспроизводимые и изменчивые локусы для создания маркерной системы индивидуального типирования круглых лесоматериалов сосны обыкновенной.

Для надежной оценки мощности идентификационной панели микросателлитных маркеров не-

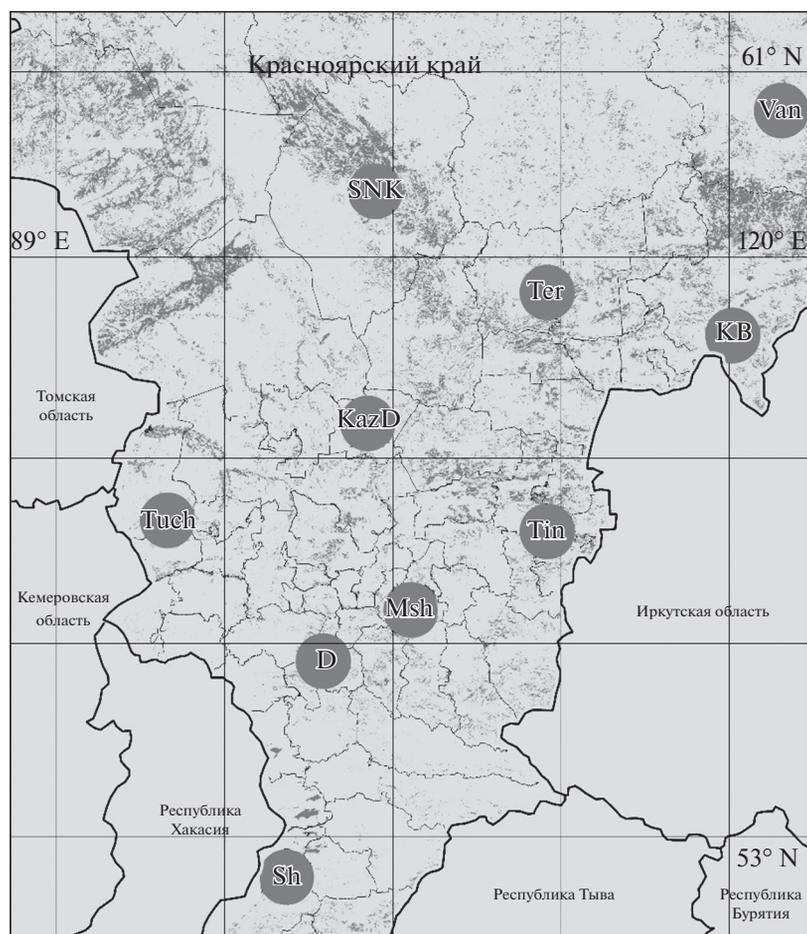


Рис. 1. Географическое положение исследуемых выборок сосны обыкновенной.

обходимо создание представительной референтной базы генотипов по целевой древесной породе. Референтные популяции должны отражать данные о распределении аллельных частот генетических маркеров, поскольку от степени смещения частот аллелей зависит дискриминирующая сила метода идентификации. Поэтому референтную базу генотипов необходимо создавать с учетом популяционной структуры вида (Rowold, Netter, 2005).

Ранее нами уже был проведен подбор начальной панели микросателлитных локусов (Шуваев и др., 2020a) с целью первичной оценки возможностей идентификационной мощности маркерной системы. Также в рамках отдельного исследования был найден наиболее эффективный протокол экстракции ДНК из древесины сосны обыкновенной (Шуваев и др., 2020б).

Целью настоящего исследования стала финальная корректировка идентификационной панели микросателлитных локусов на основе расширенной референтной базы выборок сосны обыкновенной.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужили 10 выборок сосны обыкновенной, собранных в естественных популяциях Красноярского края. Объем каждой выборки составил 30 деревьев возрастом 60–80 лет. Всего было проанализировано 300 деревьев (рис. 1).

Суммарную ДНК экстрагировали из хвои по стандартному СТАВ-протоколу (Devey et al., 1996). С целью скрининга было дополнительно протестировано 18 пар праймеров для ядерных микросателлитных локусов сосны обыкновенной: lw\_isotig20215, lw\_isotig11166, lw\_isotig12667, lw\_isotig02138, lw\_isotig02347, lw\_isotig03088, lw\_isotig04931, lw\_isotig06440, lw\_isotig06215, lw\_isotig04204, lw\_isotig04600, lw\_isotig17679, lw\_isotig00081, lw\_isotig02842 (Fang et al., 2014), Lop3 (Liewlaksaneeyanawin et al., 2004), PtTx3016, PtTx2093, Ctg1376 (Ganea, Garcia Gil, 2011). Тестирование показало, что стабильная амплификация и достаточный уровень изменчивости были отмечены для двух новых локусов lw\_isotig20215 и lw\_isotig11166.

Таким образом, финальная идентификационная панель была доведена до 15 локусов ядерной микросателлитной ДНК: *lw\_isotig04195*, *lw\_isotig04306*, *lw\_isotig01420*, *lw\_isotig07383*, *lw\_isotig05123*, *lw\_isotig20215*, *lw\_isotig11166* (Fang et al., 2014), *PfTx2146*, *PfTx3025*, *PfTx2123* (Elsik et al., 2000), *PfTx4001*, *PfTx3107* (Ganea, Garcia Gil, 2011), *Psyl17*, *Psyl42*, *Psyl57* (Sebastiani et al., 2012). Данный набор локусов был верифицирован на 10 популяционных выборках сосны обыкновенной для получения информации о распределении аллельных частот и выявления возможной популяционно-генетической структуры вида в сибирской части ареала.

Для постановки полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали коммерческий набор “GenPakPCRCore” (ООО “НПФ Генлаб”, Россия), согласно инструкции фирмы-производителя. ПЦР проводили на термоциклере T100 (Bio-Rad Laboratories, Inc., США). Протокол амплификации был общим для всех локусов: 95°C – 5 мин; (95°C – 30 с, 58°C – 90 с, 72°C – 45 с) × 32 цикла; 72°C – 7 мин; 4°C – ∞. Продукты амплификации локусов с 3-нуклеотидными повторами анализировали методом вертикального гель-электрофореза в 6%-м неденатурирующем полиакриламидном геле в ТАЕ-буфере при 80 Вт в течение 3 ч в камерах для вертикального электрофореза VE-20 (Хеликон, Россия). Фрагменты динуклеотидных локусов: *lw\_isotig11166*, *lw\_isotig20215*, *PfTx4001*, *Psyl17* и *Psyl42* – разделяли в камерах для вертикального электрофореза MODEL S2 (Life Technologies, США) по методу, описанному в Elsik et al., 2000. В качестве стандартного маркера длин фрагментов использовали ДНК плазмиду *pBR322*, обработанную рестриктазой *HpaII* (СибЭнзим, Россия). Гели с 3-нуклеотидными повторами окрашивали бромистым этидием и визуализировали на транслюминаторе (Vilber Lourmat, Франция). Для гелей с динуклеотидными повторами использовали серебряное окрашивание. Генотипирование проводили при помощи программы Photo-Capt 12.4 (Vilber Lourmat, Франция). Для минимизации ошибок генотипирования электрофореграммы всех образцов были прогенотипированы независимо двумя специалистами, имеющими в качестве исходной информации о локусах только их аллельные размеры из первичных литературных источников. В случае несовпадения генотипических профилей образцов они были проанализированы заново, начиная с этапа экстракции ДНК.

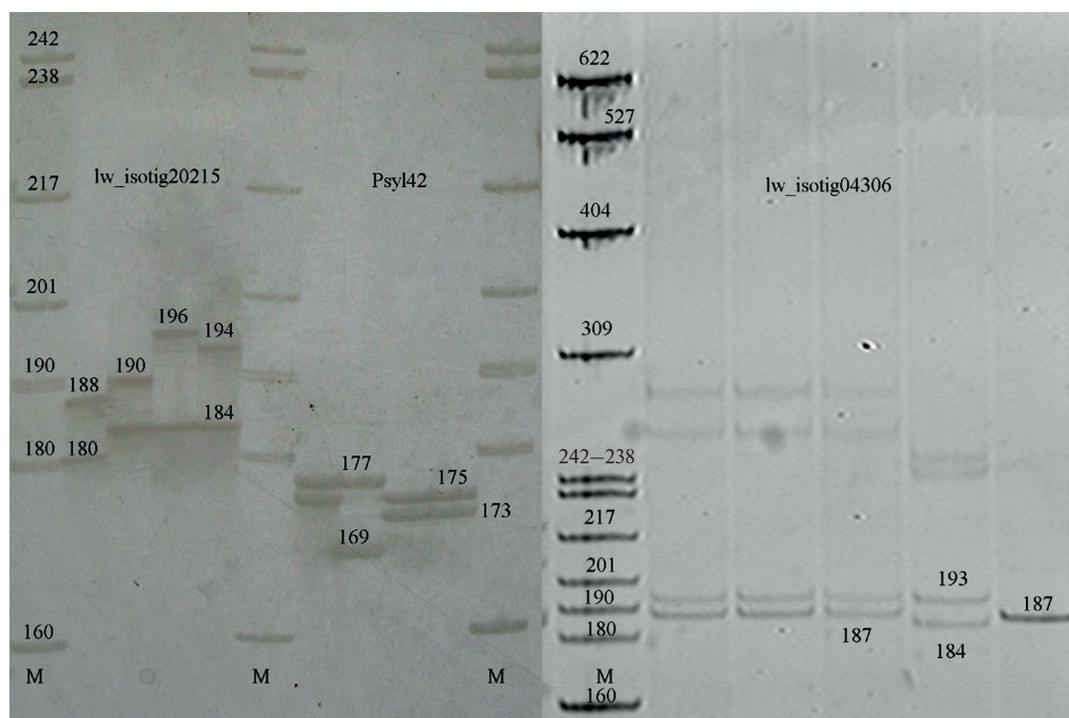
Присутствие нуль-аллелей в локусах проверяли при помощи программы FreeNa (Charpuis, Estoup, 2007). Тесты на отклонение популяций от равновесия Харди-Вайнберга и неравновесие по сцеплению локусов были проведены в веб-интерфейсе программы Genepop, согласно настройкам по умолчанию (Raymond, Rousset, 1995; Rousset, 2008).

Оценки наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности ( $H_O$  и  $H_E$ ), эффективного числа аллелей ( $N_e$ ), межпопуляционной дифференциации ( $F_{ST}$ ) по каждому локусу рассчитывали в программе GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006). Анализ кластеризации популяций методом главных координат (Kendall, Stuart, 1976) проводили на основе данных матрицы генетических дистанций  $D_A$  (Nei et al., 1983). Степень зависимости между генетическими ( $D_A$ ) и географическими расстояниями оценивали при помощи коэффициента корреляции Пирсона. Значимость корреляции была определена тестом Мантела (Mantel, 1967) на основе 1000 пермутаций в программе GenAlEx 6.5. Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) был выполнен в программе Arlequin 3.5.2 (Excoffier, Lischer, 2010) при 10000 пермутаций. С помощью байесовского подхода, реализованного в программе Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), была проведена кластеризация с последующей оценкой вклада кластерных генотипов в каждую исследуемую популяцию. Параметры симуляционного эксперимента включали модели Admixture и Locprior (Hubisz et al., 2009). Число исходов последовательных случайных событий MCMC (Monte Carlo Markov Chain) составило 300 тыс. при длине периода стабилизации (burn-in) 50 тыс. Всего было проведено 30 итераций для каждого запуска предполагаемого числа  $K$  кластеров от 1 до 10. Значение числа  $K$  кластеров оценивали путем вычисления апостериорной вероятности каждого кластера  $K$  ( $\ln \text{Pr}(X|K)$ ) (Pritchard et al., 2000). Выравнивание вклада генотипов в каждый кластер по всем запускам с последующей визуализацией было проведено в веб-программе CLUMPACK (Kopelman et al., 2015). Мощностные идентификационные панели оценивали с помощью показателей  $PI$  и  $Q$ , где  $PI$  – вероятность случайного совпадения (Butler, 2005),  $Q$  – вероятность встречи генотипа, аналогичного ДНК-профилю исследуемого объекта среди  $N$  потенциальных индивидуумов (Перепечина, Гришечкин, 1996).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Присутствия нуль-аллелей в отобранных 15 локусах выявлено не было. Парное тестирование локусов не выявило неравновесия по сцеплению ( $P > 0.05$ ). Тест популяций на равновесие Харди-Вайнберга не обнаружил отклонений от равновесных частот генотипов ни в одной из исследуемых популяций ( $P > 0.05$ ).

Суммарное число аллельных вариантов по 15 микросателлитным локусам составило 104. Примеры электрофореграмм нескольких локусов приведены на рис. 2. Наибольшее число аллелей было



**Рис. 2.** Электрофореграммы локусов *lw\_isotig20215*, *Psyl42*, *lw\_isotig04306*. М – маркер молекулярного веса *pBR322* после обработки рестриктазой *HpaII*.

обнаружено у локуса *lw\_isotig20215* ( $N_A = 14$ ), а наименьшее – у локуса *lw\_isotig05123* ( $N_A = 2$ ) (табл. 1).

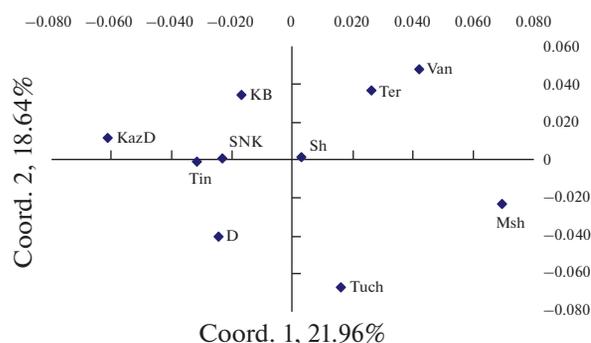
Индивидуальный вклад локусов в межпопуляционные различия ( $F_{ST}$ ) варьировал. Максимальное значение  $F_{ST}$  было обнаружено у локуса *PtTx4001* (0.053), минимальное – у локуса *PtTx2123* (0.011). Однако усредненное по всем локусам значение  $F_{ST}$  было низким и составило 0.026.

Анализ кластеризации выборок методом главных координат (рис. 3) и расчет коэффициента корреляционной зависимости между генетическими и географическими дистанциями продемонстрировали отсутствие взаимосвязи данных величин ( $r = 0.044$ ,  $P > 0.05$ ). Это свидетельствует об отсутствии генетико-географической спецификации популяций сосны обыкновенной на исследуемой территории.

Кластеризация популяций по методу *Structure* также не выявила какой-либо структуры (рис. 4). Оценка числа *K* кластеров обнаружила лишь одну группу популяций, объединяющую все исследованные выборки сосны обыкновенной.

Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) показал, что большая часть изменчивости была сосредоточена внутри популяций (98.58%) и лишь небольшая доля приходилась на межпопуляционную (1.42%) компоненту изменчивости (табл. 2).

Генетическая подразделенность популяций в пределах исследуемой части ареала оказалась низкой ( $F_{ST} = 2.6\%$ ). Исследуемая группа выборок сосны обыкновенной является, по всей видимости, частью большой популяции Средней Сибири. Высокая степень генетической однородности на достаточно обширном ареале является сильным свидетельством резкого сокращения популяционной численности в прошлом и последующего снижения генетического разнообразия (т.н. эффект бутылочного горлышка). Полученные результаты хорошо согласуются с исследованиями С.Н. Санникова с соавт. (Санников, Петрова, 2003)



**Рис. 3.** Ординация популяций сосны обыкновенной с помощью метода главных координат.

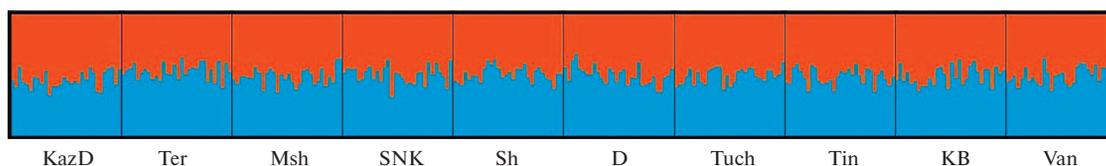


Рис. 4. Вклад кластерных генотипов в популяции сосны обыкновенной.

и В.Л. Семерикова с соавт. (Semerikov et al., 2018). Из работ которых следует, что основная волна расселения сосны обыкновенной двигалась в направлении востока Евразии, что сопровождалось резким снижением генетического разнообразия популяций переднего фронта волны расселения.

Таким образом, основываясь на полученных результатах кластеризации, следует сделать вывод, что возможность идентификации географического происхождения лесоматериалов сосны обыкновенной в Сибири крайне маловероятна при использовании генетического подхода.

Таблица 1. Усредненные показатели микросателлитных локусов по всем выборкам сосны обыкновенной

№	Локус	$H_O \pm S.E.$	$H_E \pm S.E.$	$N_A$	$N_e \pm S.E.$	$F_{ST}$	Диапазон аллелей
1	lw_isotig04195	0.313 ± 0.019	0.306 ± 0.015	4	1.448 ± 0.032	0.012	186–195
2	lw_isotig04306	0.543 ± 0.009	0.570 ± 0.022	8	2.382 ± 0.123	0.017	172–193
3	lw_isotig01420	0.630 ± 0.030	0.569 ± 0.018	5	2.357 ± 0.094	0.015	171–186
4	lw_isotig07383	0.490 ± 0.041	0.543 ± 0.030	6	2.287 ± 0.168	0.049	188–203
5	lw_isotig05123	0.383 ± 0.030	0.345 ± 0.018	2	1.535 ± 0.039	0.012	166–169
6	lw_isotig20215	0.692 ± 0.049	0.754 ± 0.016	14	4.206 ± 0.261	0.022	178–204
7	lw_isotig11166	0.869 ± 0.025	0.726 ± 0.012	8	3.705 ± 0.148	0.021	139–163
8	PfTx3107	0.503 ± 0.027	0.659 ± 0.026	10	3.099 ± 0.253	0.032	153–183
9	PfTx2146	0.733 ± 0.027	0.756 ± 0.008	10	4.130 ± 0.133	0.025	182–236
10	PfTx3025	0.427 ± 0.026	0.408 ± 0.018	6	1.703 ± 0.052	0.017	272–314
11	PfTx2123	0.287 ± 0.022	0.318 ± 0.018	3	1.477 ± 0.042	0.011	192–201
12	PfTx4001	0.736 ± 0.033	0.647 ± 0.014	9	2.872 ± 0.111	0.053	201–225
13	Psyl17	0.656 ± 0.042	0.661 ± 0.021	7	3.041 ± 0.169	0.049	221–249
14	Psyl42	0.777 ± 0.032	0.713 ± 0.005	5	3.489 ± 0.061	0.033	169–177
15	Psyl57	0.367 ± 0.040	0.378 ± 0.032	7	1.646 ± 0.082	0.025	187–205

Примечание:  $H_O$  – наблюдаемая гетерозиготность,  $H_E$  – ожидаемая гетерозиготность,  $N_A$  – абсолютное число аллелей,  $N_e$  – эффективное число аллелей,  $F_{ST}$  – коэффициент инбридинга субпопуляций относительно всей популяции, S.E. – стандартная ошибка.

Таблица 2. Результаты иерархического анализа молекулярной изменчивости (AMOVA) в 10 популяциях сосны обыкновенной

Источник изменчивости	Степень свободы	Сумма квадратов	Компоненты дисперсии	Изменчивость, %	Индекс фиксации
Между 10 популяциями	9	64.26	0.055	1.42	$F_{ST} = 0.014^*$
В пределах популяций	590	2260.03	3.831	98.58	
Сумма	599	2324.29	3.886	100	–

\*  $P < 0.001$ .

Перспективным подходом к определению географического происхождения лесоматериалов могут стать методы, основанные на полногеномном анализе изменчивости SNP-локусов (Single Nucleotide Polymorphisms). Например, для сосны обыкновенной и ели европейской (*Picea abies*) разработано приблизительно 50 тыс. маркеров SNP с возможностью их анализа на микрочипе в автоматизированном режиме (Perry et al., 2020; Bernhardsson et al., 2021). Теоретически это позволяет построить географическую карту с высокой степенью разрешения. Однако вопрос о дискриминирующей способности данного подхода в рамках точной идентификации географического происхождения лесоматериалов заслуживает отдельного исследования.

Альтернативным подходом к проблеме ДНК-идентификации легальности лесоматериалов является сравнительный анализ многолокусных генотипов. На основе полученных частот аллелей сосны обыкновенной был произведен расчет вероятности случайного совпадения ( $PI$ ). Значение  $PI$  по 15 микросателлитным локусам составило  $4.2 \times 10^{-11}$ , что дает вероятность обнаружения дерева с аналогичным генотипическим профилем приблизительно 1 на 25 млрд индивидуумов. Значение  $Q$  показывает вероятность встречи идентичного генотипа с поправкой на размер выборки ( $M$ ) (Перепечина, Гришечкин, 1996). Размер выборки  $N = 10^6$  деревьев соответствует значению  $Q$  в 0.0042%. Таким образом, вероятность обнаружения идентичного генотипа в выборке 1 млн деревьев составляет менее 0.01%. Данные показатели считаются достаточными для практики криминалистической экспертизы, что позволяет использовать разработанную панель микросателлитных локусов в расследовании фактов нелегального оборота древесины сосны обыкновенной.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяционно-генетическая структура сосны обыкновенной не позволяет разработку надежных генетических методов идентификации географического происхождения деревьев или их групп в сибирской части ареала вида. Альтернативный подход к решению данной проблемы состоит в сравнении многолокусных профилей генотипов порубочных остатков и пней из незаконного места рубки с образцами сортамента сомнительного происхождения.

Итогом работ в данном направлении стала панель из 15 ядерных микросателлитных локусов для проведения сравнительного анализа генотипических профилей образцов сосны обыкновенной. Все локусы характеризовались высокой степенью воспроизводимости и достаточным уровнем изменчивости. На основе распределения

аллельных частот локусов в референтных выборках были рассчитаны итоговые оценки мощности идентификационной панели, которые являлись достаточными для криминалистической экспертизы и давали вероятность ошибочного суждения менее 0.01%. Разработанную панель микросателлитных локусов можно рекомендовать для использования отделами мониторинга состояния лесных генетических ресурсов при ФБУ «Рослесозащита» в целях содействия органам МВД при расследовании фактов нелегальных рубок насаждений сосны обыкновенной. Кроме того, она может быть использована отделами ФБУ «Рослесозащита» в качестве стандартного набора локусов для целей паспортизации на объектах единого генетико-селекционного комплекса.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин В.И., Грибунов О.П., Жаворонков Ю.М., Осолков В.А., Унжакова С.В. Судебно-ботаническая экспертиза с применением методов дендрохронологии при расследовании незаконной рубки лесных насаждений. Иркутск: Восточно-Сибирский институт МВД РФ, 2016. 200 с.
- Воронин В.И., Унжакова С.В., Зырянов В.С. Судебная дендрохронология в криминалистике // Криминалистика: вчера, сегодня, завтра. 2018. Т. 4. № 8. С. 34–40.
- Косых В.А. Незаконный оборот леса и лесоматериалов в Российской Федерации: сущность, детерминация, проблемы противодействия: дис. ... канд. юрид. наук: 12.00.08. Санкт-Петербург: ФГКОУ ВО СПбУ МВД России, 2020. 252 с.
- Майорова Е.И., Гончарук Н.Ю. К вопросу использования дендрохронологического анализа в судебно-экспертной практике // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2015. Т. 19. № 5. С. 153–158.
- Пальчиков С.Б., Румянцев Д.Е. Контроль за законностью заготовки древесины на основе древесно-кольцевой информации // Устойчивое лесопользование. 2009. Т. 21. № 2. С. 12–16.
- Перепечина И.О., Гришечкин С.А. Вероятностные расчеты в ДНК-дактилоскопии. Методические рекомендации. М.: ЭКЦ МВД России, 1996. 16 с.
- Румянцев Д.Е. Дендрохронологические экспертизы в лесном хозяйстве // Инноватика и экспертиза: научные труды. 2017. Т. 20. № 2. С. 111–114.
- Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 174 с.
- Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 248 с.
- Синькевич С.М. Дендрохронология в судебной экспертизе: ограничения и перспективы // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2014. Т. 18. № 5. С. 166–170.
- Шубаев Д.Н., Ибе А.А., Щерба Ю.Е., Сухих Т.В., Шилкина Е.А., Усова Е.А., Лисотова Е.В., Ренях М.В., Ступа-

- кова О.М. Разработка панели ядерных микросателлитных локусов для оценки легальности происхождения древесины сосны обыкновенной в Красноярском крае // Хвойные бореальной зоны. 2020. Т. 38. № 5–6. С. 298–305.
- Шуваев Д.Н., Ибе А.А., Щерба Ю.Е., Сухих Т.В., Шилкина Е.А., Усова Е.А., Лисотова Е.В., Ренях М.В., Ступакова О.М. Оценка эффективности протоколов экстракции ДНК из древесины сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2020. Т. 38. № 5–6. С. 291–297.
- Bernhardsson C., Zan Y., Chen Z., Ingvarsson P.K., Wu H.X. Development of a highly efficient 50K single nucleotide polymorphism genotyping array for the large and complex genome of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) by whole genome resequencing and its transferability to other spruce species // Molecular Ecology Resources. 2021. № 21. P. 880–896.
- Butler J.M. Forensic DNA Typing: Biology, Technology and Genetics of STR Markers. 2nd Ed. Oxford: Elsevier, 2005. 647 p.
- Chapuis M-P., Estoup A. Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation // Molecular Biology and Evolution. 2007. V. 24. № 3. P. 621–631.
- Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N., Neale D.B., Moran G.F. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD, and microsatellite markers // Theoretical and Applied Genetics. 1996. V. 92. № 6. P. 673–679.
- Elsik C.G., Minihan V.T., Hall S.E., Scarpa A.M., Williams C.G. Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L. // Genome. 2000. V. 43. P. 550–555.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
- Fang P., Niu S., Yuan H., Li Z., Zhang Y., Yuan L., Li W. Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (*Pinaceae*) // Applications in Plant Sciences. 2014. V. 2. № 1. P. 1–4.
- Ganea S.L., Garcia Gil M.R. Multiplex Nuclear SSR Amplification in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) // Bulletin UASVM Horticulture. 2011. V. 68. № 1. P. 47–53.
- Hubisz M.J., Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information // Molecular Ecology Resources. 2009. V. 9. № 5. P. 1322–1332.
- Kendall M.G., Stuart A. The Advanced Theory of Statistics. Volume 3: Design and Analysis, and Time-Series. London: Charles Griffin & Co. Ltd., 1976. 585 p.
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N.A., Mayrose I. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // Molecular Ecology Resources. 2015. V. 15. № 5. P. 1179–1191.
- Liewlaksaneeyanawin C., Ritland C.E., El-Kassaby Y.A., Ritland K. Single-copy, species-transferable microsatellite markers developed from loblolly pine ESTs // Theoretical and Applied Genetics. 2004. V. 109. P. 361–369.
- Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Research. 1967. V. 27. P. 209–220.
- Nei M., Tajima F., Tateno Y. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data // J. Molecular Evolution. 1983. V. 19. № 94. P. 153–170.
- Ogden R., Linacre A. Wildlife forensic science: A review of genetic geographic origin assignment // Forensic Science International: Genetics. 2015. V. 18. P. 152–159.
- Overview of current practices in data analysis for wood identification: A guide for the different timber tracking methods / By ed. Schmitz N. GTTN, Global Timber Tracking Network: GTTN Secretariat: European Forest Institute and Thunen Institute, 2020. 143 p.
- Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. 2006. V. 6. № 1. P. 288–295.
- Perry A., Wachowiak W., Downing A., Talbot R., Cavers S. Development of a single nucleotide polymorphism array for population genomic studies in four European pine species // Molecular Ecology Resources. 2020. V. 20. № 6. P. 1697–1705.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. № 2. P. 945–959.
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // Journal of Heredity. 1995. V. 86. № 3. P. 248–249.
- Rousset F. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // Molecular Ecology Resources. 2008. V. 8. № 1. P. 103–106.
- Rowold D.J., Herrera R.J. On human STR sub-population structure // Forensic Science International. 2005. V. 151. № 1. P. 59–69.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S.T., Gonzalez-Martinez S.C., Vendramin G.G. Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L. // Conservation Genetics Resources. 2012. V. 4. № 2. P. 231–234.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Y.A., Taranokov V.V., Tikhonova I.V., Vidyakin A.I., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V. Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation // Tree Genetics & Genomes. 2018. V. 14. № 8. P. 1–7.
- Semerikov N.V., Petrova I.V., Sannikov S.N., Semerikova S.A., Tashev A.N., Lascoux M., Semerikov V.L. Cytoplasmic DNA variation does not support a recent contribution of *Pinus sylvestris* L. from the Caucasus to the main range // Tree Genetics & Genomes. 2020. V. 16. № 59. P. 1–11.
- Soranzo N., Provan J., Powell W. Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L. // Molecular Ecology. 1998. V. 7. № 9. P. 1247–1263.
- Tautz D. Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences // DNA Fingerprinting: State of the Science. 1993. V. 34. № 2. P. 21–28.

## Molecular Genetic Characteristic of the Scots Pine Population in Krasnoyarsk Territory Using the 15 Nuclear Microsatellite Loci Panel

D. N. Shuvaev<sup>1</sup> \*, A. A. Ibe<sup>2</sup>, Yu. Ye. Shcherba<sup>3</sup>, T. V. Sukhikh<sup>2</sup>, Ye. A. Shilkina<sup>2</sup>, M. A. Sheller<sup>2</sup>, Ye. A. Usova<sup>3</sup>, Ye. V. Lisotova<sup>3</sup>, M. V. Repyakh<sup>3</sup>, and O. M. Stupakova<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS, 8 Marta st., 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

<sup>2</sup>*Department of Monitoring of Forest Genetic Recourses, Branch of the Russian Centre of Forest Health—Centre of Forest Health of Krasnoyarsk krai, Akademgorodok, 50 “a”, bld. 2, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

<sup>3</sup>*Reshetnev’s Siberian State University of Science and Technology, Gazety Krasnoyarskiy Rabochiy ave., 31, Krasnoyarsk, 660037 Russia*

\*E-mail: denis.shuvaev@gmail.com

To develop a DNA identification method for illegally harvested Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) wood, 15 promising nuclear microsatellite DNA loci were selected. With these loci, genetic differentiation was studied in 10 samples of Scots pine growing in the Krasnoyarsk Territory. The level of interpopulation genetic differentiation was low ( $F_{ST} = 0.026$ ). There was no correlation between genetic and geographic distances ( $r = 0.044$ ,  $P > 0.05$ ). The absence of population clustering was indicative of the recent events of a sharp decline in population numbers in the past, which could have been caused by a series of Pleistocene glaciations. Such a feature of the population genetic structure does not allow accurate assessment of the geographical origin of Scots pine timber in the studied part of the range using microsatellite markers. An alternative approach to determining the legality of harvested wood involves comparing the multiloci profiles of the logging residues and stumps genotypes with the assortment. Based on the analysis of genotype frequencies of 10 reference samples, it was found that the calculated probability of a random match of DNA profiles for 15 microsatellite loci is  $4.2 \times 10^{-11}$ . The probability of finding an identical genotype in a sample of 1 million trees was less than 0.01%, which is an acceptable value in the practice of forensic examination.

*Keywords: illegal woodcutting, Scots pine, Siberia, microsatellite, genotypic profile, a random coincidence probability.*

**Acknowledgements:** The study was supported by the Krasnoyarsk territorial scientific foundation within the framework of the “DNA-fingerprinting method’s development for assessing the legality of the Scots pine wood’s origin in the Krasnoyarsk Territory”.

### REFERENCES

- Bernhardsson C., Zan Y., Chen Z., Ingvarsson P.K., Wu H.X., Development of a highly efficient 50K single nucleotide polymorphism genotyping array for the large and complex genome of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) by whole genome resequencing and its transferability to other spruce species, *Molecular Ecology Resources*, 2021, No. 21, pp. 880–896.
- Butler J.M., *Forensic DNA Typing: Biology, Technology and Genetics of STR Markers*, Oxford: Elsevier, 2005, 647 p.
- Chapuis M-P., Estoup A., Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation, *Molecular Biology and Evolution*, 2007, Vol. 24, No. 3, pp. 621–631.
- Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N., Neale D.B., Moran G.F., A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD, and microsatellite markers, *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, Vol. 92, No. 6, pp. 673–679.
- Elsik C.G., Minihan V.T., Hall S.E., Scarpa A.M., Williams C.G., Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L., *Genome*, 2000, Vol. 43, pp. 550–555.
- Excoffier L., Lischer H.E.L., Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows, *Molecular Ecology Resources*, 2010, Vol. 10, No. 3, pp. 564–567.
- Fang P., Niu S., Yuan H., Li Z., Zhang Y., Yuan L., Li W., Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (*Pinaceae*), *Applications in Plant Sciences*, 2014, Vol. 2, No. 1, pp. 1–4.
- Ganea S.L., Garcia Gil M.R., Multiplex Nuclear SSR Amplification in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.), *Bulletin UASVM Horticulture*, 2011, Vol. 68, No. 1, pp. 47–53.
- Hubisz M.J., Falush D., Stephens M., Pritchard J.K., Inferring weak population structure with the assistance of sample group information, *Molecular Ecology Resources*, 2009, Vol. 9, No. 5, pp. 1322–1332.
- Kendall M.G., Stuart A., *The Advanced Theory of Statistics. Volume 3: Design and Analysis, and Time-Series*, London: Charles Griffin & Co. Ltd., 1976, 585 p.
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N.A., Mayrose I., Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K, *Molecular Ecology Resources*, 2015, Vol. 15, No. 5, pp. 1179–1191.
- Kosykh V.A., *Nezakonnyi oborot lesa i lesomaterialov v Rossiiskoi Federatsii: sushchnost', determinatsiya, problemy protivodeistviya*, Diss. kand. yurid. nauk (Illegal circulation of timber and timber in the Russian Federation: essence, determination, problems of counteraction. Candidate’s legal .sci. thesis), Saint Petersburg: FGKOU VO SPbU MVD Rossii, 2020, 252 p.
- Liewlaksaneeyanawin C., Ritland C.E., El-Kassaby Y.A., Ritland K., Single-copy, species-transferable microsatellite

- markers developed from loblolly pine ESTs, *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, Vol. 109, pp. 361–369.
- Maiorova E.I., Goncharuk N.Y., K voprosu ispol'zovaniya dendrokronologicheskogo analiza v sudebno-ekspertnoi praktike (On the question of use of the tree-ring analysis in forensic practice), *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik*, 2015, Vol. 19, No. 5, pp. 153–158.
- Mantel N., The detection of disease clustering and a generalized regression approach, *Cancer Research*, 1967, Vol. 27, pp. 209–220.
- Nei M., Tajima F., Tateno Y., Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data, *Journal of Molecular Evolution*, 1983, Vol. 19, No. 94, pp. 153–170.
- Ogden R., Linacre A., Wildlife forensic science: A review of genetic geographic origin assignment, *Forensic Science International: Genetics*, 2015, Vol. 18, pp. 152–159.
- Overview of current practices in data analysis for wood identification: A guide for the different timber tracking methods*, GTTN Secretariat: European Forest Institute and Thunen Institute, 2020, 143 p.
- Pal'chikov S.B., Rumyantsev D.E., Kontrol' za zakonnost'yu zagotovki drevesiny na osnove drevesno-kol'tsevoi informatsii (Control over the legality of timber harvesting based on tree-ring information), *Ustoichivoe lesopol'zovanie*, 2009, Vol. 21, No. 2, pp. 12–16.
- Peakall R., Smouse P.E., GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Molecular Ecology Notes*, 2006, Vol. 6, No. 1, pp. 288–295.
- Perepechina I.O., Grishechkin S.A., *Veroyatnostnye raschety v DNK-daktiloskopii. Metodicheskie rekomendatsii* (Probabilistic calculations in DNA fingerprinting. Guidelines), Moscow: EKTs MVD Rossii, 1996, 16 p.
- Perry A., Wachowiak W., Downing A., Talbot R., Cavers S., Development of a single nucleotide polymorphism array for population genomic studies in four European pine species, *Molecular Ecology Resources*, 2020, Vol. 20, No. 6, pp. 1697–1705.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P., Inference of population structure using multilocus genotype data, *Genetics*, 2000, Vol. 155, No. 2, pp. 945–959.
- Raymond M., Rousset F., GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism, *J. Heredity*, 1995, Vol. 86, No. 3, pp. 248–249.
- Rousset F., Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux, *Molecular Ecology Resources*, 2008, Vol. 8, No. 1, pp. 103–106.
- Rowold D.J., Herrera R.J., On human STR sub-population structure, *Forensic Science International*, 2005, Vol. 151, No. 1, pp. 59–69.
- Rumyantsev D.E., Dendrokronologicheskie ekspertizy v lesnom khozyaistve (Dendrochronological expert examination in forestry), *Innovatika i ekspertiza: nauchnye trudy*, 2017, Vol. 20, No. 2, pp. 111–114.
- Sannikov S.N., Petrova I.V., *Differentsiatsiya populyatsiy sosny obyknovЕННОЙ* (Differentiation of Scots pine populations), Ekaterinburg: UrO RAN, 2003, 174 p.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V., *Ocherki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii* (Outlines of the theory of forest populational biology), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2012, 272 p.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S.T., Gonzalez-Martinez S.C., Vendramin G.G., Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L., *Conservation Genetics Resources*, 2012, Vol. 4, No. 2, pp. 231–234.
- Semerikov N.V., Petrova I.V., Sannikov S.N., Semerikova S.A., Tashev A.N., Lascoux M., Semerikov V.L., Cytoplasmic DNA variation does not support a recent contribution of *Pinus sylvestris* L. from the Caucasus to the main range, *Tree Genetics & Genomes*, 2020, Vol. 16, No. 59, pp. 1–11.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Y.A., Taranov V.V., Tikhonova I.V., Vidyakin A.I., Oreshkova N.V., Krutovsky K.V., Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation, *Tree Genetics & Genomes*, 2018, Vol. 14, No. 8, pp. 1–7.
- Shuvaev D.N., Ibe A.A., Shcherba Y.E., Sukhikh T.V., Shilkina E.A., Usova E.A., Lisotova E.V., Repyakh M.V., Stupakova O.M., Otsenka effektivnosti protokolov ekstraktsii DNK iz drevesiny sosny obyknovЕННОЙ (The estimation of efficiency DNA-extraction protocols from wood of Scots pine), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2020, Vol. 38, No. 5–6, pp. 291–297.
- Shuvaev D.N., Ibe A.A., Shcherba Y.E., T.V. S., Shilkina E.A., Usova E.A., Lisotova E.V., Repyakh M.V., Stupakova O.M., Razrabotka paneli yadernykh mikrosatelitnykh lokusov dlya otsenki legal'nosti proiskhozhdeniya drevesiny sosny obyknovЕННОЙ v Krasnoyarskom krae (A panel of nuclear microsatellite markers for the identification of Scots pine illegal logs on the Krasnoyarsk territory), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2020, Vol. 38, No. 5–6, pp. 298–305.
- Sin'kevich S.M., Dendrokronologiya v sudebnoi ekspertize: ogranicheniya i perspektivy (Dendrochronology in forensic examination: restrictions and prospects), *Vestnik MGUL – Lesnoi vestnik*, 2014, Vol. 18, No. 5, pp. 166–170.
- Soranzo N., Provan J., Powell W., Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L., *Molecular Ecology*, 1998, Vol. 7, No. 9, pp. 1247–1263.
- Tautz D., Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences, *DNA Fingerprinting: State of the Science*, 1993, Vol. 34, No. 2, pp. 21–28.
- Voronin V.I., Gribunov O.P., Zhavoronkov Y.M., Oskolkov V.A., Unzhakova S.V., *Sudebno-botanicheskaya ekspertiza s primeneniem metodov dendrokronologii pri rassledovanii nezakonnoi rubki lesnykh nasazhdenii* (Forensic botanical expertise using dendrochronology methods in the investigation of illegal felling of forest plantations), Irkutsk: Vostochno-Sibirskii institut MVD RF, 2016, 200 p.
- Voronin V.I., Unzhakova S.V., Zyryanov V.S., Sudebnaya dendrokronologiya v kriminalistike (Judicial dendrochronology in forensic science), *Kriminalistika: vchera, segodnya, zavtra*, 2018, Vol. 4, No. 8, pp. 34–40.

УДК 630\*165.3

## СМОЛОПРОДУКТИВНОСТЬ ПОТОМСТВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ КАТЕГОРИЙ<sup>1</sup>

© 2022 г. А. А. Высоцкий<sup>а</sup>, Ю. Н. Исаков<sup>а</sup>, О. В. Комарова<sup>а</sup>, \*

<sup>а</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии,  
ул. Ломоносова, 105, Воронеж, 394087 Россия

\*E-mail: Olya34@mail.ru

Поступила в редакцию 31.03.2021 г.

После доработки 06.07.2021 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Выполненные исследования систем размножения и изменчивости репродуктивных признаков у сосны обыкновенной на трех участках в Воронежской обл. установили, что реакция деревьев сосны на инбридинг неоднозначна. Деревья были сгруппированы по категориям смолопродуктивности: низкая (до 40% от средней для насаждения), пониженная (41–80%), средняя (81–120%), повышенная (121–160%), высокая (161–200%) и очень высокая (более 200%). Часть деревьев в исследованном материале оказалась самофертильной. Процент полнозернистых жизнеспособных семян при самоопылении у них одинаков или даже выше, чем при свободном опылении. Установлено, что уровень самофертильности практически одинаков у материнских деревьев с разной смолопродуктивностью, структура потомств самофертильных деревьев не отличается от естественных популяций, а различия средней смолопродуктивности потомств самостерильных и самофертильных деревьев недостоверны. Сделан вывод, что смолопродуктивность деревьев и уровень их фертильности являются несцепленными между собой признаками, отображающими действие разных генетических систем, а выдвинутая нами гипотеза о возможности создания насаждений целевого назначения потомствами высокосмолопродуктивных самофертильных деревьев сосны несостоятельна.

*Ключевые слова:* смолопродуктивность, материнские деревья, потомства, самостерильные, самофертильные, наследование признака, семенное размножение.

DOI: 10.31857/S0024114822040106

У потомств высоко самофертильных деревьев отсутствует инбредная депрессия, у них самая высокая полнозернистость семян, а большая часть всходов в сравнении с генотипами самостерильных и частично самостерильных форм по ряду признаков не расщепляется. Поэтому можно было предположить, что если и потомство высоко смолопродуктивных деревьев сосны, характеризующееся высоким уровнем самофертильности, при самоопылении тоже не будет расщепляться или будет расщепляться в достоверно меньших пределах, то создаваемые на его основе лесные культуры будут иметь высокий уровень селективируемого признака. В этом случае не будет необходимости проведения в них селективных рубок ухода, которые неизбежны при использовании потомств от свободного или даже перекрестного опыления высокосмолопродуктивных деревьев для удаления растений низких по селективируемому признаку категорий. То есть самоопыление у

перекрестно опыляемых видов можно будет рассматривать как один из путей создания чистых линий и моноклоновых лесосеменных плантаций для массового получения семян с высокими наследственными свойствами.

Наиболее полное соответствие генотипов и фенотипов достигается при гомозиготности, возникающей в результате инбридинга. При этом наиболее ярко в гомозиготном состоянии проявляется устойчивость к вредителям, болезням, неблагоприятным факторам среды, комбинационная способность и некоторые другие важные в селекционном отношении признаки. Успех в селекции сельскохозяйственных культур основан на использовании генетической изменчивости и систем размножения. Применительно же к древесным видам многие вопросы, связанные с наследственной гетерозиготностью исходного материала и его потомств при разных способах опыления, не выяснены (Isakov, 1997).

Цель настоящей работы – изучить системы семенного размножения сосны обыкновенной и наследование смолопродуктивной способности

<sup>1</sup> Источник финансирования: средства Федерального бюджета.

потомств при самоопылении материнских деревьев разных селекционных категорий в сравнении с потомствами от свободного опыления. Приведены результаты исследований систем размножения, изменчивости репродуктивных признаков у потомств деревьев сосны обыкновенной разных по смолопродуктивности селекционных категорий при самоопылении, свободном и контролируемом скрещивании.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследований являлись: 1) постоянный лесосеменной участок сосны обыкновенной в Сомовском лесничестве Воронежской обл., в котором определялся уровень самофертильности деревьев разной смолопродуктивности; 2) географические культуры сосны в Рамонском лесничестве Воронежской обл., созданные под руководством проф. М.М. Вересина, в которых были отобраны материнские деревья для гибридизации; 3) испытательные культуры сосны, созданные В.В. Иевлевым и Ю.Н. Исаковым в 1979 г. на территории Воронежского государственного природного заповедника (кв. 298) потомствами от само- и свободного опыления одних и тех же материнских деревьев (Иевлев, Исаков, 1988).

Смолопродуктивность — это наследственно обусловленная способность деревьев хвойных пород синтезировать и при нарушении целостности смолоносной системы выделять определенное количество живицы. Смолопродуктивность деревьев сосны — очень вариабельный признак. При одинаковых таксационных и технологических параметрах дерева, произрастающие в одном и том же насаждении, за вегетационный период выделяют от 0.15–0.20 кг до 5.0–6.0 кг живицы, что в 3–5 раз выше среднего для насаждения выхода и в 40–50 раз выше в сравнении с этим показателем у низкосмолопродуктивных деревьев (Боревич, 1984).

По величине селективируемого признака деревья группировались по категориям смолопродуктивности: низкая (до 40% от средней для насаждения), пониженная (41–80%), средняя (81–120%), повышенная (121–160%), высокая (161–200%) и очень высокая (более 200%) (Высоцкий, 2015).

Смолопродуктивность материнских деревьев и семенных потомств в испытательных культурах определялась методом микроанализа по прямому признаку. В качестве показателя биологической смолопродуктивности применялся выход живицы из единицы ранения (в г) в расчете на 1 см диаметра ствола при одинаковой, средней для насаждения или для семьи нагрузке деревьев ранениями (в %).

Исходными продуктами для образования живицы являются растворимые в воде легкогидро-

лизующие продукты первичного синтеза (углеводы) (Иванов, 1961; Сухов, 1966). Синтез живицы происходит в течение относительно непродолжительного периода времени, пока увеличиваются в размерах эпителиальные клетки смоляных ходов, хотя слабое продолжение этих процессов, видимо, возможно и по окончании их роста.

Обладая высокой биологической активностью, терпеноиды участвуют в общем углеводном обмене (Сухов, 1966; Быховский и др., 1967), а с живицей многими исследователями связывается устойчивость деревьев хвойных пород к суровым климатическим условиям (Раскатов, 1954), вредителям и болезням (Isaev, 1966).

Изменчивость репродуктивных признаков при само- и свободном опылении изучалась с использованием коэффициента самофертильности (Ксф), представляющего собой отношение процента полнозернистости семян при самоопылении к этому показателю у тех же деревьев при свободном опылении.

Полиморфизм деревьев определялся по реакции их на инбридинг. При этом по коэффициенту самофертильности (Ксф) выделялись следующие категории деревьев: высоко самостерильные (всс), коэффициент самофертильности у которых колебался от 0.00 до 0.10; самостерильные (сс), Ксф = 0.11–0.30; частично самофертильные (чсф), Ксф = 0.31–0.60; самофертильные (сф), Ксф = 0.61–0.90; высоко самофертильные (всф), Ксф = 0.91 и выше (Исаков, 1999).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованиями по селекции сосны на смолопродуктивность и по созданию насаждений целевого назначения (Высоцкий, 2015) установлено, что потомства плюсовых высокосмолопродуктивных деревьев имеют более широкий спектр варьирования по селективируемому признаку в сторону большего его значения в сравнении с потомствами деревьев других селекционных категорий.

Средняя смолопродуктивность исследованных потомств от свободного опыления высокосмолопродуктивных деревьев составила 130% в сравнении с контролем, потомств же низкосмолопродуктивных деревьев — только 98% (табл. 1).

С повышением селекционной ценности исходного материала (родителей) повышается и средняя смолопродуктивность гибридных семей, и количество гибридов, характеризующихся высоким уровнем селективируемого признака: чем выше смолопродуктивность участвующих в гибридизации родителей, тем выше средняя величина этого признака у потомств (табл. 2).

Видно, что потомства высокосмолопродуктивных деревьев расщепляются по всему спектру селективируемого признака — от минимальных до

**Таблица 1.** Смолопродуктивность потомств от свободного опыления деревьев сосны обыкновенной разных селекционных категорий в испытательных 21-летних культурах

Материнское дерево		Потомство				
№ (селекционная категория)	смолопродуктивность, г см <sup>-1</sup> D	исследовано деревьев, шт.	смолопродуктивность семей, г см <sup>-1</sup> D	% к контролю	количество высокосмолопродуктивных растений в семьях	
					шт.	% к общему
Б-153 (+)	0.300	34	0.130	116	3	8.8
Б-71 (+)	0.180	36	0.101	90	5	13.9
Б-400 (+)	0.230	25	0.129	115	6	24.0
Б-310 (+)	0.220	24	0.246	220	12	50.0
Б-253 (+)	0.220	22	0.116	104	5	22.7
Б-300 (+)	0.230	26	0.149	133	7	26.9
Б-10 (+)	0.160	17	0.170	152	5	29.4
Б-286 (+)	0.210	25	0.153	137	9	36.0
<b>Итого</b>	<b>0.219</b>	<b>209</b>	<b>0.149</b>	<b>133</b>	<b>52</b>	<b>26.5</b>
Б-5 (-)	0.014	13	0.119	106	3	23.1
Б-167 (-)	0.025	38	0.126	112	7	18.4
Б-220 (-)	0.010	31	0.091	81	3	9.7
Б-2 (-)	0.013	42	0.120	107	7	16.7
Б-382 (-)	0.008	34	0.096	86	3	8.8
<b>Итого</b>	<b>0.014</b>	<b>158</b>	<b>0.110</b>	<b>98.4</b>	<b>23</b>	<b>15.34</b>
Контроль	0.007	24	0.112	100	5	20.8

**Таблица 2.** Средняя смолопродуктивность гибридов сосны обыкновенной в испытательных культурах 7–10-летнего возраста в зависимости от величины селектируемого признака у исходных родительских форм

Число опытных объектов	Показатель	Вариант скрещивания*							
		-x-	-xh	hx-	+xh	hx+	+x+	+x-	-x+
45	Исследовано гибридов, шт.	74	—	50	82	91	28	105	190
	Смолопродуктивность, г см <sup>-1</sup> D	0.06	—	0.12	0.16	0.17	0.19	0.16	0.14
45	Исследовано гибридов, шт.	42	—	79	53	84	15	—	—
	Смолопродуктивность, г см <sup>-1</sup> D	0.11	—	0.14	0.24	0.22	0.20	—	—
49*	Исследовано гибридов, шт.	—	23	126	99	60	—	59	67
	Смолопродуктивность, г см <sup>-1</sup> D	—	0.04	0.04	0.06	0.06	—	0.05	0.06

\* Исследовано потомств популяционного сбора семян – 60 деревьев, минусовых деревьев – 64, нормальных – 18. Средняя смолопродуктивность потомств популяционного сбора семян – 0.03 г см<sup>-1</sup> D, минусовых деревьев – 0.03 г см<sup>-1</sup> D, нормальных – 0.04 г см<sup>-1</sup> D, плюсовых деревьев – 0.07 г см<sup>-1</sup> D.

максимальных значений. Наиболее высокий селекционный эффект получается при участии в гибридизации обоих (или хотя бы одного) из родителей, характеризующихся высоким уровнем селектируемого признака.

Полученные и приведенные выше экспериментальные данные позволили на основе плюсовой селекции исходного материала разработать технологическую схему создания насаждений целевого назначения. При использовании для этого даже улучшенных по селектируемому признаку

семян часть потомств неизбежно будет иметь пониженную и низкую смолопродуктивность. Поэтому при формировании высокосмолопродуктивных целевых культур технологической схемой предусматривается проведение селективных рубок ухода, в процессе которых должны удаляться деревья пониженной и низкой смолопродуктивности.

Средняя сохранность шишек по отношению к количеству опыленных макростробилов (табл. 3) составляет 21%, и этот показатель не зависит от

**Таблица 3.** Самофертильность материнских деревьев сосны обыкновенной разной смолопродуктивной способности, г см<sup>-1</sup> Д

Смолопродуктивность, г см <sup>-1</sup> Д.	Категория смолопродуктивности	Кол-во деревьев, шт.	Опылено стробилов, шт.	Получено шишек, шт.	Сохранность шишек, %	Получено выполненных семян		Средний коэффициент самофертильности
						шт.	%	
0.45	Низкая	6	295	59	20	129	14	0.16
0.68	Пониженная	7	349	96	28	411	34	0.46
1.14	Средняя	10	481	87	18	360	27	0.35
1.60	Повышенная	3	139	24	17	56	13	0.18
3.19	Высокая	5	188	58	31	282	25	0.29
5.13	Высокая	3	136	23	17	87	24	0.32
6.84	Высокая	2	146	14	10	38	16	0.19
	Итого	36	1734	361	21	1363	20	

**Таблица 4.** Смолопродуктивность деревьев сосны обыкновенной разного уровня самофертильности

№ деревьев	Способ опыления	Выход полнозернистых семян, %	Уровень самофертильности	К сф.	Категория смолопродуктивности
215	Свободное самоопыление	34 17	чсф	0.50	Пониженная
251	Свободное самоопыление	14 8	чсф	0.60	Средняя
280	Свободное самоопыление	22 13	сф	0.61	Высокая
192	Свободное самоопыление	9 7	сф	0.76	Средняя
150	Свободное самоопыление	57 53	всф	0.91	Пониженная
69	Свободное самоопыление	87 100	всф	1.15	Пониженная

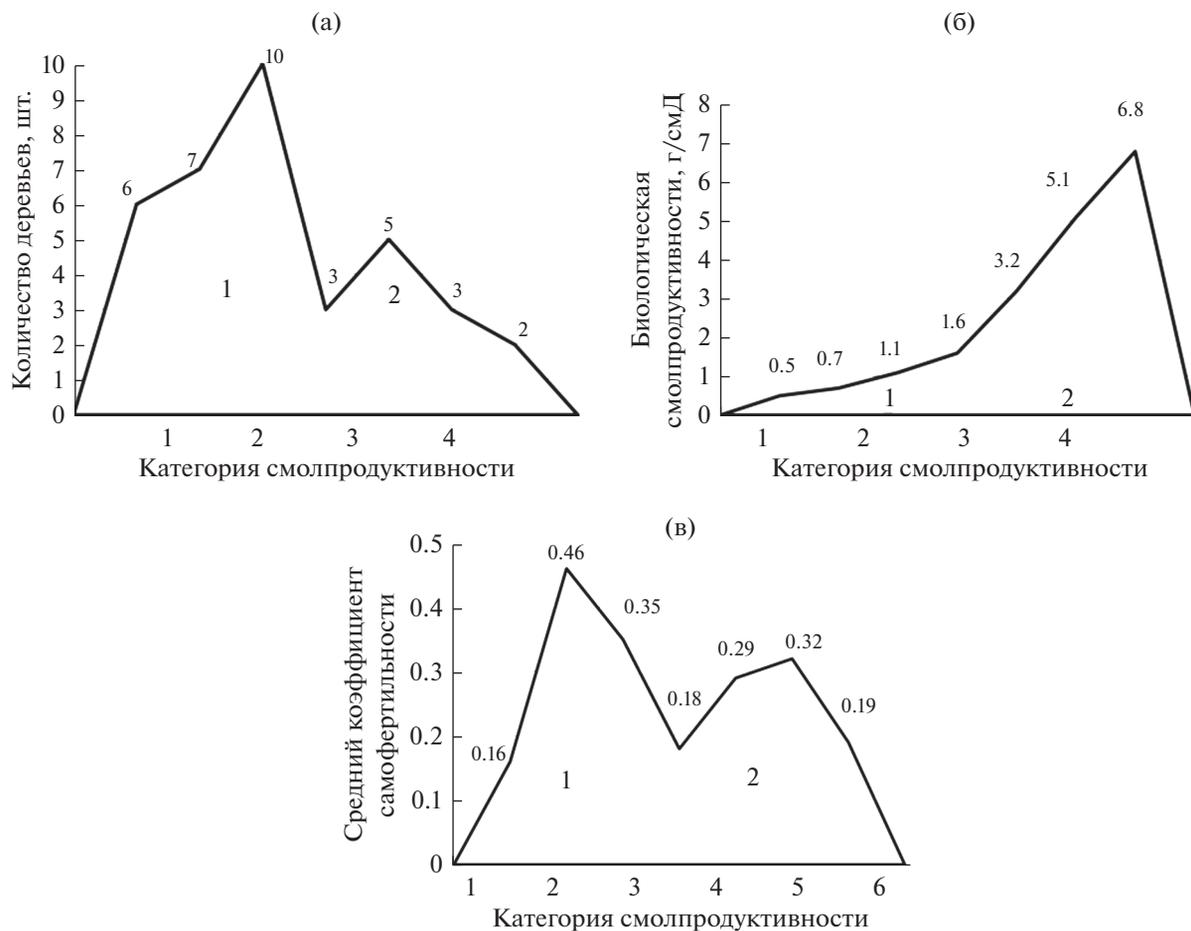
Примечания. чсф – частично самофертильная категория; сф – самофертильная категория; всф – высоко самофертильная категория.

смолопродуктивной способности материнских деревьев. Количество выполненных семян составляет в среднем 20% от общего количества семян, полученных при самоопылении, остальные 80% оказались пустыми. Коэффициент самофертильности и пределы варьирования этого показателя у деревьев разной смолопродуктивности изменяется от 0.16 до 0.46 независимо от смолопродуктивности материнских деревьев.

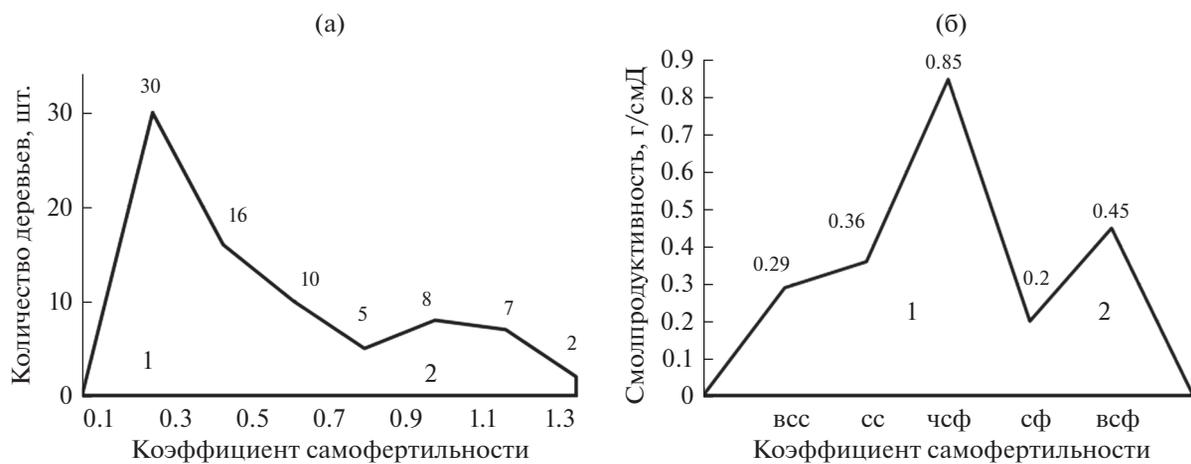
Выход полнозернистых семян и уровень самофертильности материнских деревьев, как показали выполненные исследования (табл. 4), также не коррелируют с их смолопродуктивностью.

Взаимосвязь между семенной и смолопродуктивной способностью отражают полигоны распределения деревьев по категориям смолопродуктивности (рис. 1) и по уровню самофертильности (рис. 2).

В исследованной популяции сосны по уровню селективируемого признака выделяется две группы деревьев (рис. 1а). В первой из них сосредоточено 26 деревьев низкой, пониженной, средней и повышенной смолопродуктивности, во второй – 10 деревьев высокой и очень высокой смолопродуктивности. По количеству деревьев эти группы соотносятся между собой как 3 : 1



**Рис. 1.** Полигоны распределения: а) по количеству деревьев; б) по смолопродуктивности; в) по уровню самофертильности. 1 – деревья низкой, пониженной, средней и повышенной смолопродуктивности, 2 – деревья высокой и очень высокой смолопродуктивности.



**Рис. 2.** Полигоны распределения: а) по количеству деревьев; б) по уровню смолопродуктивности. 1 и 2 см. рис. 1.

**Таблица 5.** Средняя смолопродуктивность потомств от само- и свободного опыления деревьев сосны обыкновенной разного уровня самофертильности в испытательных культурах 20-летнего возраста

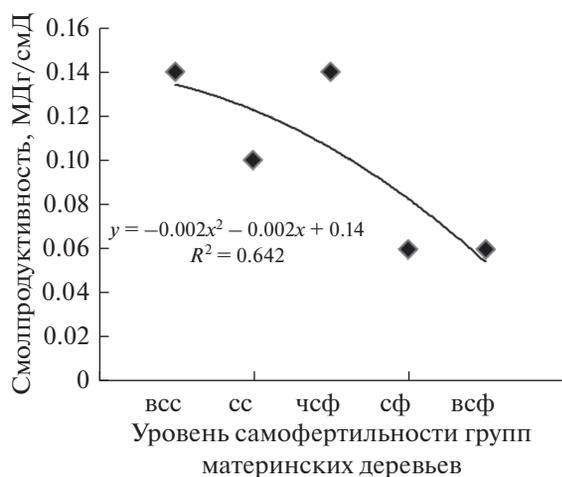
Уровень самофертильности	Потомство, полученное при						
	свободном опылении				самоопылении		
	шифр семей	исследовано деревьев, шт	Дср, см	средняя смолопродуктивность при ср. нагрузке	исследовано деревьев, шт	Дср, см	средняя смолопродуктивность при ср. нагрузке
всс + сс	Пенза, 416-1	5	14	0.05	5	10	0.04
	Тюмень, 436-3	11	10	0.03	7	13	0.06
	Тюмень, 436-8	14	14	0.08	9	14	0.10
	Воронеж, 266-10	14	14	0.09*	6	9	0.01*
	Воронеж, 266-11	13	15	0.09	6	10	0.06
	Саратов, 217-6	3	9	0.03	2	7	0.01
	Воронеж, 266-16	16	15	0.14	6	11	0.09
	<b>Среднее</b>		<b>13</b>	<b>0.08</b>		<b>12</b>	<b>0.06</b>
чсф	Воронеж, 251-1	4	14	0.05	5	12	0.04
	Воронеж, 269-5	6	12	0.10	3	10	0.11
	Воронеж, 266-0	5	14	0.16	3	12	0.06
	Тюмень, 438-5	4	12	0.06	3	7	0.11
	Северная Осетия, 1-2	14	12	0.14*	7	7	0.01*
	Акмолинск, 109-5	14	15	0.10	4	12	0.06
	Акмолинск, 111-5	12	12	0.11	8	13	0.05
	Воронеж, 266-18	17	15	0.11*	8	13	0.05*
	Москва, 363 -5	11	12	0.06	6	11	0.05
		<b>Среднее</b>		<b>13</b>	<b>0.10</b>		<b>13</b>
сф + всф	Армения, 4-1	7	12	0.16	3	12	0.05
	Тюмень, 436-7	6	11	0.02	4	7	0.02
	Омск, 419-3	10	12	0.07	5	9	0.03
	ВГЗ-14	15	13	0.06	13	14	0.06
	Саратов, 217-14	13	14	0.06	14	12	0.05
	Воронеж, 266-4	11	13	0.09*	17	13	0.04*
	Новосибирск, 418-1	12	13	0.06	6	12	0.03
	Омск, 419-9	16	11	0.07	16	11	0.04
	Омск, 419-4	10	12	0.04	10	10	0.05
	Белгород, 245-3	12	11	0.06	15	14	0.11
	Краснодар, 92-1	16	12	0.04*	11	14	0.09*
	Краснодар, 92-2	11	12	0.04	7	11	0.07
		<b>Среднее</b>		<b>12</b>	<b>0.06</b>		<b>12</b>

Примечания. 1) Средняя нагрузка в целом для испытательных культур – 1.4%, \* различия при  $P = 0.05\%$  уровня значимости, достоверны. 2) всс – высоко самостерильная категория; сс – самостерильная категория; чсф – частично самофертильная категория; сф – самофертильная категория; всф – высоко самофертильная категория.

**Таблица 6.** Структура потомств от само- и свободного опыления по смолопродуктивности деревьев

Уровень фертильности материнских деревьев	Потомство											
	от свободного опыления						от самоопыления					
	кол-во деревьев, шт.	из них по категориям смолопродуктивности, % к средней					кол-во деревьев, шт.	из них по категориям смолопродуктивности, % к средней				
		до 40	41–80	81–120	121–160	161 и >		до 40	41–80	81–120	121–160	161 и >
До 0.3	76	23.7	23.7	21.0	17.1	14.5	41	31.7	7.3	26.8	12.2	22.0
0.31–0.60	87	19.5	23.1	12.6	16.1	28.7	45	40.0	11.1	15.6	8.9	24.4
0.61 и выше	139	35.2	24.5	20.1	9.4	10.8	121	23.1	19.8	23.2	13.2	20.7
<b>Всего</b>	<b>302</b>	<b>27.9</b>	<b>23.8</b>	<b>18.2</b>	<b>13.2</b>	<b>16.9</b>	<b>207</b>	<b>28.4</b>	<b>15.4</b>	<b>22.2</b>	<b>12.5</b>	<b>21.6</b>

Примечание. Различия в структуре потомств от свободного опыления и самоопыления по смолопродуктивности недостоверны.



**Рис. 3.** Корреляция признаков семенной и смолопродуктивной способности у материнских деревьев сосны обыкновенной.

( $X^2_{\text{факт}} = 0.15$ ;  $X^2_{\text{станд}} = 3.84$ ), т.е. первая группа деревьев является доминантной, вторая – рецессивной (Н.Л. Высоцкий, А.А. Высоцкий, 2000; Высоцкий, Нечаева, 2002).

По количеству же выделяемой живицы (рис. 1б) соотношение указанных групп прямо противоположное – 1 : 3 ( $X^2_{\text{факт}} = 0.23$ ;  $X^2_{\text{станд}} = 3.84$ ). Это значит, что экспрессия генов, ответственных за выделение живицы, у высокосмолопродуктивных форм в 3 раза выше в сравнении с деревьями других селекционных категорий.

На рис. 1в приведено соотношение между указанными группами деревьев по среднему коэффициенту самофертильности. Оно составляет 1 : 1 ( $X^2_{\text{факт}} = 0.064$ ;  $X^2_{\text{станд}} = 3.84$ ), т.е. никаких различий по уровню самофертильности между высокосмолопродуктивными деревьями и деревьями других селекционных категорий не существует.

На рис. 2 приведен полигон распределения групп деревьев и экспрессия генов смолопродуктивности, различающихся между собой по уровню самофертильности. По количеству деревьев в данном случае доминирующей также является первая группа деревьев, а вторая – рецессивной, так как соотношение между ними тоже составляет 3 : 1. Однако и по количеству выделяющейся живицы деревья первой группы в 3 раза превышают этот показатель в сравнении со второй группой деревьев. Полученные данные достоверны. Это указывает на наличие отрицательной связи между смолопродуктивностью и самофертильностью материнских деревьев, чем обуславливается необходимость проведения корреляционного анализа.

Выполненными исследованиями установлена достоверная отрицательная связь между уровнем самофертильности деревьев и уровнем их смоло-

продуктивности. Коэффициент корреляции ( $r$ ) Спирмена равен  $-0.78 \pm 0.20$  (рис. 3).

Данные о смолопродуктивности потомств от само- и свободного опыления деревьев сосны обыкновенной разного уровня самофертильности в испытательных культурах 20-летнего возраста приведены в табл. 5.

Видно, что из 28 исследованных пар семей достоверное различие смолопродуктивности между потомствами от само- и свободно опыленных семей установлены только в 5 случаях (18% семей), в 4 из которых (14%) по величине этого признака лидировали потомства от свободного опыления (Воронеж, 266-10; Воронеж 266-18, 109-5; Воронеж, 266-4, Сев. Осетия 1-2) и в одном случае (4%) – потомство высоко самофертильного дерева (Краснодар, 92-1). В подавляющем же большинстве случаев (79%) различия смолопродуктивности потомств от само- и свободного опыления деревьев разного уровня самофертильности недостоверны.

Структура потомств от свободного опыления деревьев разного уровня самофертильности (табл. 6) практически такая же, как и в исследованных нами ранее естественных насаждениях (Н.Л. Высоцкий, А.А. Высоцкий, 2000).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненных исследований установлено, что уровень самофертильности практически одинаков у материнских деревьев, разных по смолопродуктивности селекционных категорий, структура потомств самофертильных деревьев не отличается от естественных популяций, а различия средней смолопродуктивности потомств самостерильных и самофертильных деревьев недостоверны. Это позволяет сделать вывод, что смолопродуктивность деревьев и уровень их фертильности являются несцепленными между собой признаками, отображающими действие разных генетических систем, а выдвинутая нами гипотеза о возможности создания насаждений целевого назначения потомствами высокосмолопродуктивных самофертильных деревьев сосны несостоятельна.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос, 1984. 344 с.
- Быховский Е.Г., Соколов А.В., Фомина З.В., Черняева О.И., Хохлова Г.М., Кабанов В.В. Об участии монотерпенов в процессах обмена веществ в сосне обыкновенной // Гидролизная и лесохимическая пр-ть. 1967. № 8. С. 14–17.
- Высоцкий А.А. Селекция сосны на смолопродуктивность и создание насаждений целевого назначения устойчивой устойчивости к корневой губке. Воронеж: Наука-Юнипресс, 2015. 217 с.

Высоцкий А.А., Нечаева М.Ю. Смолопродуктивность гибридных потомств деревьев сосны обыкновенной разных селекционных категорий // Сб. статей. Материалы межрегиональной конф., посвященной 90-летию со дня рождения проф. С.И. Машкина, 16–18 октября 2002 г. Воронеж, 2002. С. 126–129.

Высоцкий Н.Л., Высоцкий А.А. Возможности применения модели Г. Менделя при изучении количественных признаков на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Сб. научных трудов НИИЛГиС. Воронеж, 2000. С. 18–32.

Иванов Л.А. Биологические основы добывания терпентина в СССР. М.—Л.: Гослесбумиздат, 1961. 292 с.

Иевлев В.В., Исаков Ю.Н. Гибриды сосны обыкновенной, полученные на основе разных подходов к подбору пар // Гибридизация лесных древесных пород. Сб. научных трудов ЦНИИЛГиС. Воронеж, 1988. С. 7–14.

Исаков Ю.Н. Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной. Дис. ... д-ра. биол. наук. 03.00.15. СПб.: ВИР, 1999. 365 с.

Раскатов П.Б. Физиология растений с основами микробиологии. М.: Советская наука, 1954. 376 с.

Сухов Г.В. Предварительные результаты исследования биосинтеза живицы с помощью радиоактивного углерода // Гидролизная и лесохимическая промышленность. 1966. № 6. С. 9–10.

Isaev A.S. The role of resinous substances of coniferous species wood in consortium between the tree and xylophagous insects // 3rd Conference of Siberian Ecologists: Scientific Conference Abstracts. Tomsk, 1966. P. 59–61.

Isakov Yu.N. Aspects of heterogeneity of woody plants and their use in breeding and seed production // Scientific-Practical Conference Abstracts. Voronezh, 1997. № 4. 11 p.

## Resin Production Capabilities of Self-Fertilisation Offspring of Scots Pine Trees from Different Selection Categories

A. A. Vysotskiy<sup>1</sup>, Yu. N. Isakov<sup>1</sup>, and O. V. Komarova<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>The All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, Lomonosov str., 105, Voronezh, 394087 Russia

\*E-mail: Olya34@mail.ru

The studies of reproductive systems and variability of reproductive traits in Scotch pine have been carried out on three sites in the Voronezh region, and it has been found that the reaction of pine trees to inbreeding was ambiguous. Trees were grouped into categories of resin production capabilities: low (up to 40% of the average for a plantation), semi-low (41–80%), medium (81–120%), semi-high (121–160%), high (161–200%) and very high (more than 200%). Some of the trees among the studied ones turned out to be self-fertile. The percentage of full-grained viable seeds in self-pollination is the same or even higher than in free pollination. It has been established that the level of self-fertility is almost the same in mother trees with different resin productivity, the structure of the offspring of self-fertile trees does not differ from natural populations, and the differences in the average resin productivity of offspring of self-sterile and self-fertile trees are not significant. It is concluded that the resin productivity of trees and the level of their fertility are unlinked features that are the results of different genetic systems acting, and that the hypothesis we'd put forward, about the possibility of creating targeted plantations from the offspring of highly resin-producing self-fertile pine trees is untenable.

*Keywords:* resin production capabilities, mother trees, offspring, self-sterile, self-fertile, features inheritance, seed reproduction.

**Acknowledgements:** Funding source is Federal budget.

### REFERENCES

Boroevich S., *Printsipy i metody seleksii rastenii* (Principles and methods of plant breeding), Moscow: Kolos, 1984, 344 p.

Bykhovskii E.G., Sokolov A.V., Fomina Z.V., Chernyayeva O.I., Khokhlova G.M., Kabanov V.V., Ob uchastii monoterpenov v protsessakh obmena veshchestv v sosne obyknovЕННОй (On the participation of monoterpenes in metabolic processes in Scots pine), *Gidroliznaya i lesokhimicheskaya pr-t'*, 1967, No. 8, pp. 14–17.

Ievlev V.V., Isakov Y.N., Gibridy sosny obyknovЕННОй, poluchennye na osnove raznykh podkhodov k podboru par (Scotch pine hybrids obtained on the basis of different approaches to the selection of pairs), In: *Gibridizatsiya lesnykh drevesnykh porod. Sb. nauchnykh trudov TsNIILGiS* (Hybridization of forest tree species. Collection of research pa-

pers of Central Research Institute of Forest Genetics and Breeding), Voronezh, 1988, pp. 7–14.

Isaev A.S., The role of resinous substances of coniferous species wood in consortium between the tree and xylophagous insects, *3rd Conference of Siberian Ecologists*, Scientific Conference Abstracts, Tomsk, 1966, pp. 59–61.

Isakov Y.N., *Ekologo-geneticheskaya izmenchivost' i selektsiya sosny obyknovЕННОй*. Avtoref. d-ra. biol. nauk (Ecological and genetic variability and selection of Scots pine. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskaya lesotekhnicheskaya akademiya, 1999, 36 p.

Isakov Yu.N., Aspects of heterogeneity of woody plants and their use in breeding and seed production, *Scientific-Practical Conference Abstracts*, Voronezh, 1997, No. 4, 11 p.

- Ivanov L.A., *Biologicheskie osnovy dobyvaniya terpentina v SSSR* (Biological basis of turpentine mining in the USSR), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1961, 292 p.
- Raskatov P.B., *Fiziologiya rastenii s osnovami mikrobiologii* (Plant physiology with bases of microbiology), Moscow: Sovetskaya nauka, 1954, 376 p.
- Sukhov G.V., Predvaritel'nye rezul'taty issledovaniya biosinteza zhivitsy s pomoshch'yu radioaktivnogo ugleroda (Preliminary results of the study of resin biosynthesis with the help of radioactive carbon), *Gidroliznaya i lesokhimicheskaya promyshlennost'*, 1966, No. 6, pp. 9–10.
- Vysotskii A.A., Nechaeva M.Y., Smoloproduktivnost' gibridnykh potomstv derev'ev sosny obyknovЕННОI raznykh selektsionnykh kategorii (Resin productivity of hybrid progeny of Scotch pine trees of different breeding categories), Voronezh, *Proc. of Transregional Conf. dedicated to the 90th anniversary of prof. S.I. Mashkin*, 16–18 October, 2002, Voronezh, 2002, pp. 126–129.
- Vysotskii A.A., *Selektsiya sosny na smoloproduktivnost' i sozhdanie nasazhdenii tselevogo naznacheniya povyshennoi us-toichivosti k kornevoi gubke* (Pine breeding for resin productivity and the creation of plantations for special purposes with increased resistance to root fungus), Voronezh: Nauka-Yunipress, 2015, 217 p.
- Vysotskii N.L., Vysotskii A.A., Vozmozhnosti primeneniya modeli G. Mendelya pri izuchenii kolichestvennykh priznakov na primere sosny obyknovЕННОI (*Pinus sylvestris* L.) (Possibilities of using G. Mendel's model in the study of quantitative traits on the example of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)), In: *Sb. nauchnykh trudov NIILGiS* (Collection of research papers of Research Institute of Forest Genetics and Breeding), Voronezh, 2000, pp. 18–32.

УДК 630\*8004\*94

## ПОТЕНЦИАЛ ЗАГОТОВКИ ЛЕСНЫХ ЯГОД ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ВЕДЕНИЯ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА НА ОСНОВЕ МОДЕЛЬНОГО ПРОГНОЗА<sup>1</sup>

© 2022 г. А. А. Колычева<sup>а</sup>, \*, С. И. Чумаченко<sup>б</sup>, Д. Н. Тебенькова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,  
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

<sup>б</sup>Мытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана,  
ул. 1-я Институтская, д. 1, Московская обл., Мытищи, 141005 Россия

\*E-mail: anna\_dulina@bk.ru

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.

После доработки 18.02.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В статье представлены результаты оценки компромиссов и синергии между обеспечивающими услугами лесов — заготовкой древесины и ягод — для лесов бореальной зоны (Пряжинское лесничество, Республика Карелия) и подзоны хвойно-широколиственных лесов (Данковское участковое лесничество, Московская область). С использованием методов имитационного моделирования спрогнозирована урожайность ягод (черники, брусники, малины) в перспективе на 100 лет. Рассмотрено влияние выборочных и сплошных рубок на продуктивность ягодников. Выявлены наиболее благоприятные для продуктивности ягод типы ведения хозяйства. Согласно полученным оценкам, малина достигает максимума урожайности (124 кг/га) в условиях Данковского лесничества Московской области при сплошных рубках, наибольшая урожайность черники (123 кг/га) получена для Пряжинского лесничества Республики Карелия при выборочных рубках, а брусника там же показывает высокий урожай (66 кг/га) при сплошных рубках.

*Ключевые слова:* леса, урожайность ягод, черника, брусника, малина, прогноз, рубки.

**DOI:** 10.31857/S0024114822050023

В настоящее время одними из ведущих глобальных вызовов являются изменение климата и возрастающая потребность в лесных продуктах и услугах, вызванные ростом населения Земли и связанной с этим деградацией лесов, потерей их биоразнообразия и истощением лесных ресурсов (Лукина, 2020а, 2020б). Это приводит к необходимости пересмотра принципов ведения лесного хозяйства. Концепция экосистемных услуг (Millennium ..., 2005) получила развитие в формировании представлений об устойчивом ведении лесного хозяйства, основным индикатором которого становится сохранение баланса между всеми экосистемными услугами. Парадигма мультифункционального лесного хозяйства включает многоцелевое использование лесов и предполагает одновременное использование на одном участке нескольких экосистемных услуг (Manning et al., 2018).

Понятие экосистемных услуг подразумевает выгоды для людей, получаемые от экосистем (Millennium ..., 2005). Выделяют 4 категории экосистемных услуг: а) обеспечивающие (англ. provisioning) — продукция, получаемая от экосистем (пища, пресная вода, древесина, волокна, генетические ресурсы, медикаменты); б) регулирующие (англ. regulating) — выгоды, получаемые от регулирования экосистемными процессами (регулирование изменений климата, природная очистка воды и др.); в) поддерживающие (англ. supporting) — жизнеобеспечивающие услуги, необходимые для поддержания других экосистемных услуг, от которых люди получают прямую экономическую выгоду (сохранение местообитаний для биоты, фотосинтез, почвообразование, и др.); г) культурные (англ. cultural) — выгоды, получаемые от экосистем в виде духовного обогащения, интеллектуального развития, рекреации, эстетических ценностей. Между всеми экосистемными услугами существуют отрицательные (конфликты) и положительные (синергия) взаимосвязи. Конфликт возникает в случаях, когда при возраста-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках темы госзадания ЦЭПЛ РАН “Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем” (номер государственной регистрации АААА-А18-118052400130-7).

нии использования одной услуги происходит снижение потенциала использования другой услуги. При синергии возрастание использования одной услуги сопровождается увеличением потенциала использования другой (Тебенкова и др., 2019).

Актуальным вопросом лесного хозяйства является поиск путей усиления синергии и разрешения конфликтов между экосистемными услугами. Конфликты могут возникать не только между услугами разных категорий, но и между услугами одной категории. Важной практической задачей является поиск баланса между заготовкой древесины и обеспечением недревесной продукцией леса – ягодами (Курлович и др., 2015; Shepard et al., 2020).

Ягодные кустарнички – черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и малина (*Rubus idaeus* L.) (Черепанов, 1995) широко распространены на территории России и наиболее продуктивны в средней и южной тайге и хвойно-широколиственных лесах. В среднетаежной подзоне сосредоточены наибольшие запасы ягод брусники и черники. Средняя урожайность брусники составляет 90 кг/га при диапазоне колебаний от 63 до 340 кг/га. Урожайность черники в среднем составляет 120 кг/га при варьировании от 80 до 500 кг/га (Белоногова, Румянцева, 1985; Петров и др., 2005; Петров, 2019). Урожайность брусники в зоне хвойно-широколиственных лесов Центрального региона РФ оценивается в среднем в 60 кг/га, а зафиксированные значения продуктивности находятся в пределах от 50 до 180 кг/га. Продуктивность черники в этой зоне также варьирует от 80 до 200 кг/га, а средняя урожайность составляет 100 кг/га (Конюхова и др., 2013; Егорова и др., 2019).

Факторами, регулирующими рост и плодоношение ягодников, являются тип лесорастительных условий (ТЛУ), возраст насаждения, преобладающая порода, относительная полнота первого яруса древостоя (Таксационный справочник ..., 2018). Основными формациями лесов, в которых формируются ягодоносные площади, являются сосновые, еловые и березовые. Богатство и увлажненность почв определяют оптимальные экологические условия для произрастания и плодоношения ягодников. От полноты древостоя зависит распределение света и осадков, которые напрямую воздействуют на урожайность ягодников.

Вместе с естественными условиями произрастания на продуктивность ягодников влияют способы ведения лесохозяйственной деятельности. Хозяйственные мероприятия, главным образом рубки, меняют световой, водный и тепловой режимы под пологом, уменьшают корневую конкуренцию растений. При выборочных рубках повышается общая освещенность участка, снижается полнота, появляются окна в древесном пологе,

свет и тепло доходят до травяно-кустарничкового яруса, но через несколько лет окна зарастают древесной растительностью. После сплошных рубок участки становятся открытыми для прямых солнечных лучей. Для рассматриваемых нами видов ягодников реакция на последствия рубок различна.

После выборочных рубок урожайность черники возрастает в 2.5 раза на протяжении первых пяти лет, а затем возвращается в состояние до рубок. На участках, пройденных сплошными рубками, в первые 2–3 года наблюдается постепенная деградация кустарничков с последующим их полным отмиранием. Восстановление плодоносящих черничников происходит только через 40–50 лет (Зворыкина, 1972; Курлович и др., 2015).

Повышение урожайности брусники происходит на участках, где проводились выборочные рубки. В первые 5–7 лет урожайность ягод возрастает в 1.5 раза, а затем стабилизируется на прежнем уровне. При проведении сплошных рубок наблюдается обильное плодоношение брусники на протяжении первых 6–8 лет, затем ягодники угнетаются, восстанавливаясь полностью через 30–40 лет (Черкасов и др., 1988; Курлович и др., 2015).

Рост и продуктивность малины напрямую зависит от рубок, так как плодоносящие полукустарники формируются на свежих 2–3-летних вырубках. На 3–8-летних вырубках зафиксированы пики урожайности, далее малина заглушается порослью лиственных древесных пород (Казанцева, Мирьяминова, 2017).

Современные представления о механизме влияния рубок на урожайность ягод позволяют спрогнозировать их эффект, но оценки характера взаимосвязей между этими экосистемными услугами в долгосрочной перспективе отсутствуют. Подходящим инструментом для подобного анализа является сценарное математическое моделирование. Оно позволяет выбрать оптимальный способ ведения лесного хозяйства, так как на полный цикл жизни моделируемых объектов приходится длительный период времени, например, для березы – это 150 лет, для ели и сосны – около 300 лет (Диагнозы и ключи ..., 1989; Онтогенетический атлас ..., 2013). Модели, позволяющие выполнять оценки урожайности лесных ягодников, уже используются в мировой практике, в частности, в Финляндии созданы модели для прогноза урожайности кустарничков брусники (Ihalainen et al., 2003; Turtiainen et al., 2005, 2013) и черники (Miina et al., 2009; Turtiainen et al., 2016). Однако эти модели работают только в чистых одновидовых насаждениях, что затрудняет их применение на территории европейской части России, где большая часть насаждений представлена многоярусными полидоминантными древостоями с подростом и подлеском. Отечественная модель FORRUS-S при прогнозе урожайности

основных ягодоносных кустарничков лесов России учитывает специфику многовидовых разновозрастных лесных массивов (Чумаченко, 1993; Chumachenko et al., 2003.).

Цель работы – анализ взаимосвязей между таковыми обеспечивающими экосистемными услугами лесов, как заготовка древесины и пищевых недеревесных ресурсов леса – ягод, на основе прогнозных оценок урожайности ягод в лесах средней тайги и хвойно-широколиственных лесах европейской части Российской Федерации при разных сценариях рубок.

Для достижения цели на примере объектов, расположенных в таежных и хвойно-широколиственных лесах, необходимо:

- 1) дать количественную прогнозную оценку урожайности ягодников при естественном развитии лесов и при различных видах рубок лесных насаждений;
- 2) выполнить анализ влияния лесохозяйственной деятельности на урожайность ягодников;
- 3) выявить синергию или конфликты между обеспечением лесными участками древесиной и ягодами.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

**Объекты исследования.** Для анализа выбраны два района исследований, расположенные в разных лесорастительных зонах европейской части России, чтобы более контрастно проследить за урожайностью ягодников в различных условиях.

Первый объект – Данковское участковое лесничество (Московская область) – является частью лесничества “Русский лес” (далее Данки) и находится в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Площадь лесничества – 6 837 га. Состав насаждений представлен в долях 4Б3С2Ос1Е + Д + ЛП + Олч, средний возраст – 62 года, полнота – 0.8. Типы лесорастительных условий на территории лесничества имеют широкий диапазон от А2 до С4. При этом 39% площади лесничества представлено типом С3, по 21% – С2 и В2 и 12% – В3. В настоящий момент территория Данковского лесничества относится к защитным лесам, где проводятся только санитарные рубки, а пищевые ресурсы используются для собственных нужд населения.

Второй объект – части участковых лесничеств Крошнозерское и Святозерское, образующие водосбор р. Маньги (далее Маньга), которые входят в состав Пряжинского лесничества (Республика Карелия). Объект расположен в подзоне средней тайги. Занимает площадь 16 755 га. Состав насаждений 5Б2Е2С1Ос + Олч, средний возраст – 60 лет, полнота – 0.7. Преобладающие ТЛУ – В3 и С3 – занимают 33% и 16% общей площади исследуемого объекта, а остальная территория принад-

лежит разнообразным типам лесорастительных условий от А1 до С4. Большая часть территории относится к эксплуатационным лесам, здесь ведется заготовка пищевых ресурсов местным населением. Также Республика Карелия является одним из наиболее крупных промышленных заготовителей лесных ягод.

### *Характеристика оптимальных условий для роста и плодоношения лесных ягод*

Черника встречается как на участках полукрытых пространств, так и в теневых лесах. Кустарничек растет преимущественно на увлажненных бедных и относительно бедных почвах, обычно кислых, с незначительным содержанием кальция (Landolt, 1977; Шабарова, 1980; Цыганов, 1983; Ярославцев, 2007). Черника является теневыносливым растением, произрастающим при 10% от полной освещенности, наибольших урожаев достигает при средней сомкнутости полога, прямого солнечного освещения не переносит. Наиболее оптимальными условиями для плодоношения является ТЛУ А3-А4, В3-В4 при полноте древостоя от 0.6 до 0.8 (Телишевский, 1986; Малиновских, 2016).

Брусника дает максимальные урожаи в редкостойных и среднесомкнутых сосняках (Брусника: морфология и анатомия ..., 1986). При высокой сомкнутости крон (от 0.6 до 0.8) образует плотные неплодоносящие заросли (Егошина, 2005). Занимает менее влажные и более освещенные места, чем черника, являясь полутеневым кустарничком, плодоносит при относительной освещенности более 10%. Ягода произрастает на бедных азотом кислых почвах боров и суборей. Обильного плодоношения брусника достигает на участках с ТЛУ А2-А4, В2-В5, с полнотой от 0.3 до 0.4.

Малина часто встречается в подлеске хвойных, широколиственных и мелколиственных лесов. Наиболее благоприятные места для произрастания – лесные опушки, поляны, гари, вырубки и берега рек. Малина требовательна к плодородию почв, произрастает на влажных и сырых почвах, нейтральных или слабокислых, с высоким содержанием гумуса. Наиболее продуктивные ягодники формируются при ТЛУ А3, В3-В4, С3 на открытых местах (Казанцева, Мирьямова 2017).

**Сценарии имитационного моделирования.** Имитационные сценарии были разработаны на основе методики, предложенной в рамках проекта INTEGRAL (Borges et al., 2014a). Она подразумевает разработку сначала политических сценариев, которые представляют собой описание возможных альтернативных вариантов социально-экономической, политической и экологической ситуации на территории исследования, а затем – соответствующих каждому политическому сценарию

Таблица 1. Сценарии имитационного моделирования

Моделируемые лесохозяйственные мероприятия	Сценарий, объект			
	естественное развитие	сплошные рубки	выборочные рубки	сплошные и выборочные рубки
	Данки, Маньга	Данки	Данки, Маньга	Маньга
Рубки спелых и перестойных лесных насаждений	Не проводятся	Сплошные рубки на всей территории объекта	Выборочные рубки на всей территории объекта	Сплошные рубки в эксплуатационных лесах и выборочные в защитных
Лесовосстановление	Естественное зарастание	Лесные культуры сосны и ели на 100% вырубок, агротехнический уход, подготовка почвы	Естественное зарастание	Лесные культуры сосны и ели на 100% вырубок, агротехнический уход, подготовка почвы
Рубки ухода	Не проводятся	В соответствии с действующим законодательством: осветление, прочистка, прореживание, проходная рубка		
Уборка порубочных остатков, валежа и сухостоя	Не проводится	Проводится		

лесоводственных режимов, параметры которых являются входными данными для модели.

Для Данков было выделено два политических сценария, первый из которых основан на тенденции сокращения покрытой лесом площади в регионе исследования, второй – на увеличении ценности выполнения лесами средообразующих, защитных, санитарно-гигиенических и др. функций (Тебенькова и др., 2018). К каждому политическому сценарию были подобраны лесохозяйственные режимы: проведение сплошных рубок и проведение выборочных рубок на всей территории лесничества соответственно.

Для Маньги также выделено два политических сценария, основанных на необходимости обеспечения древесным сырьем лесоперерабатывающих предприятий региона и тренде перехода лесного хозяйства на многоцелевое использование лесов, которое включает получение выгод от экосистемных услуг, не связанных с заготовкой древесины. Для политических сценариев подобраны соответствующие лесохозяйственные режимы: выполнение сплошных рубок в эксплуатационных лесах и выборочных рубок на остальной территории; выполнение ВР на всей территории моделирования.

Также для каждого объекта в качестве контроля был промоделирован сценарий естественного развития лесных насаждений, исключаящую любую лесохозяйственную деятельность. Параметры лесохозяйственных режимов представлены в табл. 1. Проведение рубок происходит ежегодно и непрерывно, на территорию рассчитывается допустимая расчетная лесосека за один год, а затем – за шаг моделирования (5 лет). Назначение выделов в рубку происходит на основе действующих правил

ухода за лесом и заготовки древесины в спелых и перестойных лесных насаждениях (Приказ Министерства, 2020а, 2020б). Далее для удобства моделируемые лесохозяйственные режимы будут упоминаться как сценарии.

**Методика расчетов урожайности ягод в модели FORRUS-S.** Имитационная модель FORRUS-S (FORest of RUSia-Stand) предназначена для прогнозирования динамики таксационных характеристик многовидовых разновозрастных насаждений на площади до нескольких сотен тысяч гектаров, при этом используются справочные базы для 18 видов основных лесообразующих пород деревьев: биометрические характеристики кроны, требовательность к свету, просветы в пологе, коэффициент пропускания света кроной, расстояние разноса семян, порослевая способность, возрастные коэффициенты, таблицы хода роста одновидовых насаждений, потенциальные бонитеты. Шаг моделирования составляет 5 лет (Чумаченко, 1993, 2006; Chumachenko et al., 1996, 2003).

С использованием модели FORRUS-S был спрогнозирован рост и развитие лесных насаждений на 100 лет. Входными данными для моделирования являются таксационные базы данных, полученные в процессе лесоустройства. Продуктивность ягод черники, брусники и малины на территориях модельных объектов рассчитана в разработанном дополнительно блоке “Пищевые ресурсы”.

Исходя из начального состояния древостоя и особенностей древесных пород, были спрогнозированы рост и развитие лесных ягодных кустарничков (Колычева, Чумаченко, 2021). Основой для определения урожайности и возможности

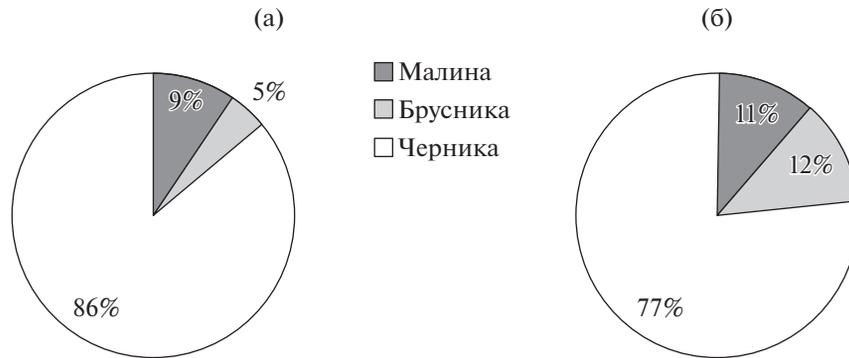


Рис. 1. Распределение общего запаса ягод на площади объектов Данковского лесничества (а) и водосбора р. Маньги (б).

произрастания видов послужил “Таксационный справочник по лесным ресурсам России (за исключением древесины)” (Таксационный справочник ..., 2018), а также показатель освещенности, рассчитанный в модели FORRUS-S. Освещенность является одним из основных предикторов продуктивности лесных ягод в многовидовых насаждениях, а также в насаждениях с подростом и подлеском (Дулина, Чумаченко, 2018).

Были проанализированы оптимальные условия, при которых ягодники обладают производственной (промысловой) продуктивностью, являющейся частью общего (биологического) запаса, которую можно изымать без ущерба для дальнейшего воспроизводства ресурса. К производственной продуктивности были отнесены участки, где значения среднемноголетней урожайности ягодников составляют более 50 кг/га (Методика подбора ..., 1986).

Использование справочника вместе с данными освещенности предполагает, что при определенном комплексе факторов: ТЛУ, возрасте, породе — можно спрогнозировать урожайность ягодников на лесном участке. Расчет производится по уравнениям, где урожайность является зависимой переменной от освещенности на уровне напочвенного покрова (Колычева, Чумаченко, 2021).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Оценка урожайности ягодников при естественном развитии лесных насаждений*

Сценарий естественного развития предназначен для выявления природных закономерностей развития древостоя и оценки урожайности ягодников в естественных условиях произрастания. По результатам моделирования определено соотношение долей ягодных кустарничков на территории рассматриваемых объектов. Преобладающим ягодным ресурсом в Данковском лесничестве является черника, которая на 86% площади доминирует в травяно-кустарничковом ярусе, эпизодично

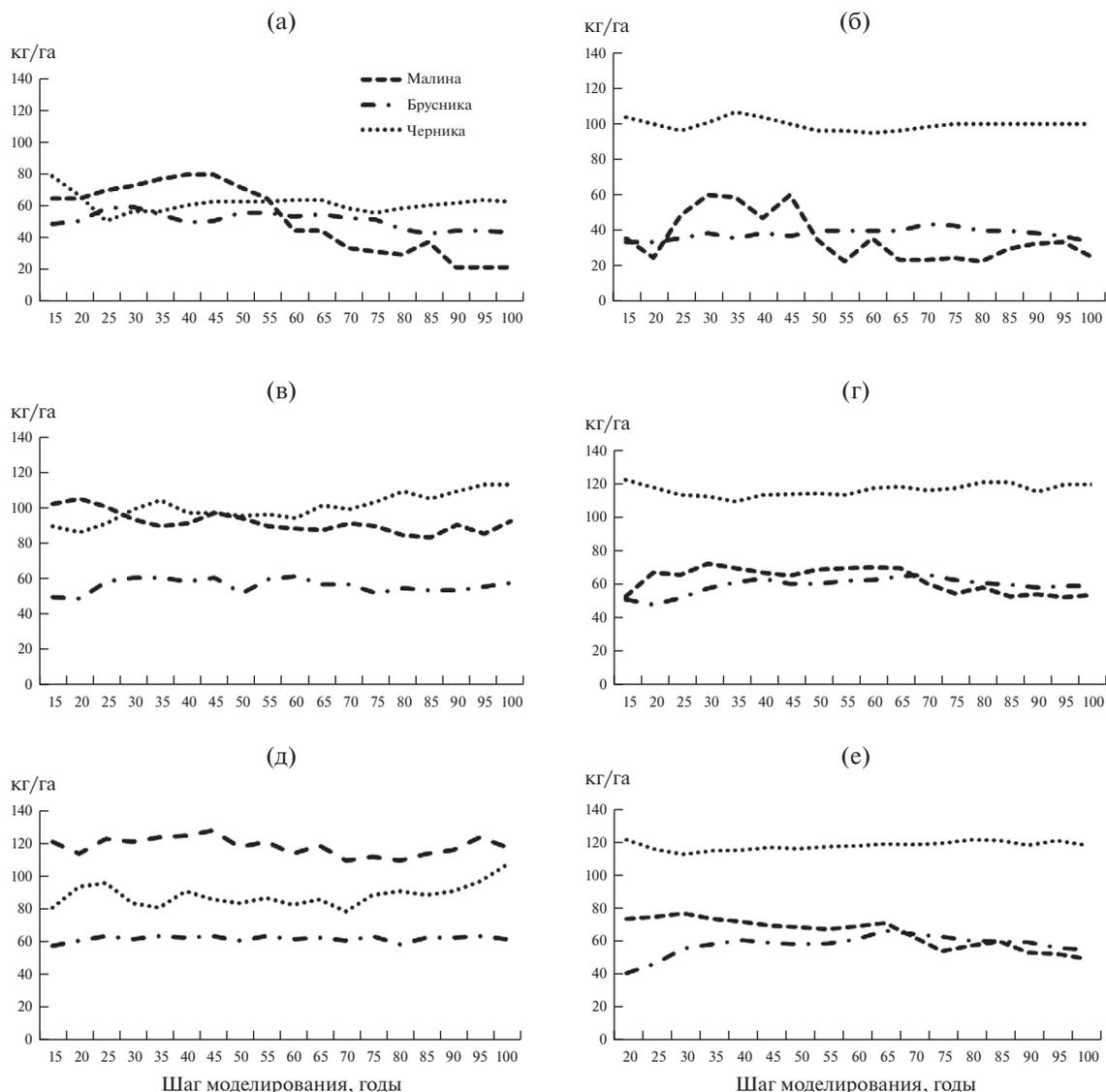
встречается малина — 9%, в единичных выделах произрастает брусника (рис. 1а). Такое распределение связано с природными характеристиками объекта: средневозрастные и высокополнотные насаждения наиболее благоприятны для черничников, при этом для произрастания малины необходимы богатые почвы, но густой полог не дает проникнуть достаточному количеству света, необходимого для ее производственной продуктивности (Белоногова, 1973; Телишевский, 1986; Лузан, 2015).

Леса объекта Маньга также имеют в своем составе большую долю средневозрастных высокополнотных насаждений, поэтому доминирующим ягодным кустарничком является черника — 77%. Однако расположение водосбора р. Маньги в подзоне средней тайги предполагает более разреженную структуру древостоя, вследствие чего доля площадей участков с более требовательными к свету брусничкой и малиной больше, чем в первом объекте (рис. 1б).

По результатам моделирования естественной динамики насаждения получены оценки потенциальной урожайности ягодоносных выделов на 100 лет (учитываются только выделы, имеющие производственную продуктивность) (рис. 2а, 2б). Полученные оценки продуктивности сравнивались с урожайностью, предполагаемой для подобных условий по Таксационному справочнику (Таксационный справочник ..., 2018).

По данным модельного прогноза в Данках средняя урожайность черники за весь период моделирования варьирует от 45 до 63 кг/га, что является заниженными показателями, по сравнению с табличными результатами для схожих условий — 120 кг/га. Это можно объяснить слишком большой густотой насаждения, при которой невозможно достижение максимальной урожайности (Залесов, Панин, 2017).

За весь период моделирования продуктивность малины варьирует в Данках от 22 до 98 кг/га. В начальный период кустарничек имеет показатели урожайности ягод, близкие к табличным, но не



**Рис. 2.** Продуктивность ягодников при естественном развитии древостоя в Данковском лесничестве (а) и на территории водосбора р. Маньги (б); при выборочных рубках в Данковском лесничестве (в) и на территории водосбора р. Маньги (г); при сплошных рубках в Данковском лесничестве (д); при сплошных и выборочных рубках на территории водосбора р. Маньги (е).

достигающие максимума для данных условий — 110 кг/га. Через 45 лет продуктивность малины начинает снижаться, что связано с недостатком света. В насаждении при естественном развитии происходит постепенная смена преобладающих пород, береза сменяется елью, что создает более затененные условия под пологом. При этом большая доля насаждения изначально имеет густой подлесок, состоящий из лещины, создавая освещенность на уровне напочвенного покрова не более 10%.

По справочным данным, показатели урожайности брусники в аналогичных общим лесорастительным условиям объекта Данки составляют в среднем 32 кг/га. Модельные оценки урожайно-

сти более высокие и варьируют от 40 до 60 кг/га. Таким образом, бруснику нельзя анализировать по обобщенным лесорастительным условиям объекта Данки, так как этот вид занимает ТЛУ А2, в которых его конкуренция с другими кустарничкам минимальна, что и определяет максимальные урожаи. Однако ТЛУ А2 представлен в Данках в небольшом количестве.

На объекте Маньга имитационные оценки показали наиболее высокую урожайность для черники — в среднем 92–103 кг/га, что очень близко к табличным значениям для этих условий (80–105 кг/га). Стабильно высокие урожаи черники наблюдаются на протяжении всего цикла моделирования,

так как условия для ее произрастания максимально благоприятные.

Урожайность брусники ниже, чем черники—35—45 кг/га, при этом по Таксационному справочнику урожайность этого вида в аналогичных условиях — 44 кг/га. Близость показателей говорит о том, что общие лесорастительные условия объекта описывают большинство площадей брусничников на водосборе р. Маньги.

В справочниках нет данных по учету производственной продуктивности малины для условий района Маньги. Рассчитанная продуктивность малины невысока и колеблется в пределах от 23 до 60 кг/га, так как под затененным пологом эта ягода не дает производственных урожаев и плодоносит только на открытых участках и опушках.

**Оценка урожайности ягодников при проведении рубок.** По результатам моделирования при разных сценариях ведения хозяйства в Данковском лесничестве динамика продуктивности ягодников значительно различается (рис. 2в). При проведении выборочных рубок возрастает урожайность черники и малины, на продуктивность брусники рубки практически не влияют, так как площади, занимаемые ею, небольшие и в меньшем количестве попадают в рубку. Урожайность малины стабилизируется и по сравнению со сценарием естественного развития показывает высокую продуктивность, которая варьирует в пределах 85—108 кг/га в течение всего периода моделирования. Повышение продуктивности малины объясняется появлением открытых участков после рубок, так как основная масса полукустарников выходит из не плодоносящего состояния, в котором они находились из-за недостатка света. Черника при выборочных рубках достигает максимально возможной для имеющихся природных условий урожайности 90—118 кг/га, так как полнота древостоя 0,6, которая достигается выборочными рубками, создает благоприятные условия для плодоношения кустарничков (Обыденников и др., 2002; Малиновских, 2016, 2017).

Сплошные рубки оказывают наибольшее влияние на светолюбивые виды: малину и бруснику (рис. 2г). Ягодники повышают продуктивность при сплошных рубках из-за появления хорошо освещенных мест. Брусника не достигает максимальной урожайности, поскольку в зоне хвойно-широколиственных лесов этот кустарничек не дает высоких урожаев ягод. Малина при проведении сплошных рубок достигает максимальной урожайности. К благоприятному для продуктивности ягодника ТЛУ С3 прибавляется появление открытых мест, которые определяют получение производственной продуктивности. Богатые почвы и наличие открытых участков способствуют высокой урожайности малины — от 110 до 128 кг/га. Средняя урожайность черники в сценарии со

сплошными рубками превышает показатели естественного развития и держится в пределах от 79 до 100 кг/га, не достигая максимумов, как и при выборочных рубках. На участках, пройденных рубками, сначала повышается продуктивность, а затем кустарнички угнетаются и полностью деградируют, при этом на новых участках происходит рубка, создающая оптимальную для плодоношения освещенность, но через некоторое время более конкурентные виды вытесняют черничник.

На территории объекта Маньга в результате выборочных рубок возрастает урожайность всех ягодников, по сравнению с естественным развитием (рис. 2д). При естественном развитии на объекте произрастают высокоурожайные черничники, а выборочные рубки дополнительно увеличивают освещенность, в результате чего продуктивность ягодника достигает максимальных 110—123 кг/га. Урожайность брусники также возрастает в связи с улучшением условий освещенности и колеблется в пределах от 48 до 66 кг/га. Выборочные рубки, по сравнению со сценарием естественного развития лесов, способствуют увеличению производительности малинников в 1,5—2 раза (до уровня 51—73 кг/га).

Схожее влияние на продуктивность ягодников оказывает и комплекс сплошных и выборочных рубок (рис. 2е). Урожайность черники находится на стабильно высоком уровне. Это свидетельствует о том, что местоположение и начальные природные характеристики объекта оптимальны для ее произрастания, а рубками можно поддерживать более высокий уровень. Стабильной урожайности от 40 до 65 кг/га достигает брусника, что значительно выше показателей, характерных для сценария естественного развития, но немного ниже значений при выборочных рубках, так как в целом условия произрастания объекта Маньга благоприятны для брусники. Сочетание сплошных и выборочных рубок в комплексе с подходящими для произрастания и плодоношения природными условиями позволяет получить наибольшие для данного объекта урожаи малины — в диапазоне от 54 до 77 кг/га, что является высоким показателем, так как в естественных условиях данного объекта урожаи малины невысоки.

**Сравнительная оценка урожайности в смешанных хвойно-широколиственных лесах и лесах средней тайги.** Производственный потенциал рассматриваемых нами объектов значительно различается. При естественном развитии в среднем ягодоносная площадь в Данках занимает примерно 10% от общей площади, на объекте водосбора Маньги ягодоносная площадь значительно больше — в среднем 50% всей территории. На начальных этапах моделирования в подзоне хвойно-широколиственных лесов наибольшей урожайностью обладает малина. В бореальной зоне

изначально доминирующим кустарничком является черника, что обусловлено преобладающими ТЛУ (Ханина, 2019). В процессе развития древостоя в Данках происходит загущение подлеска, вследствие чего травяно-кустарничковый ярус занимает теневыносливая черника. На Маньге, наоборот, полог леса более разреженный, густого подлеска нет, поэтому, кроме устойчивой к затенению черники, эпизодически встречаются светолюбивые брусника и малина.

На проведение выборочных рубок оба объекта реагируют повышением урожайности всех ягод, при этом возрастает их ягодоносная площадь: в Данках – до 13% от всей территории, на Маньге – до 53%. Преобладающим кустарничком в течение всего периода моделирования на первом объекте становится черника за счет появления возможности доступа света к нижним ярусам. Также повышается и урожайность малины по сравнению со сценарием естественного развития. На объекте Маньга более высокие урожаи также наблюдаются у преобладающей во всех сценариях черники. При этом наиболее продуктивна черника на втором объекте, где ее урожайность превышает показатели для Данков на 20 кг/га. Урожайность малины, наоборот, на первом объекте превосходит урожайность этого вида на Маньге в среднем на 25 кг/га. Брусника на обоих объектах обладает сходной продуктивностью, но в Данках брусничники занимают всего несколько выделов, а на Маньге – 15–20% площади объекта, это участки с промышленной продуктивностью брусники.

Сплошные рубки оказывают противоположное влияние. В Данках ягодоносная площадь увеличивается до 16%, а на Маньге, наоборот, падает до 39% от площади водосбора. По результатам моделирования и анализу исходных таксационных описаний объектов увеличение ягодоносной площади в Данках происходит за счет появления открытых пространств, так как изначально полог был очень загущен и ягодам не хватало освещенности для производственной продуктивности. На Маньге полог более разрежен и при проведении рубок ягодоносные черничники угнетаются, так как черника предпочитает участки со средней освещенностью. При сравнении продуктивности ягодников для рассматриваемых объектов обнаруживается, что при сплошных рубках на обоих объектах увеличивается урожайность малины, но на первом объекте ее продуктивность возрастает на 40 кг/га, что свидетельствует об оптимальных для нее условиях. Черника так же, как и в других сценариях, наиболее продуктивна на втором объекте, в среднем на 20 кг/га. Ситуация в брусничниках аналогична выборочным рубкам.

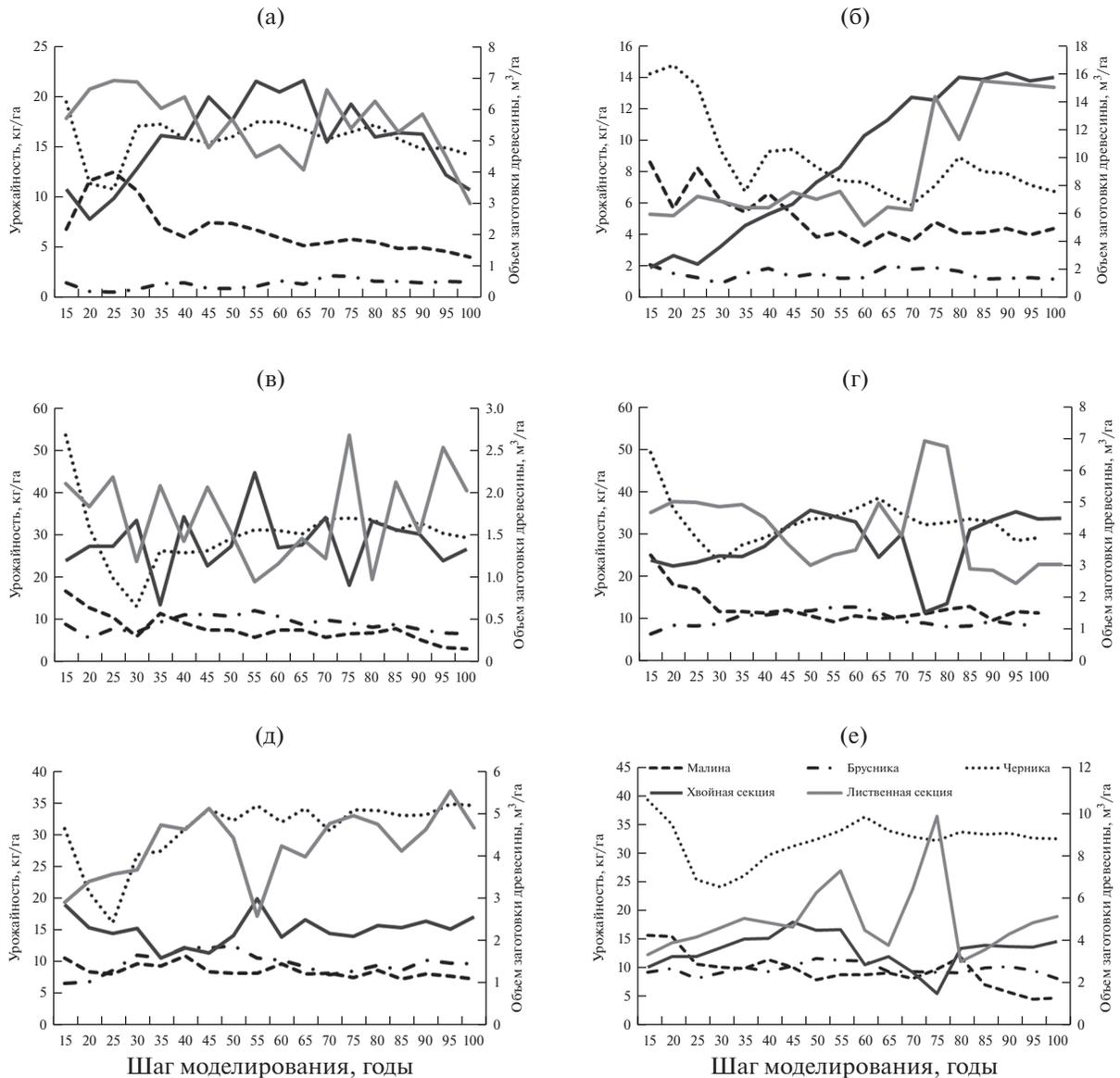
Воздействие лесохозяйственных мероприятий на продуктивность ягод по данным моделирования сильнее проявляется на первом объекте. Здесь уро-

жайность ягодников при рубках возрастает больше по сравнению со вторым объектом. Это связано с начальными характеристиками участков. В Данках ягодный кустарничковый ярус развит хуже, так как в условиях хвойно-широколиственных лесов произрастают более конкурентные виды, а также имеется мощный подрост, перекрывающий поступление света на уровень напочвенного покрова. Рубки способствуют поступлению света и, как следствие, повышают продуктивность ягодников. В лесах на объекте Маньга начальные условия благоприятны для плодоношения рассматриваемых видов, поэтому влияние рубок на продуктивность ягодников менее заметно.

**Синергия и конфликты между обеспечением древесиной и ягодами.** Перспективу совмещения заготовки древесины и ягод на одной территории можно проанализировать по динамике объемов заготовки древесины и урожая ягод на объектах моделирования. Для анализа были взяты показатели возможных объемов за год, характеризующие на первом объекте лесничество целиком, а на втором объекте – зоны различных способов ведения хозяйства – защитные и эксплуатационные леса. Объемы приведены к площади покрытой лесом территории всего объекта (Данки) или зоны ведения хозяйства (Маньга), так как на объекте есть защитные и эксплуатационные земли, предполагающие принципиально разные способы ведения хозяйства (сплошные и выборочные рубки). Такие нестандартные характеристики были выбраны из-за необходимости сравнения продуктивности объектов, различных по структуре и площадям.

В Данках (рис. 3а) при ведении заготовок исключительно выборочными рубками на стабильно высоком уровне 18–21 кг га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> держится урожайность черники, что говорит об отсутствии конфликтов с выбранным типом ведения хозяйства. Брусника повышает урожай при снижении объемов заготовки после 70-ти лет моделирования. Малина снижает урожай, так как при выборочных рубках не образуется достаточного количества открытых участков для ее производственной продуктивности.

При сплошных рубках (рис. 3б) ежегодные значения продуктивности ягодников на всю территорию значительно ниже, чем в предыдущем сценарии. Повышающиеся объемы лесозаготовок на 50–55 году моделирования оказывают отрицательное воздействие на урожаи ягодников из-за сокращения площади ягодоносных участков, а понижение, наоборот, восстанавливает высокие урожаи, что свидетельствует о сложности совмещения двух видов пользования, поскольку между экосистемными услугами наблюдается конфликт.



**Рис. 3.** Динамика заготовки древесины и урожая ягодников в Данковском лесничестве при выборочных (а) и сплошных (б) рубках, на объекте Маньга при выборочных рубках на защитных (в) и эксплуатационных (г) участках, и сплошных и выборочных рубках на защитных (д) и эксплуатационных (е) участках.

В Маньге выборочные рубки с увеличением объемов заготовки повышают урожай ягод (рис. 3в, 3г) и в защитных, и в эксплуатационных зонах. Наблюдается синхронное повышение ежегодной продуктивности черники, что свидетельствует об синергии показателей, но после увеличения объема лесопользования на 60-м году моделирования снижается урожайность черники, наступает конфликт услуг. Положительно влияет заготовка древесины на ежегодную продуктивность малины и брусники в лесах на эксплуатационных землях.

При комплексе сплошных и выборочных рубок на втором объекте в зоне защитных лесов, где

проводятся выборочные рубки (рис. 3д), при повышении ежегодного объема заготовки древесины урожайность ягодников не понижается, конфликтов не выявлено. В зонах эксплуатационных лесов после снижения объема пользования за счет рубок ухода на 65–80-х гг. моделирования наблюдается снижение урожайности брусники и малины.

По выявленным трендам установлены предельные объемы ежегодной заготовки древесины, рассчитанные на всю площадь объекта в Данках 6–8 м³ га⁻¹ год⁻¹, и на защитных и эксплуатационных зонах в Маньге 4–6 м³ га⁻¹ год⁻¹, при которых не снижается ежегодная продуктивность ягодников.

**Таблица 2.** Фрагмент базы данных зависимости урожайности от освещенности

Ресурс	Категория земель	Порода	Возраст, лет	ТЛУ	Полнота	Освещенность, %	Урожайность, кг/га
Малина	Древостой	Сосна	60	А2	0.4	26.9	30
Брусника	Древостой	Сосна	60	А2	0.4	26.9	40
Черника	Древостой	Сосна	60	А3	0.6	17.2	150

**Таблица 3.** Регрессионные зависимости урожайности ягодников от среднегодовых объемов заготовки древесины

Сценарий	Зоны	Черника	Брусника	Малина
Объект Данки				
Выборочные рубки	Защитные	ВН	ВН	$R^2 = 0.379$ $Y = 7.24 - 0.783X_1 + 0.67X_2$
Сплошные рубки	Защитные	$R^2 = 0.545$ $Y = 12.4 - 0.42X_1 + 0.06X_2$	ВН	$R^2 = 0.678$ $Y = 7.2 - 0.28X_1 + 0.06X_2$
Объект Маньга				
Выборочные рубки	Защитные	ВН	ВН	ВН
	Эксплуатационные	ВН	$R^2 = 0.633$ $Y = -34.34 + 6.8X_1 + 4.5X_2$	ВН
Выборочные и сплошные рубки	Защитные	$R^2 = 0.472$ $Y = -16.78 + 10.590X_1 + 5.49X_2$	ВН	$R^2 = 0.375$ $Y = 50.8 - 10.56X_1 - 4X_2$
	Эксплуатационные	ВН	$R^2 = 0.490$ $Y = 5.8 + 0.9X_1 + 0.19X_2$	ВН

Примечание.  $X_1$  – ежегодный объем заготовки по хвойному хозяйству на площади хвойных насаждений ( $\text{м}^3 \text{га}^{-1} \text{год}^{-1}$ );  $X_2$  – ежегодный объем заготовки по лиственному хозяйству на всей площади лиственных насаждений ( $\text{м}^3 \text{га}^{-1} \text{год}^{-1}$ ); ВН – Влияние не выявлено.

Методом регрессионного анализа рассчитаны зависимости между рассматриваемыми характеристиками, при этом ежегодные объемы заготовки разделены по хозяйствам. В табл. 3 представлены уравнения и коэффициенты детерминации  $R^2$ , значения  $X$  представлены двумя показателями – объемом пользования хвойным  $X_1$  и лиственным  $X_2$  хозяйством.

Выявлены сценарии, в которых проявляется зависимость урожайности ягод от объемов заготовки. При выборочных рубках в Данках наблюдается статистически значимая зависимость ежегодной урожайности малины от объемов заготовки, вырубка лиственных пород характеризуется также положительной направленностью, а хвойных – отрицательной. Заметная связь проявляется в Данках в сценарии со сплошными рубками для черники и малины. При этом  $X_1$  (рубки хвойных древостоев) имеет отрицательный коэффициент в уравнении, а  $X_2$  (рубки лиственных древостоев) – положительный, такая разнонаправленность зависимостей связана с преобладанием лиственных пород на объекте, их рубка благопри-

ятно влияет на ягодники, а рубка немногочисленных хвойных насаждений – отрицательно.

На объекте Маньга есть защитные и эксплуатационные земли, поэтому было принято решение рассматривать регрессию в них отдельно из-за принципиально разных способов ведения хозяйства. Так, при сценарии с выборочными рубками в эксплуатационных зонах наблюдается заметное влияние объемов рубок на урожайность брусники. В сценарии комплекса сплошных и выборочных рубок на эксплуатационных землях также наблюдается умеренное влияние объема заготовки древесины на продуктивность брусники. А на защитных землях с проведением выборочных рубок умеренное влияние зафиксировано с продуктивностью брусники и черники, при этом знаки коэффициентов  $X$  противоположны. Таким образом, для черники наблюдается положительный эффект, а для малины – отрицательный. Не во всех сценариях проявляется влияние ежегодных объемов заготовки древесины на продуктивность ягодников ( $R^2$  имеет низкие значения), так как рассмотрено влияние не всего ком-

плекса факторов, воздействующего на урожайность (ТЛУ, возраст и т.д.). При этом высоких отрицательных воздействий тоже не обнаружено. Следовательно, эти два вида использования лесов могут быть совмещены на одном участке.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты работы позволили провести анализ взаимосвязей между двумя обеспечивающими экосистемными услугами лесов — заготовкой древесины и лесных ягод. На основе модельного прогноза выполнена оценка урожайности черники, брусники, малины в среднетаежной подзоне и подзоне хвойно-широколиственных лесов. При естественном развитии лесов 50% территории объекта Маньга в средней тайге занимают ягодоносные участки, представленные преимущественно черничниками, урожайность которых составляет 92–103 кг/га. В подзоне хвойно-широколиственных лесов объекта Данки ягодоносные площади занимают всего 13%, в первые 50 лет моделирования по показателям продуктивности на объекте доминирует малина — 70–90 кг/га, затем ее продуктивность падает до 20–30 кг/га. Урожайность черники на объекте стабильная, но невысокая, в среднем 60 кг/га.

Наиболее благоприятное влияние на продуктивность ягодников оказывают выборочные рубки в Данках. Проведение сплошных рубок также повышает урожайность ягодников относительно сценария естественного развития лесов. На втором объекте выборочные рубки оказывают меньшее влияние на повышение продуктивности, так как изначально продуктивность там высокая. Сценарий с комплексным применением сплошных и выборочных рубок оказывает негативное действие на Маньге, снижая ягодоносную площадь объекта.

Выявлено, что возможно совмещение двух видов использования лесов: заготовки древесины и сбора лесных ягод. При этом необходимо учитывать исходные данные объектов. Выборочные рубки увеличивают урожайность ягодников в обоих объектах (синергия), тогда как комплекс сплошных и выборочных рубок в Данках ведет к снижению урожая, а на Маньге — к сокращению площади ягодоносных выделов (конфликт). Определен оптимальный ежегодный объем рубок на всей территории, который не ведет к деградации ягодников, в Данках —  $6\text{--}8\text{ м}^3\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$ , в Маньге —  $4\text{--}6\text{ м}^3\text{ га}^{-1}\text{ год}^{-1}$ . В сценариях, где влияние объемов заготовки древесины на продуктивность ягод не выявлено, негативных последствий также не обнаружено.

В дальнейшем планируется произвести более детальный анализ для выявления связи между изменением показателей насаждений (состав, струк-

тура, возраст древостоя) в результате рубок и урожайностью ягодников в первые 30–50 лет после рубки.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоногова Т.В.* Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности сосновых фитоценозов южной Карелии: автореферат дис. ... канд. биол. н.: 03.00.05. Петрозаводск, 1973. 24 с.
- Белоногова Т.В., Румянцева Л.Г.* Формирование урожая черники и брусники в лесах южной Карелии. // В сб.: Система лесохозяйственных мероприятий в сосновых лесах Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 128–137.
- Брусника: морфология и анатомия. Фитоценотическая приуроченность. Урожайность. Хранение и переработка. Химический состав ягод. / Юдина В.Ф., Белоногова Т.В., Колупаева К.Г. и др. М.: Лесная промышленность, 1986. 80 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей. Ч. I / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Изд-во "Прометей" МГПУ им. В.И. Ленина, 1989. 102 с.
- Дулина А.А., Чумаченко С.И.* Обзор моделей оценки пищевых ресурсов лесов центральной части России // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. С. 1–22. <https://doi.org/10.31509/2658-607X-2018-1-1-1-22>
- Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л., Ярославцев А.В., Шлыкова Д.А., Оботнин С.И.* Динамика урожайности плодов *Vaccinium myrtillus* L. в ельниках северо-востока европейской России // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы II Международной научно-практической конференции (г. Киров, 27–31 мая 2019 г.). Киров: ВятГУ, 2019. С. 264–267.
- Егошина Т.Л.* Недревесные растительные ресурсы России и их использование // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2005. № 4. С. 104–111.
- Залесов С.В., Панин И.А.* Ресурсы ягодных кустарничков в ельнике мшистом североуральской среднегорной лесорастительной провинции. Лесной вестник. Forestry Bulletin. 2017. Т. 21. № 1. С. 21–27.
- Зворыкина К.В.* Влияние вырубки на урожайность черники. Киров: Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства, 1972. С. 17–19.
- Казанцева М.Н., Мирямина Л.Р.* Плодоношение малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.) в лесах на юге Тюменской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2017. № 47. С. 1–4.
- Кислицына А.В., Егошина Т.Л.* Основные ресурсные и популяционные параметры *Vaccinium myrtillus* L. в южнотаежных лесных экосистемах Кировской области // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 3(31). С. 77–86.
- Колычева А.А., Чумаченко С.И.* Оценка урожайности лесных ягод с учетом уровня освещенности напочвенного покрова методами имитационного моделирования // Вопросы лесной науки. 2021. Т. 4. № 3. С. 87–113. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202143-90>
- Конюхова О.М., Масленникова К.А., Канарский А.В.* Взаимосвязь урожайности черники обыкновенной с фи-

- тобиоценозом // Вестник Казанского технологического университета. 2013. Т. 16. № 22. С. 222–224.
- Курлович Л.Е., Панков В.Б., Кивилева И.М. Влияние лесохозяйственной деятельности на состояние и продуктивность пищевых и лекарственных растений // Лесохозяйственная информация. 2015. № 2. С. 24–34.
- Лузан А.А. Оценка влияния относительной полноты древостоя на урожайность *Vaccinium myrtillus* L. в верхнем течении р. Ия (Иркутская область). Вестник ИРГСХА. 2015. № 68. С. 44–49.
- Лукина Н.В. Леса в современном мире // Земля и Вселенная. 2020а. № 6. С. 18–26.  
<https://doi.org/10.7868/S004439482006002X>
- Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // Вестник РАН. 2020б. Т. 90. № 6. С. 528–532.
- Малиновских А.А. Влияние уровня освещенности под пологом леса на урожайность черники в условиях Средне-обского бора Алтайского края // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. Т. 6. № 152. С. 87–92.
- Малиновских А.А. Влияние уровня освещенности под пологом леса на урожайность брусники в условиях Средне-обского бора Алтайского края // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2016. № 4(138). С. 105–109.
- Методика подбора земельных участков Государственного лесного фонда для промысловой заготовки клюквы, брусники, черники, голубики. М.: Гослесхоз СССР, 1986. 12 с.
- Обыденников В.И., Авдеев А.Н., Авдеев Э.Н. Использование и воспроизводство ресурсов ягодников в связи с рубками в сельских лесах Новгородской области // Лесохозяйственная информация. 2002. № 10. С. 15–21.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 7 / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. 364 с.
- Петров Н.В. Сравнительная оценка запасов ягод *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (Ericaceae) в коренных и производных типах леса среднетаежных ландшафтов Карелии // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 1. С. 23–35.
- Петров Н.В., Волков А.Д., Громцев А.Н., Курхинен Ю.П., Коломыцев В.А., Иванов В.Ф., Туюнен А.В., Литинский П.Ю. Биоресурсный потенциал географических ландшафтов северо-запада таежной зоны России (на примере Республики Карелия): Монография. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2005. 188 с.
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 01.12.2020 № 993 “Об утверждении Правил заготовки древесины и особенностей заготовки древесины в лесничествах, указанных в статье 23 Лесного кодекса Российской Федерации” (зарегистрирован 18.12.2020 № 61553).
- Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 30.07.2020 № 534 “Об утверждении Правил ухода за лесами” (зарегистрирован 18.12.2020 № 61555).
- Таксационный справочник по лесным ресурсам России (за исключением древесины) / Л.Е. Курлович, В.Н. Косицын. Пушкино: ВНИИЛМ, 2018. 281 с.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н., Кузнецова А.И., Орлова М.А. Сценарный подход к моделированию развития лесных участков // Научные основы устойчивого управления лесами: материалы Всероссийской научной конференции. М.: ЦЭПЛ РАН, 2018. С. 173–175.
- Телишевский Д.А. Комплексное использование недревесной продукции леса. 2-е изд. М.: Лесная промышленность. 1986. 261 с.
- Ханина Л.Г. Классификация типов лесорастительных условий по индикаторным видам Воробьева-Погребняка: база данных и опыт анализа лесотаксационных данных // Вопросы лесной науки. 2019. Т. 2. № 4. С. 1–30.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Черкасов А.Ф., Шутов В.В., Миронов К.А. Восстановление зарослей брусники и черники после сплошных рубок // Лесоведение. 1988. № 4. С. 42–48.
- Чумаченко С.И. Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем. М.: МЛТИ, 1993. С. 147–180.
- Чумаченко С.И. Имитационное моделирование многовидовых разновозрастных лесных насаждений: дис. ... д-ра биол. н.: 03.00.16. М.: МГУЛ, 2006. 287 с.
- Шабарова С.И. Ценотические особенности черники и ее роль в повышении устойчивости сосняков Полясья УССР // Дикорастущие ягодные растения СССР: Тезисы докладов на Всесоюзном совещании. Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников. Петрозаводск, 1980. С. 155–156.
- Ярославцев А.В. Морфологические особенности черники обыкновенной, произрастающей в разных типах лесных фитоценозов южной тайги // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. 2007. № 1. С. 498–499.
- Borges J.G., Garcia-Gonzalo J., Botequim B., Barreiro S., Marques S., Tomé M. Scenario Development at Landscape Level Under Different Management Strategies. Deliverable 2.2. FP-7 INTEGRAL project available online under. 2014a. [www.integralproject.eu](http://www.integralproject.eu)
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous – broad-leaved forests // Ecological Modelling. 2003. V. 170. № 2–3. P. 345–361.
- Chumachenko S.I., Syssouev V.V., Palyonova M.M., Bredikhin M.A., Korotkov V.N. Imitation modeling of heterogeneous uneven-aged stands spatial dynamics taking into account silvicultural treatment. IUFRO Conference, Copenhagen, 1996. P. 484–492.
- Ihalainen M., Salo K., Pukkala T. Empirical prediction models for *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* berry yields in North Karelia // Silva Fennica. 2003. V. 37. № 1. P. 95–108.

Landolt E. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich, 1977. V. 64. 208 p.*

Manning P., Plas F., Soliveres S., Allan E., Maestre F.T., Mace G., Whittingham M.J., Fischer M. *Redefining ecosystem multifunctionality // Nature Ecology and Evolution. 2018. V. 2. № 3. P. 427–436.*

Miina J., Hotanen J.-P., Salo K. *Modelling the abundance and temporal variation in the production of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in Finnish mineral soil forests // Silva Fennica. 2009. V. 43. P. 577–593.*

Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Wellbeing: Synthesis. USA, Washington: Island Press, 2005. (URL: <http://www.millenniumassessment.org/en/Reports.aspx#>)*

Sheppard J.P., Chamberlain J., Agúndez D., Bhattacharya P., Chirwa P.W., Gontcharov A., Sagona W.G., Shen H., Tadesse W., Mutke S. *Sustainable Forest Management Beyond the Timber-Oriented Status Quo: Transitioning to Co-production of Timber and Non-wood Forest Products – a Global Perspective // Current Forestry Reports. 2020. V. 6. № 1. P. 26–40.*

Turtiainen M., Miina J., Salo K., Hotanen J.-P. *Empirical prediction models for the coverage and yields of cowberry in Finland // Silva Fennica. 2013. V. 47. № 3. P. 22.*

Turtiainen M., Miina J., Salo K., Hotanen J.-P. *Modelling the coverage and annual variation in bilberry yield in Finland // Silva Fennica. 2016. V. 50. № 4. P. 12.*

Turtiainen M., Salo K., Saastamoinen O. *Model-based estimates of regional and national bilberry and lingonberry yields on mineral soils in Finland // University of Joensuu: Faculty of Forestry. Research Notes. 2005. 44 p.*

## Forest Berries Harvesting Potential under Different Forest Management Approaches According to a Simulation

A. A. Kolycheva<sup>1, \*</sup>, S. I. Chumachenko<sup>2</sup>, and D. N. Tebenkova<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Bauman Moscow State Technical University, Mytishchi branch, 1st Institutskaya st., 1, Mytishchi, Moscow Oblast, 141005 Russia

\*E-mail: [anna\\_dulina@bk.ru](mailto:anna_dulina@bk.ru)

The article presents the results of a trade-offs and synergy assessment between two providing ecosystem services – timber and berry harvesting – for the boreal zone forests (Pryazhinskoye forestry, Republic of Karelia) and the coniferous-deciduous subzone forests (Dankovskoye forestry, Moscow region). Using simulation methods, the yield of berries (blueberries, cowberries, raspberries) was predicted for the following 100 years. The selective and clear cuts' influence on berries productivity was considered. The most favourable types of management for enhancing the berries' productivity have been identified. According to the estimates obtained, raspberry reaches its maximum yield (124 kg/ha) in the conditions of the Dankovskoye forestry of the Moscow region under the clear-cutting regime, the highest yield of blueberries (123 kg/ha) was obtained for the Pryazhinsky forestry of the Republic of Karelia under the selective felling regime, while cowberries in this region show higher yield (66 kg/ha) with clear cuttings in place.

*Keywords: forests, berries yield, blueberry, cowberry, raspberry, simulation, cuttings.*

**Acknowledgements.** The study has been carried out within the framework of the State contract with CEPF RAS “Methodical approaches to estimating the structural organisation and functioning of forest ecosystems” (No. AAAA-A18-118052400130-7).

### REFERENCES

Belonogova T.V., *Biologicheskaya produktivnost' nizhnikh yarusov rastitel'nosti osnovnykh fitotsenozov yuzhnoi Karelii. Avtoreferat diss. kand. biol. n. (Biological productivity of the vegetation lower tiers of pine phytocenoses in southern Karelia. Extended abstract of biol. sci. thesis), Petrozavodsk, 1973, 24 p.*

Belonogova T.V., Rumyantseva L.G., *Formirovanie urozhaya cherniki i brusniki v lesakh yuzhnoi Karelii (Formation of the harvest of blueberries and lingonberries in the forests of southern Karelia), In: Sistema lesokhozyaystvennykh meropriyatiy v osnovnykh lesakh Karelii (System of forestry measures in the pine forests of Karelia), Petrozavodsk, 1985, pp. 128–137.*

Borges J.G., Garcia-Gonzalo J., Botequim B., Barreiro, S., Marques S., Tomé M., *Scenario Development at Landscape Level Under Different Management Strategies, Deliverable 2.2, FP-7 INTEGRAL project available online under, 2014a, available at: [www.integralproject.eu](http://www.integralproject.eu).*

*Brusnika: morfologiya i anatomiya. Fitotsenoticheskaya priurochennost'. Urozhainost'. Khranenie i pererabotka. Khimicheskii sostav yagod, (Lingonberry: morphology and anatomy. Phytocenotic confinement. Productivity. Storage and processing. Chemical composition of berries), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1986, 80 p.*

Cherkasov A.F., Shutov V.V., Mironov K.A., *Vosstanovlenie zaroslei brusniki i cherniki posle sploshnykh rubok (Restoration of lingonberry and blueberry thickets after clear-cutting), Lesovedenie, 1988, No. 4, pp. 42–48.*

- Chumachenko S.I., Bazovaya model' dinamiki mnogovidovogo raznovozrastnogo lesnogo tsenoza (A core model of dynamics of multi-species variously aged forest coenose), *Nauchnye trudy Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa*, 1993, No. 248, pp. 147–180.
- Chumachenko S.I., *Imitatsionnoe modelirovanie mnogovidovykh raznovozrastnykh lesnykh nasazhdenii. Diss. dokt. biol. nauk* (Simulation of multi-species uneven-aged forest stands. Doctor's biol. sci. thesis), M.: MGUL, 2006, 287 p.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V., Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous – broad-leaved forests, *Ecological Modelling*, 2003, Vol. 170, No. 2–3, pp. 345–361.
- Chumachenko S.I., Syssouev V.V., Palyonova M.M., Bredikhin M.A., Korotkov V.N., Imitation modeling of heterogeneous uneven-aged stands spatial dynamics taking into account silvicultural treatment, *IUFRO Conference*, Copenhagen, 1996, pp. 484–492.
- Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyanii lesnykh rastenii. Derevyia i kustarniki* (The keys to diagnosis of the age state of forest plants. Trees and shrubs), M.: Prometei, 1989, 102 p.
- Dulina A.A., Chumachenko S.I., Obzor modelei otsenki pishchevykh resursov lesov tsentral'noi chasti Rossii (Review of models of estimation of food resources of forests of the central part of Russia), *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, Vol. 1, No. 1, pp. 1–22.  
DOI 10.31509/2658-607X-2018-1-1-1-22
- Egorova N.Y., Egoshina T.L., Yaroslavtsev A.V., Shlykova D.A., Obotnin S.I., Dinamika urozhainosti plodov *Vaccinium myrtillus* L. v el'nikakh severo-vostoka evropeiskoi Rossii (Dynamics of yield of *Vaccinium myrtillus* L. fruits in spruce forests of the north-east of european Russia), *Sokhranenie lesnykh ekosistem: problemy i puti ikh resheniya (Preservation of forest ecosystems: problems and ways to solve them)*, Kirov, Proc. of II Intl. Sci. and Pract. Conf., May 27–31, 2019, Kirov: VyatGU, pp. 264–267.
- Egoshina T.L., Nedrevesnye rastitel'nye resursy Rossii i ikh ispol'zovanie (Non-timber plant resources of Russia and their use), *Ispol'zovanie i okhrana prirodnnykh resursov v Rossii*, 2005, No. 4, pp. 104–111.
- Ihalainen M., Salo K., Pukkala T., Empirical prediction models for *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* berry yields in North Karelia, *Silva Fennica*, 2003, Vol. 37, No. 1, pp. 95–108.
- Kazantseva M.N., Mir'yaminova L.R., Plodonoshenie maliny obyknovnoy (*Rubus idaeus* L.) v lesakh na yuge Tyumenskoi oblasti (Fruiting of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) in the forests of the south part of the Tyumen region), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2017, No. 47, pp. 22–25.
- Khanina L.G., Klassifikatsiya tipov lesorastitel'nykh uslovii po indikatornym vidam Vorob'eva-Pogrebnyaka: baza dannykh i opyt analiza lesotaksatsionnykh dannykh (Classification of forest sites by the Vorobjev-Pogrebnyak's species indicator tables: database and experience of analysis of forest inventory data), *Voprosy lesnoi nauki*, 2019, Vol. 2, No. 4, pp. 1–30.
- Kislitsyna A.V., Egoshina T.L., Osnovnye resursnye i populyatsionnye parametry *Vaccinium myrtillus* L. v yuzhnotaezhnykh lesnykh ekosistemakh Kirovskoi oblasti (Key resource and population parameters of *Vaccinium myrtillus* L. in south taiga forest ecosystem of the Kirov region), *Vestnik PGTU. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2016, No. 3(31), pp. 77–86.
- Kolycheva A.A., Chumachenko S.I., Otsenka urozhainosti lesnykh yagod s uchetom urovnya osveshchennosti napochvennogo pokrova metodami imitatsionnogo modelirovaniya (Estimation of the yield of wild berries taking into account the level of illumination of the ground cover by simulation methods), *Voprosy lesnoi nauki*, 2021, Vol. 4, No. 3, pp. 87–113.  
DOI 10.31509/2658-607X-202143-90
- Konyukhova O.M., Maslennikova K.A., Kanarskii A.V., Vzaimosvyaz' urozhainosti cherniki obyknovnoy s fitobiotsenozom (Phytobiocoenotic controls on the yield European blueberry), *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*, 2013, Vol. 16, No. 22, pp. 222–224.
- Kurlovich L.E., Pankov V.B., Kivileva I.M., Vliyaniye lesokhozyaistvennoi deyatelnosti na sostoyaniye i produktivnost' pishchevykh i lekarstvennykh rastenii (Silvicultural activity impacts on food and medicinal plant condition and productivity), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2015, No. 2, pp. 24–34.
- Landolt E., Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora, In: *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich*, 1977, Vol. 64, 208 p.
- Lukina N.V., Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy (Global challenges and forest ecosystems), *Vestnik RAN*, 2020, Vol. 90, No. 6, pp. 528–532.
- Lukina N.V., Lesa v sovremennom mire (Global challenges, forests and earth remote sensing), *Zemlya i Vseleennaya*, 2020a, No. 6, pp. 18–26.  
DOI 10.7868/S004439482006002X
- Luzan A.A., Otsenka vliyaniya odnositel'noi polnoty drevostoya na urozhainost' *Vaccinium myrtillus* L. v verkhnem techenii r. Iya (Irkutskaya oblast') (Evaluation of impact of relative density of tree stratum on yield *Vaccinium myrtillus* L. in upper stream of river Iya (Irkutsk region)), *Vestnik IRGSKhA*, 2015, No. 68, pp. 44–49.
- Malinovskikh A.A., Vliyaniye urovnya osveshchennosti pod pologom lesa na urozhainost' cherniki v usloviyakh Sredne-obskogo bora Altaiskogo kraia (The effect of illumination level under forest canopy on European blueberry yield under the conditions of the Sredne-Obkskoy pine forest of the Altai region), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, Vol. 6, No. 152, pp. 87–92.
- Malinovskikh A.A., Vliyaniye urovnya osveshchennosti pod pologom lesa na urozhainost' brusniki v usloviyakh Sredne-obskogo bora Altaiskogo kraia (The effect of illumination level under forest canopy on cowberry yield under the conditions of the Sredne-Obkskoy pine forest of the Altai region), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2016, No. 4(138), pp. 105–109.
- Manning P., Plas F., Soliveres S., Allan E., Maestre F.T., Mace G., Whittingham M.J., Fischer M., Redefining ecosystem multifunctionality, *Nature Ecology and Evolution*, 2018, Vol. 2, No. 3, pp. 427–436.
- Metodika podbora zemel'nykh uchastkov Gosudarstvennogo lesnogo fonda dlya promyslovoi zagotovki klyukvy, brusniki, cherniki, golubiki*, (Methodology for selecting land plots of the State Forest Fund for commercial harvesting of cran-

- berries, lingonberries, blueberries, blueberries), Moscow: Gosleskhoz SSSR, 1986, 12 p.
- Miina J., Hotanen J.-P., Salo K., Modelling the abundance and temporal variation in the production of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in Finnish mineral soil forests, *Silva Fennica*, 2009, Vol. 43, pp. 577–593.
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Wellbeing: Synthesis*, USA, Washington: Island Press, 2005, available at: <http://www.millenniumassessment.org/en/Reports.aspx#>
- Obydennikov V.I., Avdeev A.N., Avdeev E.N., Ispol'zovanie i vosproizvodstvo resursov yagodnikov v svyazi s rubkami v sel'skikh lesakh Novgorodskoi oblasti (Use and reproduction of berry resources in connection with logging in rural forests of the Novgorod region), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2002, No. 10, pp. 15–21.
- Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii*, (Ontogenetic Atlas of Medicinal Plants), Yoshkar-Ola: MarGU, 2013, Vol. 7, 364 p.
- Petrov N.V., Sravnitel'naya otsenka zapasov yagod *Vaccinium myrtillus* i *V. vitis-idaea* (Ericaceae) v korennykh i proizvodnykh tipakh lesa srednetaezhnykh landshaftov Karelii (Comparative estimation of the *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* (Ericaceae) berries stock in primary and secondary forest in middle taiga landscapes of Karelia), *Rastitel'nye resursy*, 2019, Vol. 55, No. 1, pp. 23–35.
- Petrov N.V., Volkov A.D., Gromtsev A.N., Kurkhiinen Y.P., Kolomytsev V.A., Ivanov V.F., Tuyunen A.V., Litinskii P.Y., *Bioresursnyi potentsial geograficheskikh landshaftov severozapada taezhnoi zony Rossii (na primere Respubliki Kareliya)* (Bioresource potential of geographic landscapes of the north-west of the taiga zone of Russia (on the example of the Republic of Karelia)), Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2005, 188 p.
- Prikaz Ministerstva prirodnnykh resursov i ekologii Rossiiskoi Federatsii ot 01.12.2020 № 993 "Ob utverzhdenii Pravil zagotovki drevesiny i osobennosti zagotovki drevesiny v lesnichestvakh, ukazannykh v stat'e 23 Lesnogo kodeksa Rossiiskoi Federatsii"* (Order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation dated December 1, 2020 No. 993 "On Approval of the Rules for Timber Harvesting and Features of Timber Harvesting in Forest Areas Specified in Article 23 of the Forest Code of the Russian Federation") (registered on December 18, 2020 No. 61553).
- Prikaz Ministerstva prirodnnykh resursov i ekologii Rossiiskoi Federatsii ot 30.07.2020 № 534 "Ob utverzhdenii Pravil ukhoda za lesami"* (Order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation dated July 30, 2020 No. 534 "On approval of the Rules for the care of forests") (registered on December 18, 2020 No. 61555).
- Shabarova S.I., Tsenoticheskie osobennosti cherniki i ee rol' v povyshenii ustoichivosti sosnyakov Poles'ya USSR (Coenotic features of blueberries and its role in increasing the resistance of pine forests in Polissya of the Ukrainian SSR), *Dikorastushchie yagodnye rasteniya SSSR* (Wild berry plants of the USSR), Petrozavodsk, Proc. of All-Union Meeting, pp. 155–156.
- Sheppard J.P., Chamberlain J., Agúndez D., Bhattacharya P., Chirwa P.W., Gontcharov A., Sagona W.G., Shen H., Tadesse W., Mutke S., Sustainable Forest Management Beyond the Timber-Oriented Status Quo: Transitioning to Co-production of Timber and Non-wood Forest Products – a Global Perspective, *Current Forestry Reports*, 2020, Vol. 6, No. 1, pp. 26–40.
- Taksatsionnyi spravochnik po lesnym resursam Rossii (za isklucheniem drevesiny)*, (Taxation handbook on forest resources of Russia (excluding timber)), Pushkino: VNIILM, 2018, 281 p.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Kataev A.D., Gagarin Y.N., Kuznetsova A.I., Orlova M.A., Stsenarnyi podkhod k modelirovaniyu razvitiya lesnykh uchastkov (Scenario approach to modeling the development of forest plots), *Nauchnye osnovy ustoichivogo upravleniya lesami (Scientific basis for sustainable forest management)*, Moscow, Proc. of All-Russian Sci. Conf., Moscow: TsEPL RAN, pp. 173–175.
- Telishevskii D.A., *Kompleksnoe ispol'zovanie nedrevesnoi produktsii lesa* (Integrated use of non-timber forest products), M.: Lesnaya promyshlennost', 1986, 261 p.
- Tsyganov D.N., *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* (Phytoindication of ecological requirements in the mixed forest subdomain), M.: Nauka, 1983, 197 p.
- Turtiainen M., Miina J., Salo K., Hotanen J.-P., Empirical prediction models for the coverage and yields of cowberry in Finland, *Silva Fennica*, 2013, Vol. 47, No. 3, pp. 22.
- Turtiainen M., Miina J., Salo K., Hotanen J.-P., Modelling the coverage and annual variation in bilberry yield in Finland, *Silva Fennica*, 2016, Vol. 50, No. 4, p. 12.
- Turtiainen M., Salo K., Saastamoinen O., Model-based estimates of regional and national bilberry and lingonberry yields on mineral soils in Finland, *University of Joensuu: Faculty of Forestry. Research Notes*, 2005, 44 p.
- Yaroslavtsev A.V., Morfologicheskie osobennosti cherniki obyknovЕННОI, proizrastayushchei v raznykh tipakh lesnykh fitotsenozov yuzhnoi taigi (Morphological characteristics of bilberry growing in various types of forest phytocenoses of south taiga), *Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva*, 2007, No. 1, pp. 498–499.
- Zalesov S.V., Panin I.A., Resursy yagodnykh kustarnichkov v el'nike mshistom Severoural'skoi srednegornoi lesorastitel'noi provintsii (Resources of berry shrubs in mossy spruce forests of the Northern Ural middle mountains forest province), *Lesnoi vestnik. Forestry bulletin*, 2017, Vol. 21, No. 1, pp. 21–27.
- Zvorykina K.V., Vliyanie vyrubki na urozhnost' cherniki (Effect of felling on blueberry yield), In: *Produktivnost' dikorastushchikh yagodnikov i ikh khozyaistvennoe ispol'zovanie* (Productivity of wild-growing berries and their economic use), Kirov: Vsesoyuznyi nauchno-issledovatel'skii institut okhotnich'ego khozyaistva i zverovodstva, 1972, pp. 17–19.

УДК 574.4

## LITTER TURNOVER AND NUTRIENTS DYNAMIC IN A TROPICAL MOIST DECIDUOUS FOREST OF INDIA

© 2022 E. K. Ramya<sup>a</sup>, \*, S. Sharmila<sup>a</sup>, and S. Mownika<sup>a</sup><sup>a</sup>PG and Research Department of Botany, Vellalar College for Women (Autonomous), Thindal, Erode-12, Tamil Nadu, India

\*E-mail: ekramya16@gmail.com

Received December 29, 2021;

Revised March 20, 2022;

Accepted June 7, 2022

Litter accumulation and leaf decomposition represent the main pathway for nutrient cycling in forest ecosystems. This study investigates four species, *Pongamia pinnata* (PP), *Terminalia arjuna* (TA), *Gardenia resinifera* (GR), and *Celtis phillipensis* (CP) in a tropical moist deciduous forest of India. The goals of this study were: i) to quantify the dry weight of litter accumulation and litter decay; ii) to define the nutrient composition of litter accumulation and release of nutrients through decomposition; and iii) to estimate the relation between litter mass loss and abiotic variables. Litter samples (five replicates) were collected from a 1 × 1 m square frame placed randomly under the study species. The litter bag technique was used to calculate litter decomposition. The quantity of annual forest floor litter was the highest in PP (1.97 kg m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), followed in decreasing order by TA (1.83 kg m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), CP (1.69 kg m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), and GR (1.62 kg m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), with leaves representing the largest fraction with 61.2% of total litter. Decomposition of leaves was greater in the rainy season, PP and TA leaf litters decomposed faster in 10 months than the GR and CP species. Litter mass loss highly correlated with abiotic components like rainfall ( $r = 0.998$  to  $0.999$ ), relative humidity ( $r = 0.711$  to  $0.785$ ), and soil moisture ( $r = 0.382$  to  $0.839$ ). The differences in decomposition coefficient and half-life periods are related to the structure and nutrient concentration of leaf litter and environmental factors. We can conclude that PP and TA species exhibited the highest weight loss, which may be due to high concentrations of C and N and low concentrations of lignin and cellulose that cause change in nutrients of soil and decomposers as well as the quality of decomposing litter. The forest could play a significant role in mitigation in the context of global climate change.

**Keywords:** Litter accumulation, litter decay, decomposition coefficient, nutrients, carbon, nitrogen, seasonal variation, abiotic variables.

**DOI:** 10.31857/S0024114822050047

Forest litter has a significant influence on the forest ecosystem dynamics (Olson, 1963). However, the growth and productivity of forest ecosystems mainly depend on the rate of decomposition of forest floor litter. The decomposition of forest litter is a major pathway for providing organic and inorganic elements for the nutrient cycling processes (Mudrick et al., 1994). At a global scale, aboveground biomass and decomposition rates in tropical ecosystems increase along with mean annual precipitation (Gei and Powers, 2014). The amount of litterfall is directly related to aboveground biomass accumulation (Lawrence, 2005; Chave et al., 2010; Feng et al., 2019). Forest litter minimizes the soil erosion, runoff, and increases the nutrients rate in the soil. A subsequential amount of nutrients taken up by the aboveground component of the tree returns to the soil through litterfall (Saha et al., 2016).

Litter accumulation needs some significant factors like light, heat, and water, all of which have a complex impact on the abiotic environment. Litter acts as a me-

chanical barrier, intercepting light and altering the spectral structure. It also reduces soil temperature during the day by decreasing solar radiation absorption, but increases soil temperature at night by reducing heat loss (Jensen and Gutekunst, 2003). Additionally, litter accumulation may delay the freezing of the soil in the winter season, while soil temperature decreases too, which indirectly increases the soil moisture (Facelli and Pickett, 1991). Litter can directly increase the soil moisture by reducing water evaporation. In addition, litter accumulation can increase snow capture and retention in winter and soil moisture in early spring, but the interception effect of litter reduces infiltration by rainfall (Naeth et al., 1991). Therefore, an understanding of the modified microenvironment is crucial to elucidate the role of litter accumulation in regulating plant communities (Hou et al., 2019).

Litter decomposition plays a crucial role in the nutrient composition of forest ecosystems, where vegetation depends mainly on the recycling of nutrients in

the plant detritus. During this process, plant nutrients become available for recycling within the ecosystem (Saha et al., 2016). The decomposition rate of litter controls nutrient release in the soil. The balance between litter production and its decomposition also controls the size of the carbon reservoir in the soil (Kurz et al., 2000). Soil properties, nutrient availability, temperature, water availability, and leaf litter quality are the main factors that determine the decomposition rate of litter (Zhang et al., 2014; Giweta, 2020). The decomposition of leaf litter is a major source of nutrients in forest ecosystems. As leaves are broken down by insect and microbial decomposers, organically bound nutrients are released as free ions to the soil solution which is then available for uptake by plants. The substrate quality index includes nitrogen concentration, the ratio of carbon to nitrogen, lignin concentration, and the ratio of lignin to nitrogen (Devi and Yadava, 2010). Litter quality affects not only the rate of mass loss, but also the patterns and rates of nutrient mineralization and release (Regina, 2001). Climatic features such as temperature, rainfall, and their seasonal variations, may influence the activity of microbes and soil fauna that can significantly affect the decomposition rate. In addition, litter serves as an intermediary between vegetation and soil and is a major substrate for soil microorganisms influencing their activities (Averti et al., 2018). The litter diversity also influences the activity of soil communities and processes during decomposition (Chapman and Koch, 2007).

Thus, investigating the decay constant and associated C and N in each and every species can play a critical role. The determination of annual litter accumulation associated with C and N in each species is fundamental in getting an understanding of terrestrial C and N cycles and how they enhance the litter decay. In litter decomposition, constant and nutrient release patterns are species-specific and correlate with quality, including chemical composition, season, and environmental factors of tropical forests in India. Therefore, works were performed: i) to quantify the dry weight of litter accumulation and litter decay; ii) to define the nutrient composition of litter accumulation and release of nutrients through decomposition; and iii) to estimate the relation between litter mass loss and abiotic variables in four different species of Western Ghats, India.

## MATERIALS AND METHODS

**Characteristics of study area.** The study was conducted in the Veerakkal forest area, Manar Beat, Karamadai Range, Western Ghats, India (11°13.849' 76°45.052' alt. 476 m). The forest vegetation is dominated by *Pongamia pinnata*, *Terminalia arjuna*, *Gardonia resinifera*, and *Celtis philipensis*. The forest vegetation falls under the tropical moist deciduous type with a warm moist climate in summer and cool dry one in winter. The study explored three distinct seasons:

summer (March–May), the rainy season (June–November), and winter (December–February).

Meteorological data such as temperature, rainfall, and relative humidity of the species was investigated for the study period and visualized in Fig. 1. The overall examination of meteorological data shows that the monthly average temperature in the study area ranged between 23.9°C and 30.3°C. Moreover, the intensity of solar radiation was generally high in March through May. The annual precipitation in the study species ranged from 600 to 850 mm. The relative humidity of the area ranged between 47% and 70%.

**Forest floor and litter accumulation.** The forest floor (litter on the soil surface) was studied from March 2018 to February 2019 for all four species during different seasons. Twenty sets of litter samples (five replicates) were collected using a 1 m × 1 m square frame placed randomly. The samples were collected with seasonal intervals (in May, November, and February) and transported to a laboratory in polythene bags. Forest litter samples were sorted into leaf, twig, and mixed fractions. The dry weight of each component sample was oven-dried at 80°C for 48 hours and weighed (g/m<sup>2</sup>).

**Chemical analysis of forest floor components.** The litter samples were analyzed for nutrient composition such as nitrogen, phosphorus, and potassium. Different seasonally collected litter materials were oven-dried at 80°C for 48 hours and powdered for chemical analysis. In the course of the chemical analysis, five replicates were used for each species. Total nitrogen in the litterfall was determined by using the micro Kjeldahl method (Snell and Snell, 1949). The estimation of phosphorus and potassium followed the method of Olsen et al. (1954) and Black (1965).

**Estimation of the nutrient turnover constant (K) and time (t).** The turnover constant of nutrients is the rate of nutrients released in available forms for uptake by plants and soil organisms (Jenny et al., 1949). The turnover constant (*K*) of different nutrients in the forest floor was estimated by using the following formula:

$$K = \frac{A}{A + F},$$

where *K* means turnover rate, *A* means annual input of nutrients, and *F* means residual mass of litter and nutrients on the forest floor (minimum mass).

The turnover time of nutrients is the time required for nutrients release in available forms for uptake by plants and soil organisms.

Turnover time (*t*) was calculated as reciprocal of turnover rate, i.e.

$$t = 1/K,$$

where *t* means time, and *K* means turnover rate.

**Litter bag technique.** Freshly fallen leaves from the four species were collected during February 2018 for a decomposition study. All the leaves were air-dried for

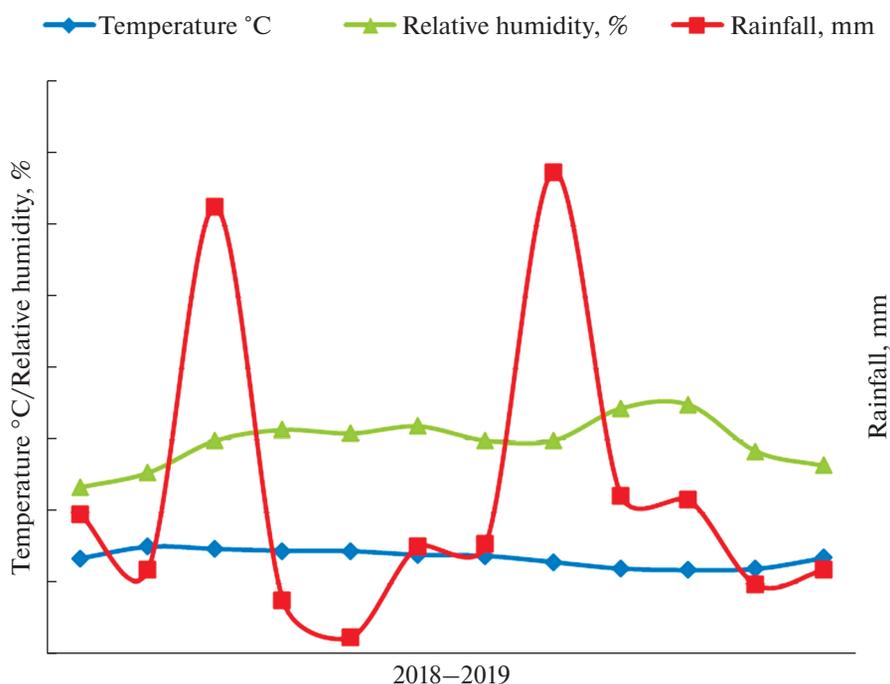


Fig. 1. Meteorological data in the study area.

48 hours after species-wise pooling of the samples from different species in a ventilation room.

A certain amount of air-dried leaf litter (20 g) of each species was collected into 20 × 20 cm nylon mesh bags (mesh size 2 mm) and placed on the forest floor at the soil depth of 10 cm. A total of 168 litter bags (42 × 4 = 168) were prepared for the study species. For each species, 42 litter bags were randomly placed on the forest floor with the respective species at the end of February 2018. After that, seven bags for each species were recovered in alternate month intervals in up to one year. The litter bag mesh size (2 mm) may decrease the rate of decomposition, because it restricts the entry of large invertebrates, scavengers, etc.

**Dry weight loss.** During selected month intervals from March 2018 to February 2019 (samples were collected at the end of April, June, August, October, December, and February), seven litter bag samples from each species were collected (7 × 4 = 28) and transported to the laboratory. Finally, a total of 168 litter bags were collected for all study species (28 × 6 = 168). Hereafter, large arthropods were removed from the litter bag. Litter samples were then oven-dried at 80°C and weighed to determine the remaining litter weight, litter weight loss, cumulative weight loss, and weight loss calculated from the original litter weight.

**Decomposition coefficient ( $k$ ).** Decomposition coefficient ( $k$ ) is a parameter to determine the rate of decomposition in a certain species. The decomposition coefficient for each species was calculated by using the method of Olson (1963):

$$k = A/L,$$

where  $A$  means annual litterfall,  $L$  means quantity of litter accumulation at (mean annual) time  $t$ .

**Decomposition rate.** Decomposition rate was calculated by using the method of Pascal (1992). Decomposition rate (in years): for 50% = 0.693/ $k$ , for 95% = 3/ $k$ , where 0.693 and 3 are constant values.

**Chemical analysis.** The concentration of organic carbon, total nitrogen, lignin, cellulose, and water-soluble compounds were determined in the initial and decomposing litter samples. The methods were also used during the estimation of organic carbon (Piper, 1950), total nitrogen (Jackson, 1958), lignin (Goering and Van Soest, 1975), cellulose (Updegraff, 1969), and water-soluble compounds (Do et al., 2014).

**Statistical analysis.** The data on seasonal litter accumulation and chemical analysis was assessed using one-way ANOVA. All tests were considered to have significant differences using Duncan's multiple range test (DMRT) with  $p < 0.05$ . The relations between litter weight loss, initial litter chemistry, and abiotic variables were tested using Pearson's correlation coefficient analysis and showed significant differences using DMRT with  $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ . The statistical analysis was performed using the software SPSS (version 16.0).

## RESULTS AND DISCUSSION

**Dry weight of forest floor litter.** The seasonal dry weight of the forest litter was statistically significant with the results of ANOVA ( $p < 0.05$ ) (Table 1). Like litterfall, *Pongamia pinnata* showed maximum forest

**Table 1.** Seasonal litter accumulation (g/m<sup>2</sup>) in different species of Veerakkal forest area, Manar beat, Karamadai Range, the Western Ghats

seasons	<i>Pongamia pinnata</i>				<i>Terminalia arjuna</i>				<i>Gardenia resinifera</i>				<i>Celtis philipensis</i>			
	leaf	twig	mixed fractions	total	leaf	twig	mixed fractions	total	leaf	twig	mixed fractions	total	leaf	twig	mixed fractions	total
Summer (Mar–May)	686 ± 3 <sup>a</sup>	160 ± 2 <sup>a</sup>	182 ± 3 <sup>a</sup>	1028.5	503 ± 3 <sup>a</sup>	179 ± 2 <sup>a</sup>	92 ± 2 <sup>a</sup>	775.38	448 ± 5 <sup>a</sup>	132 ± 1 <sup>a</sup>	105 ± 2 <sup>b</sup>	685.98	406 ± 2 <sup>a</sup>	128 ± 2 <sup>a</sup>	159 ± 2 <sup>a</sup>	694
Rainy season (Jun–Nov)	360 ± 4 <sup>b</sup>	99 ± 4 <sup>b</sup>	110 ± 2 <sup>b</sup>	570.2	350 ± 3 <sup>b</sup>	141 ± 3 <sup>b</sup>	96 ± 2 <sup>a</sup>	588.32	315 ± 2 <sup>b</sup>	128 ± 3 <sup>a</sup>	135 ± 2 <sup>b</sup>	580.26	386 ± 3 <sup>b</sup>	90 ± 1 <sup>b</sup>	131 ± 1 <sup>a</sup>	608.62
Winter (Dec–Feb)	223 ± 4 <sup>c</sup>	59 ± 1 <sup>c</sup>	83 ± 2 <sup>c</sup>	367.54	305 ± 1 <sup>c</sup>	90 ± 1 <sup>c</sup>	73 ± 4 <sup>b</sup>	470.52	190 ± 4 <sup>c</sup>	87 ± 1 <sup>b</sup>	73 ± 1 <sup>c</sup>	351.08	223 ± 2 <sup>c</sup>	74 ± 2 <sup>c</sup>	89 ± 1 <sup>c</sup>	388.32
Total	1270.54	319.24	376.46	1966.24	1158.7	411.92	263.6	1834.22	953.92	348.8	314.6	1617.32	1016.1	294.16	380.68	1690.94
Mean	423.51	106.41	125.49	655.41	386.23	137.31	87.87	611.41	317.97	116.26	104.86	539.10	338.7	98.05	126.89	563.64
F = df(2,14)	3.760***	254.619***	317.773***	–	1.389**	265.088***	17.507***	–	973.456***	83.167**	415.671**	–	852.389**	180.961***	113.004**	–

Means ± S.E., n = 5. Different letters on the same column indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) according to Duncan's Multiple Range Test; F: Factor; df: degrees of freedom; \*, \*\*, \*\*\*: indicates significant at 0.05% level; ns: non-significant.

floor litter ( $1.03 \text{ kg m}^{-2}$ ) in summer. At the time, the minimum floor litter was observed in *Gardenia resinifera* ( $0.69 \text{ kg m}^{-2}$ ) during the same season. In the rainy season, forest floor litter was observed highest in *Celtis phillipensis* ( $0.61 \text{ kg m}^{-2}$ ) and lowest in *Pongamia pinnata* ( $0.57 \text{ kg m}^{-2}$ ). Together, in the winter season, the highest value of litter was found in *Terminalia arjuna* ( $0.47 \text{ kg m}^{-2}$ ) and the lowest was observed in *Gardenia resinifera* ( $0.35 \text{ kg m}^{-2}$ ). Moreover, a decreased soil temperature also indirectly improves the soil moisture. The litter accumulation in the wet season is less compared to the dry season in the tropical forest ecosystem. The previous seasonal litter accumulation studies ranged between  $1.22$  to  $1.27 \text{ kg m}^{-2}$  during the rainy season, and  $0.61$  to  $0.98 \text{ kg m}^{-2}$  during the summer season in Urban Tropical Forest, Congo (Averti et al., 2018). Similarly, Kavvadias et al. (2001) have showed in their studies that forest litter dry weight of fir forest species ranged between  $82 \text{ t ha}^{-1}$  and  $32 \text{ t ha}^{-1}$  under the maritime pine species in the forest ecosystem of Northern Greece. Similar results were noted by Sundarapandian and Swamy (1999), Qiulu et al. (1998), Liu (2012) and Giebelmann et al. (2013).

In an overall assessment, the quantity of annual forest litter was highest in PP ( $1.97 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) followed in decreasing order by TA ( $1.83 \text{ kg/m}^2/\text{yr}$ ), CP ( $1.69 \text{ kg/m}^2/\text{yr}$ ), and *Gardenia resinifera* ( $1.62 \text{ kg/m}^2/\text{yr}$ ); it indicates highest and lowest basal area of tree species. Overall, the forest litter was reduced in the rainy season possibly due to a variety of macroclimatic conditions in terms of effective monsoon rainfall. The forest litter in tropical and subtropical forests ranged from  $0.22$  to  $1.25 \text{ kg m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  (Spain, 1984 and Vogt et al., 1986). Comparatively, in all study species, the higher forest litter mostly occurred during summer and the least occurred during winter. Likewise, the forest litter mass was found to be same trend as litter fall production. The similar findings were documented earlier by Pandey and Singh (1981), Goma-Tchimbakala et al. (2005) and Wang et al. (2008). Although, the contribution of the leaf litter component was maximum in the total forest litter in all four species, closely followed by the mixed fractions and twig components.

#### Chemical composition of forest litter components

**Total Nitrogen.** The total nitrogen concentrations were statistically significant with the results of ANOVA ( $p < 0.05$ ). The annual total nitrogen content for all four study species ranged between  $0.73 \pm 0.03$  to  $2.12 \pm 0.07\%$  during all seasons (Fig. 2a). Together, the results of current study indicate that the range of nitrogen concentration was higher in winter in all four species, followed by summer and the rainy season. However, the study species *Pongamia pinnata* showed the maximum nitrogen concentration in the winter season ( $2.12 \pm 0.07\%$  leaf,  $1.68 \pm 0.04\%$  twig, and  $1.76 \pm 0.05\%$  mixed fractions, respectively) while *Cel-*

*tis phillipensis* exhibited the minimum nitrogen concentration in the same season ( $1.46 \pm 0.03\%$  leaf,  $1.11 \pm 0.03\%$  twig and  $1.32 \pm 0.06\%$  mixed fractions respectively) in all four study species. Likewise, nitrogen concentration of the forest floor ranged between  $4.03 \pm 0.26$  and  $17.38 \pm 1.39 \text{ t/ha}$  in the forest ecosystem of Northern Greece (Kavvadias et al., 2001). Moreover, litter accumulation can alter biogeochemical nutrient cycles through its decomposition (Moret et al., 2001; Wang et al., 2017), as well as soil bacterial components and diversity (Hossain et al., 2010; Zeng et al., 2017).

In the summer season, the highest nitrogen content was reported in PP, while the lowest content of nitrogen was found in GR, respectively. Although in the rainy season, PP showed the maximum nitrogen concentration, and CP showed the minimum amount of nitrogen concentration in all seasons.

**Total Phosphorus (%).** The seasonal phosphorus concentrations of all the study species exhibited statistically significant ( $p < 0.05$ ) differences in the forest litter components (Fig. 2b). The total phosphorus content in all the species ranged between  $0.08 \pm 0.04$  to  $0.37 \pm 0.03\%$  during all the seasons. According to the results of comparative analysis, the higher phosphorus content was recorded in winter season, simultaneously decreasing in the rainy season. During the winter season, the highest phosphorus concentration was observed in *Pongamia pinnata* ( $0.37 \pm 0.03\%$  in leaf,  $0.21 \pm 0.02\%$  in twig and  $0.27 \pm 0.05\%$  in mixed fractions, respectively) and the lowest phosphorus concentration was found in *Celtis phillipensis* ( $0.22 \pm 0.06\%$  leaf,  $0.11 \pm 0.03\%$  twig and  $0.17 \pm 0.02\%$  mixed fractions, respectively). Together, the maximum phosphorus content was noted in TA and the minimum phosphorus content was recorded in CP during the summer and rainy seasons. The phosphorus content of floor litter ranged between  $0.44 \pm 0.08$  to  $0.82 \pm 0.09 \text{ t/ha}$  in the forest ecosystem of Northern Greece (Kavvadias et al., 2001). The litter in forests with high tree diversity decomposes more rapidly than in other forest types (Chaubey et al., 1988; Clark et al., 2001; Giweta et al., 2020).

**Total Potassium (%).** The total potassium content of all the study species is visualized in Fig. 2c. In the present study, the total potassium content of forest litter samples was statistically significant ( $p < 0.05$ ). On the other hand, the total potassium content for all seasons ranked between  $0.35 \pm 0.06$  to  $1.24 \pm 0.04\%$  in all four species. In addition, the winter season registered higher potassium concentration followed by summer and the rainy season in all the study species. However, in all three seasons, *Gardenia resinifera* showed the highest potassium content in floor litter components ( $1.08 \pm 0.04$  to  $1.24 \pm 0.04\%$  leaf,  $0.73 \pm 0.04$  to  $0.85 \pm 0.02\%$  twig and  $1.10 \pm 0.02$  to  $1.17 \pm 0.03\%$  mixed fractions, respectively) and the lowest potassium content was found in PP ( $0.69 \pm 0.03$  to  $0.87 \pm 0.04\%$

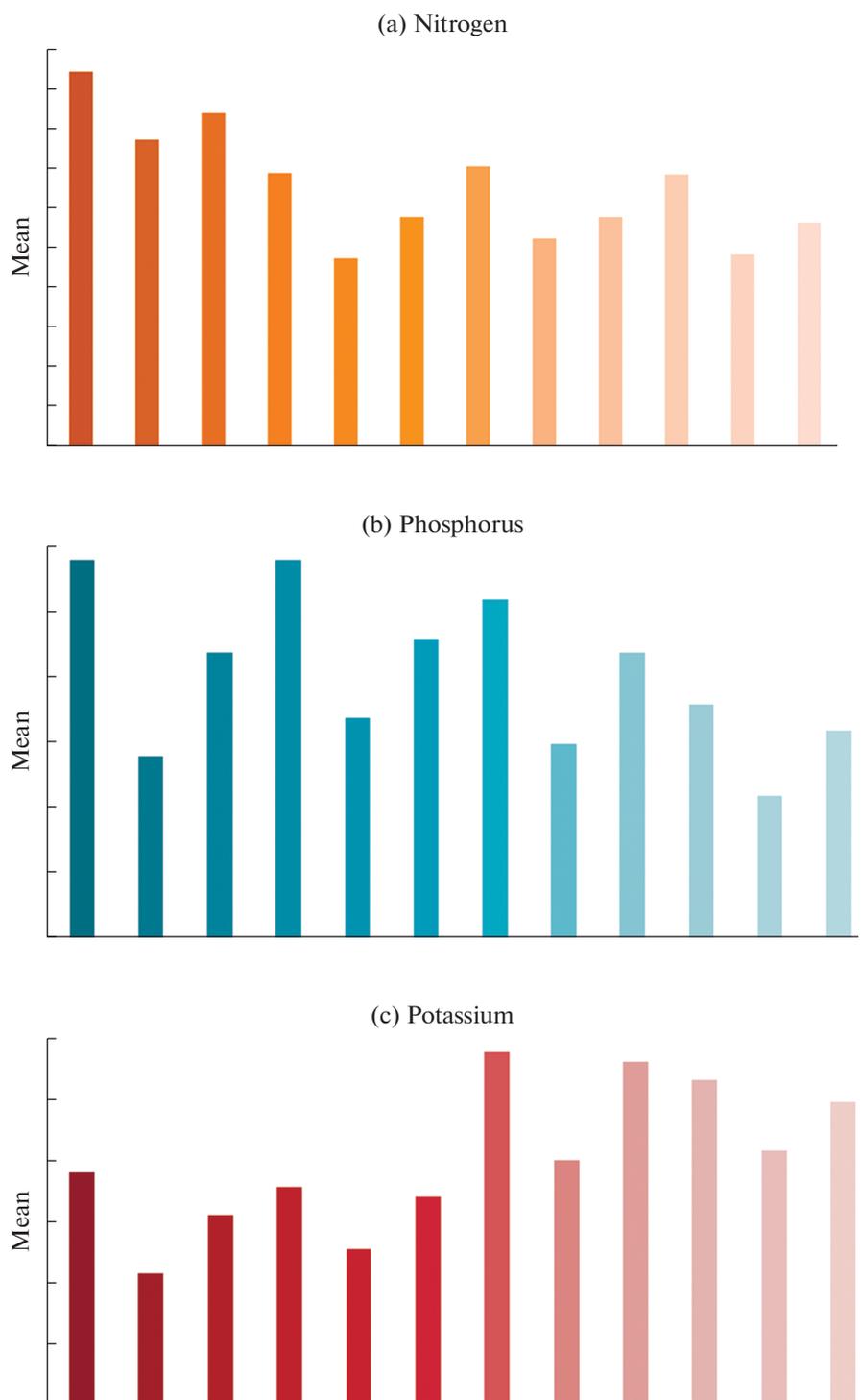


Fig. 2. N, P and K concentration of forest floor litter components in the study species. L – Leaf, T – Twig, M – Miscellaneous.

leaf,  $0.35 \pm 0.06$  to  $0.54 \pm 0.03\%$  twig and  $0.58 \pm 0.05$  to  $0.70 \pm 0.07\%$  mixed fractions, respectively). The leaf litter with significantly higher NPK content has a faster decay constant (Quideau et al., 2005).

Potassium is a highly mobile element, both in plants and in the soil, which is reflected in a high

variability of its concentration detected in leaves. The potassium content ranged between  $0.73 \pm 0.12$  to  $1.57 \pm 0.17 \text{ t ha}^{-1}$  in the forest ecosystem of Northern Greece (Hyvarinen, 1990; Gonzalez et al., 2020; Kavvadias et al., 2001). Considering the nutrient accumulation in the forest litter, the nitrogen concentration

**Table 2.** Turnover constant ( $K$ ) of nutrients (N, P and K) in the study species

Different Species	Litter parts	Turnover constant ( $K$ ) = $A/A + F$		
		N	P	K
<i>Pongamia pinnata</i>	Leaf	0.62	0.50	0.58
	Twig	0.56	0.47	0.47
	Mixed fractions	0.41	0.32	0.29
	Mean	0.53	0.43	0.45
<i>Terminalia arjuna</i>	Leaf	0.53	0.50	0.54
	Twig	0.34	0.36	0.34
	Mixed fractions	0.30	0.30	0.27
	Mean	0.39	0.38	0.38
<i>Gardenia resinifera</i>	Leaf	0.48	0.60	0.59
	Twig	0.26	0.39	0.40
	Mixed fractions	0.25	0.33	0.34
	Mean	0.33	0.44	0.44
<i>Celtis phillipensis</i>	Leaf	0.49	0.43	0.58
	Twig	0.34	0.36	0.39
	Mixed fractions	0.20	0.19	0.25
	Mean	0.34	0.32	0.41

was highest, followed by potassium and phosphorus. In addition, the proportion of all nutrients was significantly greater in the leaf litter component compared to other litter components. Based on the above results, the concentration of all nutrients was found to peak during the winter season and be at its lowest during the rainy season. The authors recorded the mobilization of nutrients during decomposition in the rainy season, which may be a possible reason for a lower content of nutrients during that period. The poor rate of decomposition during dry months may result in immobilization of nutrients in the forest floor litter (Das and Ramakrishnan, 1985).

**Turnover constant ( $K$ ) of nutrients.** The turnover constant ( $K$ ) values of litter accumulation nutrients for all four species are shown in Table 2. During all the seasons, the mean highest turnover constant of nitrogen was recorded in PP (0.53), and the lowest was seen in GR (0.33). The turnover constant of nitrogen was 0.921 in *Quercus serrata* and *Lithocarpus dealbata*, and *Schima wallichii* was 0.923 in sub-tropical forests of India (Devi and Yadava, 2010), which are the highest values in this study. Although, the maximum turnover of phosphorus was observed in GR (0.44) and the minimum one was found in CP (0.32). Additionally, the turnover constant of potassium was considered the highest in PP (0.45) and the lowest in TA (0.38). On the other hand, leaf litter holds higher nutrient turnover (0.43 to 0.62) for all the study species. The twig and mixed fractions of litter showed lower turnover nutrients (0.19 to 0.56) in all the study species. The low nutrient litter may be characterized by a slower turn-

over or higher immobilization rates (Kumar and Deepu, 1992). The soft tissues present in the leaf part result in a higher decomposition constant, hence a higher turnover of nutrients (Gosz et al., 1976). Similar studies were conducted earlier by Cortina and Vallejo (1994); Kavvadias et al. (2001).

**Turnover time ( $t$ ) of nutrients.** The turnover time ( $t$ ), mandatory for the replacement of litterfall and forest floor nutrients of study species, was calculated and represented in Table 3. During the study, the mean nitrogen turnover time of litter components was the highest in CP (3.33 years) and the lowest in PP (1.95 years) for all the seasons. The higher complete turnover of phosphorus was found to be 3.46 years in CP and at its minimum, which is 2.42 years, in both PP and GR. Further, the potassium turnover was the highest in TA (2.83), and the turnover time was lowest in GR (2.38) for all the seasons. The nutrients turnover time ranged between 20.3 and 24.3 years for pine forests, 33 years for fir forests and 14.7 to 18.9 years for beech forests in Greece which, compared to the deciduous forest, is more time for a complete turnover of nutrients (Kavvadias et al., 2001). Typically, a complete turnover for all the species of forest floor litter takes more than one year. The turnover of leaf litter nutrients was faster (1.61–2.33 years) than that of other litter components. The twig and mixed fractions required more years for the replacement of nutrients (2–5 years) in all the study species. The turnover time of leaf litter nutrients for Marao, Padrela, and Bornes was 1.67 years, 2.22 years, and 2.12 years, respectively in the high forest stands of Northern Portugal. Moreover, twig and

**Table 3.** Turnover time ( $t$ ) of nutrients (N, P and K) in the study species

Different Species	Litter parts	Turnover time ( $t$ ) = $1/K$		
		N	P	K
<i>Pongamia pinnata</i>	Leaf	1.61	2.00	1.72
	Twig	1.79	2.13	2.13
	Mixed fractions	2.44	3.13	3.45
	Mean	1.95	2.42	2.43
<i>Terminalia arjuna</i>	Leaf	1.89	2.00	1.85
	Twig	2.94	2.78	2.94
	Mixed fractions	3.33	3.33	3.70
	Mean	2.72	2.70	2.83
<i>Gardenia resinifera</i>	Leaf	2.08	1.67	1.69
	Twig	3.85	2.56	2.50
	Mixed fractions	4.00	3.03	2.94
	Mean	3.31	2.42	2.38
<i>Celtis phillipensis</i>	Leaf	2.04	2.33	1.72
	Twig	2.94	2.78	2.56
	Mixed fractions	5.00	5.26	4.00
	Mean	3.33	3.46	2.76

mixed fractions required more years for the replacement of nutrients (2 to 5 years) in all the study species. The non-leaf litter parts required 2.8 to 4.6 years for a complete turnover of floor litter nutrients in Portugal (Patricio et al., 2012), which is quite similar to the values reported in the present study.

**Dry weight loss.** The loss of litter weight for the four study species includes remaining litter mass, weight loss percent, cumulative weight loss, and weight loss calculated based on the original litter weight of leaf litters (Table 4). In the present study, the leaf litter in litter bags decreased linearly within the period of decomposition. Over the tenth month of decomposition, cumulative weight loss was 94.1% in *Pongamia pinnata* and 95.6% in *Terminalia arjuna* while the litter loss of *Gardenia resinifera* and *Celtis phillipensis* were 93.35% and 83.80%, respectively. However, over the twelfth month, *Pongamia pinnata*, *Terminalia arjuna*, and *Gardenia resinifera* decomposed completely (100% weight loss), but *Celtis phillipensis* leaf litter decomposed by 97%. Also, *Pyrus pyrifolia* leaf litter decomposed by 97.67% and *Tectona grandis* decomposed by 99%, whereas in *Eucalyptus tereticornis* decomposed by 87.70% as was found within 10 months in Punjab, India (Rani et al., 2016). The rate of litter decomposition is largely a determining factor for productivity of the forest ecosystems, as plant nutrients became available for recycling within the system during litter decomposition, which accounts for 69–87% of the total essential elements for the forest plants required every year (Ifo, 2010).

In comparison, *Pongamia pinnata* and *Terminalia arjuna* leaf litters decomposed faster than other species (10 months), while it took *Celtis phillipensis* the longest to decompose (12–13 months). Simultaneously, *Gardenia resinifera* leaf litter lost its mass completely within the period of 11 months. Similarly, *Macaranga peltate* and *Terminalia paniculata* leaves lost their mass completely within the period ranging from 10 to 12 months in the tropical deciduous forest, Kodayar, Western Ghats (Sundarapandian and Swamy, 1999). The time it took for the original biomass of *Artocarpus chaplasha* leaf litter to decompose equals to 10 months (Sarkar et al., 2016). Also, *Vatica lanceaefolia* and *Magnolia hookeri* decomposed in 9 and 7 months in Hollongapar, Assam.

On the other hand, the rate of litter decomposition was faster during the initial period of 2–3 months, followed by a slower decomposition rate and again much faster rate in the wet season. The rate of litter decomposition was high in August to October, which corresponds to the rainy season as compared to the dry and winter season. Furthermore, all study species exhibited a rapid mass loss during the rainy season and a slower one in winter season; because weight loss was the highest in the rainy season, it might be due to physical determinants, particularly soil moisture content, temperature, and evapotranspiration for the decomposer activity (Tripathi et al., 2009; Saha et al., 2016; Sarkar et al., 2016).

**Decomposition coefficient.** The decomposition coefficient is a valuable ecosystem constant that characterizes the decomposition rate as the segment of the

**Table 4.** Dry weight loss of decomposing leaf litter in the study species

<i>Pongamia pinnata</i>					
Seasons	Feb. 2018– Feb. 2019	Litter weight remaining , g	Litter weight loss, %	Cumulative Weight loss, %	Weight loss calculated from original litter weight, %
Summer	Feb 2018	20	0	0	13.6
	Apr	17.28 ± 0.3	13.6	13.6	12.25
Rainy	Jun	14.83 ± 1.0	14.18	25.85	20.05
	Aug	10.82 ± 0.6	27.04	45.9	31.95
	Oct	4.43 ± 0.7	59.06	77.85	22.15
Winter	Dec	1.18 ± 0.5	73.36	94.1	16.25
	Feb 2019	0	100	100	–
<i>Terminalia arjuna</i>					
Summer	Feb 2018	20	0	0	16.4
	Apr	16.72 ± 0.8	16.4	16.4	13.95
Rainy	Jun	13.93 ± 0.4	16.68	30.35	18.8
	Aug	10.17 ± 0.2	26.99	49.15	22.4
	Oct	3.69 ± 0.3	63.72	81.55	32.4
Winter	Dec	0.88 ± 0.4	76.15	95.6	14.05
	Feb 2019	0	100	100	–
<i>Gardenia resinifera</i>					
Summer	Feb 2018	20	0	0	22.5
	Apr	15.5 ± 0.3	22.5	22.5	14.15
Rainy	Jun	12.67 ± 0.2	18.25	36.65	19.35
	Aug	8.80 ± 0.6	30.54	56.0	16.15
	Oct	4.57 ± 0.1	48.07	77.15	21.15
Winter	Dec	1.33 ± 0.2	70.89	93.35	16.2
	Feb 2019	0	100	100	–
<i>Celtis phillipensis</i>					
Summer	Feb 2018	20	0	0	7.55
	Apr	18.49 ± 0.4	7.55	7.55	14.9
Rainy	Jun	15.51 ± 0.2	16.12	22.45	20.2
	Aug	11.47 ± 0.1	26.04	42.65	29.85
	Oct	5.50 ± 0.5	52.05	72.5	11.3
Winter	Dec	3.24 ± 0.2	41.09	83.8	13.2
	Feb 2019	0.60 ± 0.2	81.48	97.0	–

Means ± S.E.,  $n = 5$ .

litter standing crop decompose annually (Jenny et al., 1949; Swift et al., 1979). The decomposition rates (decomposition coefficient) of litter for the four study species are displayed in Table 5. The annual decomposition coefficient ( $k$ ) were the highest in *Pongamia pinnata* (2.52), followed by *Gardenia resinifera* (2.28), *Terminalia arjuna* (2.18), and *Celtis phillipensis* (2.11), respectively. The tree species are recognized to modify the floor litter decomposition through long-term plant-soil interactions (Pascal, 1992; Jaryan et al., 2014). Generally, the rate of decomposition of foliar

litter was higher in PP, which was revealed due to a fairly high annual decomposition coefficient ( $k$ ). Similarly, the decomposition coefficient for the leaf component was typically  $>1.0$  per year while compared to other litter components in all four study species.

According to the results, the time required for half-life loss ( $t_{50}$ ) of leaf litter part was reported to be  $<1.0$  year for decomposition (i.e., 0.57 to 0.61 years), although the twig and mixed components were found to be greater than one year ( $>1.0$ ) for litter loss in all the study spe-

**Table 5.** Decomposition coefficient ( $k$ ) and decomposition rate of litter components in the study species

Species	Litter parts	Decomposition coefficient	Decomposition rate	
		$k = A/L$	for 50% ( $t_{50}$ ) ( $0.693/k$ )	for 95% ( $t_{95}$ ) ( $3/k$ )
<i>Pongamia pinnata</i>	Leaf	1.17	0.59	2.56
	Twig	0.83	0.83	3.61
	Mixed fractions	0.52	1.33	5.77
	Total	2.52	0.27	1.19
<i>Terminalia arjuna</i>	Leaf	1.14	0.61	2.63
	Twig	0.47	1.47	6.38
	Mixed fractions	0.57	1.21	5.26
	Total	2.18	0.32	1.38
<i>Gardenia resinifera</i>	Leaf	1.22	0.57	2.46
	Twig	0.55	1.26	5.45
	Mixed fractions	0.51	1.35	5.88
	Total	2.28	0.30	1.32
<i>Celtis philippensis</i>	Leaf	1.13	0.61	2.65
	Twig	0.65	1.07	4.61
	Mixed fractions	0.33	2.10	9.09
	Total	2.11	0.33	1.42

cies. On the other hand, 95% leaf litter loss ( $t_{95}$ ) was found to be greater than 2 years ( $>2.0$ ). Whatever, twig litter components required over three years ( $>3.0$ ) for decomposition, while mixed fractions of litter required a maximum of 5 to 9 years for 95% decomposition in all four study species.

**Comparative data of decomposition coefficient ( $k$ ) at the global level.** The annual decomposition coefficient ( $k$ ) for all four study species was compared to some other forests at the global level (Table 6). Coefficient value of *Quercus gambelii* indicated (2.50) in tropical forests of America (Gonzalez and Seastedt, 2001) and 2.01 to 2.59 in lowland tropical rain forests of Malaysia (Dent et al., 2006). Likewise, the decay constant of *Casuarina equisetifolia* was 1.83 in Pudukkottai tropical forest (Uma et al., 2014) and 3.29 in a tropical forest of Western Himalaya (Jaryan et al., 2014), which indicates more or less closer values to the present study.

**Initial chemical characteristics of leaf litter.** The initial concentration of chemical substances such as organic carbon, total nitrogen, lignin, cellulose, water soluble compounds, C/N ratio, and lignin/N ratio of leaf litter, are vital for the decay process. Litter decomposition rates vary greatly among the species that decompose in identical environments. These alterations in decomposition are mainly due to differences in litter traits, such as leaf toughness, nitrogen, lignin, C/N ratio, and lignin/nitrogen ratio. Among the various traits, nitrogen and lignin content of plant material are the most significant in regulating the rates of decomposition (Gartner and Cardon, 2004). The

correlation coefficient between a decomposition period and initial nitrogen were found to have a negative correlation ( $r = -0.929$ ). Contrary to this, a relation between the decomposition period and initial lignin content showed a significant strong positive correlation ( $r = 0.954$ ), while the concentration of initial cellulose showed a non-significant strong positive correlation ( $r = 0.897$ ) with the decomposition period (Table 7). A higher nitrogen content promotes decomposition, which has a suppressing effect due to the impedance formed by its presence on lignin degrading enzymes (Sjoberg, 2004). On the other hand, the C/N ratio at the initial month was found to have a non-significant strong positive correlation ( $r = 0.820$ ) with the decomposition period. The C/N ratio of initial leaf litter was observed to be a good predictor of litter decomposition and nutrient release (Sandhu et al., 1990). Likewise, the lignin/N ratio showed a significant strong positive correlation (0.969) between the initial lignin/N ratio and decomposition period. Contrary to this, a negative relation between the initial lignin/N ratio and decay period ( $r = -0.473$ ) was recorded in subtropical forests of China (Yang et al., 2004).

**Nutrient release during the decomposition period.** The values of organic carbon, water soluble compounds, and C/N ratio of leaf litter decreased subsequently during decomposition. On the other hand, the total nitrogen, lignin, cellulose, and lignin/N ratio increased linearly during decomposition after a sharp decline at the initial decomposition period (Table 8). Alexander (1977) reported that the carbon compounds are the readily available energy source for decompos-

**Table 6.** Decomposition coefficient ( $k$ ) of the four study species in comparison with other forests at the Global level (during the period from 1999 to 2016)

Country and locality	Type of formation	Decomposition coefficient ( $k = A/L$ )	Authors
1. America			
Colorado	Tropical and Sub-alpine forest		
	<i>Quercus gambelii</i>	2.50	Gonzalez and Seastedt (2001)
	<i>Cecropias cheberiana</i>	5.00	Gonzalez and Seastedt (2001)
2. China			
	Tropical riparian species and Upland	1.27 1.90	Ruan et al. (2005)
	Sub-tropical monsoon		
	<i>Cunninghamia lanceolata</i>	1.16	Yang et al. (2004)
	<i>Ormosia xylocarpa</i>	4.62	Yang et al. (2004)
	<i>Fokienia hodginsii</i>	3.92	Yang et al. (2004)
	<i>Castanopsis kawakamii</i>	4.46	Yang et al. (2004)
	<i>Michelia macclurei</i>	0.99	Wang et al. (2008)
3. Europe			
Belgium	European forest	0.38	Portillo – Estrada et al. (2016)
4. Malaysia	Lowland tropical rain forest		
	Alluvial forest	2.55	Dent et al. (2006)
	Sandstone ridge forest	2.59	Dent et al. (2006)
	Sandstone valley forest	2.01	Dent et al. (2006)
5. India			
Madurai	Tropical forest	0.40	Sundarapandian and Swamy (1999)
Manipur	Sub-tropical forest		
	<i>Schima wallichii</i>	0.33	Bijayalaxmi Devi and Yadava (2010)
	<i>Quercus serrata</i>	0.46	Bijayalaxmi Devi and Yadava (2010)
	<i>Lithocarpus dealbata</i>	0.54	Bijayalaxmi Devi and Yadava (2010)
Himachal Pradesh	Western Himalaya	3.29	Vikrant jaryan et al. (2014)
Pudukkottai	<i>Casuarina equisetifolia</i>	1.83	Uma et al. (2014)
Assam	Tropical semi evergreen forest		
	<i>Atrocarpus chaplasha</i>	3.23	Sarkar et al. (2016)
	<i>Vatica lanceaefolia</i>	3.28	Sarkar et al. (2016)
	<i>Lagerstroemia speciosa</i>	7.82	Sarkar et al. (2016)
	<i>Magnolia hookeri</i>	5.90	Sarkar et al. (2016)
Tamil Nadu	Tropical moist deciduous forest		
Western Ghats	<i>Pongamia pinnata</i>	2.52	Present study species
Karamadai forest	<i>Terminalia arjuna</i>	2.18	Present study species
	<i>Gardenia resinifera</i>	2.28	Present study species
	<i>Celtis philipensis</i>	2.11	Present study species

**Table 7.** Coefficient of correlation ( $r$ ) between litter decomposition period and litter chemistry at the initial period in four study species

Species	Total decomposition period, months	Initial total nitrogen, %	Initial lignin, %	Initial cellulose, %	C/N	Lignin/N	Correlation coefficient ( $r$ )				
							Decomposition period vs initial total N	Decomposition period vs initial lignin	Decomposition period vs initial cellulose	Decomposition period vs C/N	Decomposition period vs lignin/N
<i>Pongamia pinnata</i> (Species-I)	10	1.93	13.78	7.52	23.33	7.14	-0.929 <sup>ns</sup>	0.954*	0.897 <sup>ns</sup>	0.820 <sup>ns</sup>	0.969*
<i>Terminalia arjuna</i> (Species-II)	10	2.03	14.13	6.14	23.34	6.90					
<i>Gardenia resinifera</i> (Species-III)	11	1.84	18.48	10.76	23.23	10.04					
<i>Celtis phillypensis</i> (Species-IV)	13	1.72	21.18	12.11	23.66	12.31					

\* Correlation was significant at  $p < 0.05\%$  level; ns: non-significant. Source: www.statskingdom.com.

ers. The concentration of nitrogen in the decomposing litter increased in the course of decomposition. Release of nutrients depends not only on litter composition, but also on soil type, microbial communities, and soil properties (Kutsch and Dilly, 1999). The correlation between litter mass loss and chemical composition of the decomposing litter were analyzed by ANOVA ( $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ ) and shown in Table 9.

The nitrogen availability is essential for litter decomposition, as an increased soil N value can cause change in the soil nutrient level and decomposers as well as the quality of decomposing litter (Liu et al., 2017). According to this study, the relation between the total nitrogen concentration and lignin/N ratio of decomposing leaf litter strongly positively correlated ( $r = 0.924$  to  $0.983$  and  $r = 0.942$  to  $0.996$ ) with litter mass loss of all four species. Similarly, the nitrogen concentration of decomposing leaf litter strongly positively correlated ( $r = 0.924$  to  $0.983$ ) with litter mass loss of all four species (Devi and Yadava, 2010). Nitrogen concentration positively correlated ( $r = 0.738$ ) and showed a positive relation with N content in various studies (Devi, 2002; Das and Das, 2010; Jamaludheen and Kumar, 1999; Sarkar et al. (2016). However, the chemical composition of organic carbon, lignin, cellulose, water soluble compounds, and C/N ratio of decomposing leaf litter showed a slightly negative correlation with litter mass loss in all species. The relation between lignin, cellulose, and mass rate of leaf litter from hard woods and other species is strongly negative. It is known that lignin and cellulose can control the decomposition rate through its own resistance to

enzymatic attack and by physically interfering with decay of other chemical fractions of cell walls (Alexander, 1977; Bisht et al., 2014; Sarkar et al., 2016). This study assessed the standard permissible limit and clearly expressed that the highest N concentration and lowest C/N ratio exhibited the highest decay rate among all four species.

Though, the results of ANOVA highlighted that the decomposing leaf litter chemistry was found to exhibit significant differences ( $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ ) in all the study species. In contrast, *Pongamia pinnata* exhibited non-significant total nitrogen values. Also, the chemical composition of organic carbon, total nitrogen, WSC, and C/N ratio were non-significant in *Terminalia arjuna*.

#### Coefficient of correlation between litter mass loss (%) and abiotic variables

To analyze the effect certain environmental factors have on litter mass loss in the four study species, abiotic variables such as temperature, rainfall, rainy days, relative humidity, and soil moisture were linked to litter mass loss percent and compared with the results of ANOVA ( $p < 0.05$ ) in terms of statistics (Table 10). The moisture and temperature are considered vital variables that determine the decomposition rate (Meentemeyer, 1984). The relation between the litter mass loss and rainfall was significant, displaying a highly positive correlation in all the study species ( $r = 0.998$  to  $0.999$ ). Such factors as relative humidity ( $r = 0.711$  to  $0.785$ ) and soil moisture ( $r = 0.382$  to  $0.839$ ) showed a non-

**Table 8.** Concentration (%) of organic carbon, total nitrogen, lignin, water-soluble compounds and C/ N ratio in the decomposing leaf litter of different species during a different season

Seasons	Mar. 2018– Feb. 2019	Chemical composition (%)						
		Organic carbon	Total nitrogen	Lignin	Cellulose	WSC	C/N	L/N
<i>Pongamia pinnata</i> (Species-I)								
Summer	Apr	40.81 ± 0.65	1.68 ± 0.02	14.55 ± 0.57	8.77 ± 0.35	5.52 ± 0.15	24.29	8.66
Rainy	Jun	37.58 ± 0.34	1.75 ± 0.04	15.20 ± 0.35	10.07 ± 0.19	5.79 ± 0.33	21.47	8.69
	Aug	35.84 ± 0.82	1.86 ± 0.06	15.86 ± 0.66	13.24 ± 0.22	4.66 ± 0.28	19.27	8.53
	Oct	34.22 ± 0.26	1.89 ± 0.03	16.32 ± 0.40	13.15 ± 0.45	3.73 ± 0.29	18.11	8.63
Winter	Dec	32.63 ± 0.66	1.90 ± 0.02	18.65 ± 0.82	15.95 ± 0.38	3.40 ± 0.12	17.17	9.82
	Feb 2019	–	–	–	–	–	–	–
<i>Terminalia arjuna</i> (Species-II)								
Summer	Apr	43.87 ± 0.88	1.72 ± 0.02	14.78 ± 0.34	6.65 ± 1.43	5.66 ± 0.12	25.51	8.59
Rainy	Jun	38.83 ± 0.72	1.81 ± 0.04	16.47 ± 0.63	8.22 ± 0.56	4.95 ± 0.31	21.45	9.10
	Aug	38.17 ± 0.76	1.93 ± 0.01	17.22 ± 0.55	11.61 ± 1.15	4.23 ± 0.17	19.78	8.92
	Oct	36.99 ± 0.63	1.96 ± 0.02	17.81 ± 0.26	13.04 ± 0.78	4.50 ± 0.43	18.87	9.09
Winter	Dec	36.14 ± 1.08	1.96 ± 0.03	20.24 ± 0.41	14.10 ± 0.26	4.58 ± 0.18	18.44	10.33
	Feb 2019	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gardenia resinifera</i> (Species-III)								
Summer	Apr	38.76 ± 0.75	1.65 ± 0.02	18.93 ± 0.26	11.37 ± 0.35	4.81 ± 0.04	23.49	11.47
Rainy	Jun	36.61 ± 0.23	1.77 ± 0.05	19.65 ± 0.38	14.23 ± 0.80	4.68 ± 0.28	20.68	11.10
	Aug	35.90 ± 0.46	1.80 ± 0.03	20.38 ± 1.10	16.89 ± 0.21	4.23 ± 0.15	19.94	11.32
	Oct	33.37 ± 0.42	1.85 ± 0.01	21.62 ± 0.65	17.34 ± 0.45	4.01 ± 0.20	18.04	11.69
Winter	Dec	32.03 ± 0.87	1.89 ± 0.02	24.07 ± 0.93	19.08 ± 0.39	3.93 ± 0.33	16.95	12.74
	Feb 2019	–	–	–	–	–	–	–
<i>Celtis phillipensis</i> (Species-IV)								
Summer	Apr	36.41 ± 0.42	1.69 ± 0.01	23.26 ± 0.42	15.93 ± 0.35	6.49 ± 0.33	21.54	13.76
Rainy	Jun	34.88 ± 0.26	1.71 ± 0.03	24.37 ± 0.30	18.35 ± 0.26	6.14 ± 0.76	20.40	14.25
	Aug	34.53 ± 0.27	1.73 ± 0.05	24.69 ± 0.83	20.67 ± 0.45	5.55 ± 0.30	19.96	14.27
	Oct	32.69 ± 0.11	1.75 ± 0.05	25.10 ± 0.18	20.95 ± 0.80	5.27 ± 0.09	18.68	14.34
Winter	Dec	30.15 ± 0.65	1.78 ± 0.04	26.48 ± 0.37	21.63 ± 0.77	4.89 ± 0.13	16.94	14.88
	Feb 2019	29.34 ± 0.52	1.80 ± 0.02	30.54 ± 0.48	23.80 ± 0.84	4.83 ± 0.08	16.30	16.97

Means ± S.E.,  $n = 5$ .**Table 9.** Coefficient of correlation ( $r$ ) between litter mass loss (%) and leaf litter chemistry at decomposing period in four study species

Species	Chemical composition, %						
	Organic carbon	Total nitrogen	Lignin	Cellulose	WSC	C/N	L/N
<i>Pongamia pinnata</i>	–0.974*	0.945 <sup>ns</sup>	–0.926**	–0.939*	–0.960*	–0.963**	0.990**
<i>Terminalia arjuna</i>	–0.878 <sup>ns</sup>	0.924 <sup>ns</sup>	–0.939*	–0.968*	–0.716 <sup>ns</sup>	–0.899 <sup>ns</sup>	0.996**
<i>Gardenia resinifera</i>	–0.988**	0.950*	–0.960**	–0.958**	–0.976**	–0.973**	0.954**
<i>Celtis phillipensis</i>	–0.968**	0.983**	–0.843*	–0.948*	–0.984**	–0.976**	0.942**

Source: www.statskingdom.com.

\* Correlation was significant at the level of  $p < 0.05\%$ ;\*\* Correlation was significant at  $p < 0.01\%$  level; <sup>ns</sup>: non-significant.

**Table 10.** Coefficient of correlation (r) between litter mass loss (%) and abiotic variables in the four study species

Abiotic variables	<i>Pongamia pinnata</i>	<i>Terminalia arjuna</i>	<i>Gardenia resinifera</i>	<i>Celtis phillipensis</i>
Percent weight loss vs Temperature	-0.990 <sup>ns</sup>	-0.983 <sup>ns</sup>	-0.969 <sup>ns</sup>	-0.975 <sup>ns</sup>
Percent weight loss vs Rainfall	0.998*	0.999*	0.998*	0.999*
Percent weight loss vs Rainy days	-0.576 <sup>ns</sup>	-0.538 <sup>ns</sup>	-0.481 <sup>ns</sup>	-0.503 <sup>ns</sup>
Percent weight loss vs Relative humidity	0.711 <sup>ns</sup>	0.742 <sup>ns</sup>	0.785 <sup>ns</sup>	0.769 <sup>ns</sup>
Percent weight loss vs Soil moisture	0.439 <sup>ns</sup>	0.382 <sup>ns</sup>	0.736 <sup>ns</sup>	0.839 <sup>ns</sup>

Source: www.statskingdom.com.

\* Correlation was significant at the level of  $p < 0.05\%$ ; ns: non-significant.

significant highly positive correlation to the mass loss in all the species. Likewise, a correlation of soil moisture with residual litter weight is positive (Barbhuiya et al., 2008; Sarkar et al., 2016), which is similar to the present study. Other factors like temperature and rainy days have a non-significant negative correlation with the mass litter loss in all the study species.

### CONCLUSION

This study helps to determine an annual litter accumulation associated with C and N in each species, which is fundamental in getting an understanding of C and N soil cycles and how they enhance litter decay. N, P, and K are necessary for litter decomposition, as increased litter nitrogen can cause change in the nutrient level of soil and decomposers as well as the quality of decomposing litter. Decomposition constant and nutrient release pattern are species-specific and correlate with quality, including chemical litter composition as well as seasonal and environmental factors of tropical forests in India. This forest type could play a significant role in mitigation in the context of global change. In today's situation of climate change, being able to recognize the forest litter and decomposition due to anthropogenic disturbances on nutrients cycle is an absolute necessity.

### REFERENCES

- Alexander M. Introduction to Soil Microbiology. 2nd edn. John Wiley and Sons, N.Y., USA. 1977.
- Averti I.S., Urielle M.M., Jodrhay M., Parfait MM, Naiving M, Nzingoula S, Stoffenne. Litterfall, Standing Litter and Leaves Decomposition within Urban Tropical Forest of Zoological Park of Brazzaville, Republic of the Congo // Research J. Botany. 2018. V. 13(1). P. 1–10.
- Barbhuiya A.R., Arunachalam A., Nath P.C., Khan M.L., Arunachalam K. Leaf litter decomposition of dominant tree species of Namdapha National Park, Arunachal Pradesh, northeast India // J. Forest Research. 2008. V. 13(1). P. 25–34.
- Bijayalaxmi D.N., Yadava P.S. Influence of climate and litter quality on litter decomposition and nutrient release in sub-tropical forest of Northeast India // J. Forestry Research. 2010. V. 21(2). P. 143–150.
- Bisht V.K., Nautiyal B.P., Kuniyal C.P., Prasad P., Sundriyal R.C. Litter Production, Decomposition and Nutrient Release in Subalpine Forest Communities of the Northwest Himalaya // J. Ecosystems. 2014. P. 1–13.
- Black C.A. Methods of Soil Analysis, Part. I, Am. Soc. Agron., Madison, Wisconsin, USA. 1965.
- Chapman S.K., Koch G.W. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? // Plant and Soil. 2007. V. 299. P. 153–1262.
- Chaubey O.P., Prasad R., Mishra G.P. 1988. Litter production and nutrient return in teak plantations and adjoining natural forests in Madhya Pradesh // J. Tropical Forestry. 1988. V. 4. P. 242–255.
- Chave J., Navarrete D., Almeida S., Alvarez E., Arag L., Bonal D., Chatelet P., Silva-Espejo J.E., Goret J.Y., Hildebrand P., Jimenez E., Patino S., Penuela M.C., Philips O.L., Stevenson P., Malhi Y. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America // Biogeosciences. 2010. V. 7. P. 43–55.
- Clark D.A., Brown S., Kicklighter D.W., Chambers J.Q., Thomlinson J.R. Measuring net production in forests: concepts and field methods // Ecological Applications. 2001. V. 11. P. 356–370.
- Cortina J., Vallejo R. Effects of clearfelling on forest floor accumulation and litter decomposition in a radiata pine plantation // Forest Ecology and Management. 1994. V. 70. P. 299–310.
- Das A.K., Ramakrishnan P.S. Litter dynamics in Khasi pine of northeast India // Forest Ecology and Management. 1985. V. 10. P. 135–153.
- Das T., Das A.K. Litter production and decomposition in the forested areas of traditional homegardens: a case study from Barak Valley, Assam, northeast India // Agroforestry Systems. 2010. V. 79(2). P. 157–170.
- Dent D., Bagchi R., Robinson D., Majalap N., Burslem D. Nutrient fluxes via litter fall and leaf litter decomposition vary across a gradient of soil nutrient supply in a lowland tropical rain forest // Plant Soil. 2006. V. 288. P. 197–215.
- Devi A.S. Litter Decomposition and Nutrient Mineralisation in Dry Tropical Deciduous Forest of Manipur. Ph. D. Thesis. Manipur University, Imphal. 2002.
- Devi N.B., Yadava P.S. Influence of climate and litter quality on litter decomposition and nutrient release in sub-tropical forest of Northeast India // J. Forestry Research. 2010. V. 21(2). P. 143–150.
- Do Q.D., Angkawijaya A.E., Tran-Nguyen P.L., Huynh L.H., Soetaredjo F.E., Ismadji S., Ju Y.H. Effect of extraction solvent on total phenol content, total flavonoid content, and

- antioxidant activity of *Limnophila aromatica* // J. Food and Drug Analysis. 2014. V. 22(3). P. 296–302.
- Facelli J.M., Pickett S.T.A. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure // The Botanical Review. 1991. V. 57. P. 1–32.
- Feng C., Wang Z., Ma Y., Fu S., Chen H.Y. Increased litterfall contributes to carbon and nitrogen accumulation following cessation of anthropogenic disturbances in degraded forests // Forest Ecology and Management. 2019. V. 432. P. 832–839.
- Gartner T.B., Cardon Z.G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter a review // Oikos. 2004. V. 104. P. 230.
- Gei M.G., Powers J.S. Nutrient cycling in tropical dry forests in tropical dry forests in the Americas // Ecology, Conservation, and Management. Eds G.A. Sanchez-Azofeifa, J.S. Powers, G.W. Fernandes, M. Quesada. Boca Raton, FL: CRC Press), 2014. P. 141–155.
- Giebelmann U.C., Martins K.G., Brandle M., Schadler M., Marques R., Brandl R. Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic rainforest of Brazil // Applied Soil Ecology. 2013. V. 8. P. 1–6.
- Giweta M. Role of litter production and its decomposition and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review // J. Ecology and Environment. 2020. V. 44(11). P. 1–9.
- Goering H.D., Van Soest P.J. Forage Fibre Analysis. US Dept. of Agriculture, Agricultural Research Service, Washington DC. 1975.
- Goma-Tchimbakala J., Ndoundou-Hockemba M., Kokolo A., Mboussou-Kimbangou A.N.S. Variations in litter production and nutrient supply in plantations of limba (*Terminalia superba*) in Congo // Tropiculture. 2005. V. 23. P. 53–59.
- Gonzalez G., Ley R.E., Schmidt S.K., Zou X., Seastedt T.R. Soil ecological interactions: comparison between tropical and subalpine forests // Oecologia. 2001. V. 128. P. 549–556.
- Gonzalez I., Sixto H., Soalleiro R.R., Oliveira N., Robinia L. Nutrient Contribution of Litterfall in a Short Rotation Plantation of Pure or Mixed Plots of *Populus alba* L. and *Robinia pseudoacacia* L. // Forests. 2020. V. 11(11). P. 1–19.
- Gosz J.R., Likens G.E., Bormann F.H. Organic matter and nutrient dynamics of the forests and forest floor in the Hubbard Brook Forest // Oecologia (Berlin). 1976. V. 22. P. 305–320.
- Hossain M.Z., Okubo A., Sugiyama S. Effects of grassland species on decomposition of litter and soil microbial communities // Ecological Research. 2010. V. 25. P. 255–261.
- Hou D., Guo K., He W., Liu C., Qiao X. Litter accumulation alters the abiotic environment and drives community successional changes in two fenced grasslands in Inner Mongolia // Ecology and Evolution. 2019. V. 9. P. 9214–9224.
- Hyvarinen A. Deposition on forest soil: effects of tree canopy on throughfall // Acidification in Finland. Eds. E. Karuppi, P. Anttila, K. Kentamies. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 1990. P. 199–213.
- Ifo S.A. Carbon contributions on the ground and stocks in two forest types (forest gallery and secondary forest) of the Bateke Plateaux. Brazzaville: Faculty of Science, University of Marien Ngouabi. 2010.
- Jackson M.L. Soil Chemical Analysis. Prentice Hall of India Private Ltd., New Delhi. 1958.
- Jamaludheen V., Kumar B.M. Litter of multipurpose trees in Kerala, India: variations in the amount, quality, decay rates and release of nutrients // Forest of Ecology and Management. 1999. V. 115(1). P. 1–11.
- Jaryan V., Uniyal S.K., Gupta R.C., Singh R.D. Litter fall and its decomposition in *Sapium sebiferum*: an invasive tree species in Western Himalaya // International J. Ecology. 2014. P. 1–7.
- Jenny H., Gessel S.P., Bingham F.T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions // Soil Science. 1949. V. 68. P. 419–432.
- Jensen K., Gutekunst K. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status // Basic and Applied Ecology. 2003. V. 4. P. 579–587.
- Kavvadias V.A., Alifragis D., Tsiontsis A. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece // Forest Ecology and Management. 2001. V. 144. P. 113–127.
- Kumar B.M., Deepu J.K. Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Western Ghats in Penninsular India // Forest Ecology and Management. 1992. V. 50(3). P. 181–201.
- Kurz C., Couteaux M.M., Thiery J.M. Residence time and decomposition rate of *Pinus pinaster* needles in a forest floor from direct field measurements under a Mediterranean climate // Soil Biology and Biochemistry. 2000. V. 3. P. 1197–1206.
- Kutsch W.L., Dilly O. Ecophysiology of plant and microbial interactions in terrestrial ecosystems // Beyschlag, W., Steinlein, T. (eds.) Okophysologie Pflanzlicher Interaktionen. Bielefelder Okologische Beiträge. 1999. B. 14. S. 74–84.
- Lawrence D. Regional-scale variation in litter production and seasonality in the tropical dry forests of southern Mexico // Biotropica. 2005. V. 37. P. 561–570.
- Liu J., Wu J., Su H., Gao Z., Wu Z. Effects of grazing exclusion in XilinGol grassland differ between regions // Ecological Engineering. 2017. V. 99. P. 271–281.
- Liu L. Patterns of litterfall and nutrient return at different altitudes in evergreen hardwood forests of Central Taiwan // Annals Forest Science. 2012. V. 69(8). P. 877–886.
- Meentemeyer V. The geography of organic decomposition rates // Annals of the Association of American Geographers. 1984. V. 74(4). P. 551–560.
- Moretto A.S., Distel R.B., Didone N.G. Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland // Applied Soil Ecology. 2001. V. 18(1). P. 31–37.
- Mudrick D.A., Hoosein M., Hicks R.R., Townsend E.C. Decomposition of leaf litter in an Appalachian forest: effects of leaf species, aspect, slope position and time // Forest Ecology and Management. 1994. V. 68. P. 231–250.
- Naeth M.A., Bailey A.W., Chanasyk D.S., Pluth D.J. Water holding capacity of litter and soil organic matter in mixed prairie and fescue grassland ecosystems of Alberta // J. Range Management. 1991. V. 44. P. 13–17.
- Olsen S.R., Cole C.V., Watanable F.S., Dean L.A. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate // U.S. Department of Agriculture. 1954. V. 939. P. 1–19.

- Olson J.S.* Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // *Ecology*. 1963. V. 44. P. 322–331.
- Pandey U., Singh J.S.* A quantitative study of the forest floor, litterfall and nutrient return in an oak-conifer forest in Himalaya. I. Composition and dynamics of forest floor // *Acta Oecologia (Oecologia Generalis)*. 1981. V. 2. P. 83–99.
- Pascal J.P.* Evergreen forests of the Western Ghats: Structural and functional trends. // K.P. Singh and J.S. Singh (eds.). *Tropical Ecosystems: Ecology and Management*. New Delhi: Wiley Eastern Ltd., 1992. P. 385–408.
- Patricio M.S., Nunes L.F., Pereira E.L.* Litterfall and litter decomposition in chestnut high forest stands in northern Portugal // *Forest Systems*. 2012. V. 21(2). P. 259–271.
- Piper G.S.* *Soil and Plant Analysis*. The University of Adelaide, Australia. 1950.
- Portillo-Estrada M., Pihlatie M., Korhonen J.F.J., Levula J., Frumau A., Ibrom A., Lembrechts J.J., Morillas L., Horváth L., Jones S., Niinemets Ü.* Climatic controls on leaf litter decomposition across European forests and grasslands revealed by reciprocal litter transplantation experiments // *Biogeosciences*. 2016. V. 13. P. 1621–1633.
- Qiulu X.Z., Xie S.C., Liu W.Y.* Studies on the forest ecosystem in Allao Mountains, Yunnan, China. Kuming: Science and Technology Press. 1998.
- Quideau S.A., Graham R.C., Oh S.W., Hendrix P.F., Wasyliszen R.E.* Leaf litter decomposition in a chaparral ecosystem, southern California // *Soil Biology and Biochemistry*. 2005. V. 37(11). P. 1988–1998.
- Rani S., Benbi D.K., Rajasekaran A., Chauhan S.K.* Litterfall, decomposition and nutrient release patterns of different tree species in TaranTaran district of Punjab, India // *J. Applied and Natural Science*. 2016. V. 8(3). P. 1260–1266.
- Regina I.S.* Litterfall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forests of the Duero basin, Spain // *Forestry*. 2001. V. 74. P. 347–358.
- Ruan H., Li Y., Zou X.* Soil communities and plant litter decomposition as influenced by forest debris: Variation across tropical riparian and upland sites // *Pedobiologia*. 2005. V. 49(6). P. 529–538.
- Saha S., Rajwar G.S., Kumar M., Uupadhaya K.* Litter production, decomposition and nutrient release of woody tree species in Dhanaulti region of temperate forest in Garhwal Himalaya // *Eurasian J. Forest Science*. 2016. V. 4(1). P. 17–30.
- Sarkar M., Devi A., Nath M.* Foliar litter decomposition of four Hollongapar Gibbon Wildlife Sanctuary, Assam, North East India // *Current Science*. 2016. V. 111(4). P. 747–753.
- Sandhu J., Sinha M., Ambasht R.S.* Nitrogen release from decomposing litters of *Leucaena leucocephala* in the dry tropics // *Soil Biology and Biochemistry*. 1990. V. 22. P. 859–863.
- Sjoberg L.* Principles of risk perception applied to gene technology // *Science and Society*. 2004. V. 5(1). P. 47–51.
- Snell F.D., Snell C.T.* *Colorimetric Methods and Analysis*. V. 116, 3rd edn. New Delhi: Van North and Co. Inc., 1949.
- Spain A.V.* Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rain forests // *J. Ecology*. 1984. V. 72. P. 947–961.
- Sundarapandian S.M., Swamy P.S.* Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India // *Forest Ecology and Management*. 1999. V. 123(2). P. 231–244.
- Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1979.
- Tripathi O.P., Pandey H.N., Tripathi R.S.* Litter production, decomposition and physico-chemical properties of soil in 3 developed agroforestry systems of Meghalaya, Northeast India // *African J. Plant Science*. 2009. V. 3(8). P. 160–170.
- Uma M., Rajendran K.* Growth, litterfall and litter decomposition of *Casuarina equisetifolia* in a semiarid zone // *J Tropical Forest Science*. 2014. V. 26(1). P. 125–133.
- Updegraff D.M.* Semimicro determination of cellulose in biological materials // *Analytical Biochemistry*. 1969. V. 32. P. 420–424.
- Vogt K.A., Grier C.C., Vogt D.J.* Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests // *Advances in Ecological Research*. 1986. V. 15. P. 303–377.
- Wang X., Xu Z., Lu X., Wang R., Cai J., Yang S., Jiang Y.* Responses of litter decomposition and nutrient release rate to water and nitrogen addition differed among three plant species dominated in a semi-arid grassland // *Plant and Soil*. 2017. V. 418. P. 241–253.
- Wang Q., Wang S., Huang Y.* Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in Southern China // *Forest Ecology and Management*. 2008. V. 255. P. 1210–1218.
- Yang W.Q., Wang K.Y., Kellomaki S., Xiao L.* Wet canopy evaporation rate of three stands in Western Sichuan, China // *J. Mountain Science*. 2004. V. 1. P. 166–174.
- Zeng Q.C., An S.S., Liu Y.* Soil bacterial community response to vegetation succession after fencing in the grassland of China // *Science of the Total Environment*. 2017. V. 609. P. 2–10.
- Zhang H., Yuan W., Liu S.* Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide // *Ecological Complexity*. 2014. V. 20. P. 240–270.

УДК 630\*114.351:631.41:631.46

## РАЗЛОЖЕНИЕ ОПАДА БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ НА ФОНЕ ВЫЩЕЛАЧИВАНИЯ И ЗАСОЛЕНИЯ В ЛАБОРАТОРНОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ<sup>1</sup>

© 2022 г. Т. В. Нечаева<sup>а, \*</sup>, Н. В. Смирнова<sup>а</sup>, С. А. Худяев<sup>а</sup>, И. И. Любечанский<sup>б</sup><sup>а</sup>Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, пр-т Академика Лаврентьева, д. 8/2, Новосибирск, 630090 Россия<sup>б</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091 Россия

\*E-mail: nechaeva@issa-siberia.ru

Поступила в редакцию 15.11.2021 г.

После доработки 25.04.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Среди лесных формаций лесостепной зоны Западной Сибири березняки имеют широкое распространение, и листья березы относятся к интенсивно разлагаемой активной фракции опада, что удобно для постановки краткосрочных лабораторных экспериментов с имитацией различных природных и антропогенных воздействий на окружающую среду. Цель работы – провести сравнительную оценку скорости разложения опада березы с учетом изменения его элементного химического состава на фоне выщелачивания и засоления. Свежеопавшие листья березы повислой (*Betula pendula*, далее – опад) собраны в октябре 2016 г. из лесополосы в 40 км восточнее г. Новосибирска и высушены. Эксперимент проведен в условиях инкубирования в термостате при 24°C в течение 105 сут. К 2 г воздушно-сухого опада, помещенного в емкости на 100 мл, приливали по 50 мл воды (H<sub>2</sub>O<sub>лист</sub>) либо 0.3–1%-ных растворов солей натрия (NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) или железа (FeCl<sub>3</sub>, Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>). После 24-часового замачивания опада в воде и растворах солей (варианты на фоне выщелачивания и засоления) жидкости сливали и анализировали на содержание ряда химических элементов (ХЭ), а опад подсушивали. В эксперимент также включили вариант без замачивания опада (Контроль). В одну часть емкостей трех вариантов (Контроль, на фоне выщелачивания и засоления) добавили по 5 мл H<sub>2</sub>O<sub>лист</sub>, в другую – по 5 мл почвенной водной суспензии (ПВС). Затем все 150 емкостей с опадом перед инкубированием взвесили. Скорость разложения опада оценивали абсорбционным методом по эмиссии CO<sub>2</sub> в динамике за каждый отбор и в сумме за весь период инкубации (кумулятивные потери углерода). В конце эксперимента опад просушили, взвесили и проанализировали на содержание ряда ХЭ. Наибольшую скорость разложения опада установили в варианте Контроль, особенно в первый месяц эксперимента. Замачивание листьев березы в воде привело к изменению элементного химического состава с потерями макро- (K, Na, Ca, Mg) и микроэлементов (Zn, Cu, Ni) и снижению скорости разложения опада (в среднем в 1.7 раза). Засоление, с одной стороны, привело к насыщению листьев Na или Fe (в зависимости от соли), с другой – к более интенсивному выщелачиванию ряда других ХЭ (особенно K, Ca, Mg), чем замачивание опада в воде. В этих условиях отмечена тенденция к дальнейшему снижению скорости разложения опада. Ингибирующее влияние на эмиссию CO<sub>2</sub> оказали соли железа в самом начале эксперимента, особенно при 1%-ной концентрации. И только в вариантах с солями железа скорость разложения опада с учетом добавления к листьям березы ПВС была выше, чем с водой.

*Ключевые слова:* листья березы, растительные остатки, элементный химический состав, скорость разложения опада, кумулятивные потери углерода, насыщение солями, почвенная водная суспензия.

DOI: 10.31857/S0024114822050035

Растительный опад, представляя собой сложно структурированную совокупность органического вещества и зольных элементов, является

одним из важнейших блоков биогеохимических циклов наземных экосистем, определяющих эмиссию углекислого газа (CO<sub>2</sub>), формирование подстилки и поступление биогенных элементов в почву (Базилевич, Титлянова, 2008; Berg, McLaugherty, 2014). Среди множества факторов, управляющих разложением растительных остатков, можно выделить следующие: условия среды (климат, почву, местоположение в рельефе), структуру

<sup>1</sup> Статья подготовлена по государственному заданию ИПА СО РАН при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (№ проекта 121031700309-1), большая часть химико-аналитических исследований проведены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 17-04-01369 А.

и химический состав (качество) опада и зоомикробный комплекс почвенных деструкторов (Почикалов, Карелин, 2014; Менько и др., 2018; Zhang et al., 2008; Berg, 2014; Bani et al., 2018). Важным показателем, отражающим процесс преобразования растительных остатков в подстилку и органическое вещество почвы, является скорость разложения опада (Карпачевский, 1981).

Высвобождение части органического вещества и зольных элементов с дальнейшим их выщелачиванием из разлагающихся растительных остатков дождевыми и талыми водами играет большую роль в изменении химизма и пригодности опада для заселения различными группами микроорганизмов и грибов (Чернова, 1977; Буянтуева и др., 2010). В связи с этим изменение элементного химического состава растительных остатков на фоне выщелачивания будет оказывать влияние на скорость разложения опада. Представляет интерес также изучение влияния засоления на жизнедеятельность зоомикробного комплекса почвенных деструкторов и скорость разложения опада, так как геоморфологические и климатические условия лесостепной зоны Западной Сибири, откуда был взят материал для исследования, обуславливают широкое распространение засоленных и солонцовых почв. Сокращение в последние годы пашни и увеличение площади колючко-западных лесов способствуют ухудшению гидрологического режима данной территории, подъему уровня минерализованных грунтовых вод и развитию процессов вторичного засоления и осолонцевания почв вследствие их переувлажнения (Elizarov et al., 2020). Изучение структуры микробоценоза в почвах разной степени засоления показало, что засоленность не влияет на общий уровень разнообразия микробных популяций (Andronov et al., 2012). В то же время высокие концентрации солей и контрастный режим увлажнения засоленных почв создают специфические условия для жизнедеятельности биоты. Поэтому для выявления воздействия выщелачивания и засоления растительных остатков на состав и активность почвенных деструкторов, скорость разложения опада требуется проведение соответствующих экспериментов в лабораторных и полевых условиях.

Выбор нами минеральных солей натрия и железа для засоления растительных остатков связан с незначительным количеством данных по влиянию недостатка или избытка этих элементов в почвах и растениях на зоомикробный комплекс деструкторов и скорость разложения опада. Например, экспериментально доказано, что недостаток Na в тропических лесах Амазонки замедляет углеродный цикл, а дополнительное внесение NaCl увеличивает скорость разложения опада, а также численность почвенных деструкторов и потребляющих их хищников (Kaspari et al., 2009). Невысо-

кие концентрации ионов потенциально токсичных легкорастворимых солей (до 1 ммоль-экв  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  или  $\text{SO}_4^{2-}$  на 100 г почвы) влияют положительно на “здоровье” микробного сообщества, однако высокие концентрации солей (40–400 ммоль-экв/100 г), характерные для солончаков, сводят на нет микробную активность (Котенко, Зубкова, 2008). Низкая доступность почвенного железа для корней растений наблюдается в засушливых и полузасушливых регионах, характеризующихся щелочной реакцией среды и высокими концентрациями бикарбонатов, которые снижают растворимость Fe и уменьшают его поглощение растениями, что может препятствовать выращиванию ряда культур на щелочных почвах (Zuo, Zhang, 2011).

Леса России представлены шестью основными древесными породами (лиственница, ель, сосна, береза, осина, дуб), и это малое разнообразие поддерживает устойчивое развитие биосферы в тысячелетней шкале времени (Пулы и потоки ..., 2007). Среди лесных формаций лесостепной зоны Западной Сибири березняки имеют широкое распространение, занимая 62% земель лесного фонда (Штоль, 2016). Листья березы относятся к интенсивно разлагаемой активной фракции опада (Буянтуева и др., 2010; Бобкова, Осипов, 2012), что удобно для постановки краткосрочных лабораторных экспериментов. Поэтому в качестве объекта исследования были выбраны свежеепавшие листья березы.

Цель работы – провести сравнительную оценку скорости разложения опада березы с учетом изменения его элементного химического состава на фоне выщелачивания и засоления в лабораторном инкубационном эксперименте. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1) сравнить скорость разложения опада березы в вариантах Контроль, на фоне выщелачивания и засоления по эмиссии  $\text{CO}_2$  с пересчетом на углерод (C– $\text{CO}_2$ ) как в динамике по каждому отбору, так и в сумме за весь период инкубации (кумулятивные потери углерода);

2) выявить из рассмотренных в эксперименте 0.3–1%-ных растворов солей натрия ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) и железа ( $\text{FeCl}_3$ ,  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ ) соединения, оказывающие ингибирующее влияние на скорость разложения растительных остатков;

3) сопоставить скорость разложения опада березы во всех вариантах эксперимента (Контроль, на фоне выщелачивания и засоления) с учетом добавления к растительным остаткам воды и почвенной водной суспензии.

Часть результатов по данному эксперименту были опубликованы нами ранее (Смирнова и др., 2017; Нечаева и др., 2020), где более подробно

представлено изменение элементного химического состава опада березы, массы и зольности растительных остатков на фоне выщелачивания и засоления.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Свежеопавшие листья березы повислой (*Betula pendula*, далее – опад, растительные остатки) собраны нами в октябре 2016 года из лесополосы с преобладанием березняка в 40 км восточнее г. Новосибирска (лесостепная зона Приобского плато). До начала эксперимента опад был высушен до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре (23–25°C).

Для проведения эксперимента к 2 г воздушно-сухого опада березы (цельные листья без измельчения), помещенного в пластиковые емкости на 100 мл, приливали по 50 мл дистиллированной воды ( $H_2O_{\text{дист}}$ ) либо такой же объем растворов солей натрия или железа с концентрацией 0.3, 0.5, 0.7 и 1%. Использовали четыре вида соли: хлорид натрия ( $NaCl$ , х. ч.), сульфат натрия ( $Na_2SO_4$ , х. ч.), хлорид железа (III) ( $FeCl_3$ , ч.), сульфат железа (III) ( $Fe_2(SO_4)_3$ , ч. д. а.). Выбор концентрации растворов солей проведен исходя из следующей градации по степени засоления почв: 0.3% – слабая (в пределах 0.2–0.4); 0.5% – средняя (0.4–0.6); 0.7% – сильная (0.6–0.8); 1% – солончак (Классификация ..., 1977). Для каждой соли был свой вариант с замачиванием опада в воде, обозначенный концентрацией “0 ( $H_2O_{\text{дист}}$ )” (табл. 1).

Емкости с опадом выдерживали 24 ч в воде или 0.3–1%-ных растворах солей (варианты на фоне выщелачивания и засоления), после чего жидкости отдельно сливали, фильтровали и определяли в них содержание ряда химических элементов (ХЭ). Емкости с опадом переворачивали вверх дном на фильтровальную бумагу для подсушивания при комнатной температуре в течение суток. Затем в одну часть емкостей с опадом (в 5 повторностей из 7) добавили по 5 мл почвенной водной суспензии (ПВС) с целью “оживления” микробоценоза, в другую часть (в 2 повторности из 7) – по 5 мл  $H_2O_{\text{дист}}$ . Для получения ПВС был взят верхний слой (0–20 см) выщелоченного чернозема и приготовлена суспензия при соотношении почва : вода, равном 1 : 2.5. В эксперимент включили еще вариант без замачивания листьев березы в чем-либо (Контроль), где также к опадку добавили по 5 мл ПВС либо  $H_2O_{\text{дист}}$  (по 5 повторностей). Итого было задействовано 150 емкостей с тремя вариантами подготовки опада березы (Контроль, на фоне выщелачивания и засоления). Для учета потерь массы за время эксперимента все емкости с опадом после добавления к растительным остаткам воды и ПВС взвесили с точностью до 0.01 г.

Для определения скорости разложения опада во все емкости на 100 мл помещали более мелкие емкости на 25 мл, содержащие по 10 мл 0.5 н.  $NaOH$  для абсорбции  $CO_2$ , герметично закрывали и инкубировали в термостате при 24°C. Избыток 0.5 н.  $NaOH$  титровали 0.1 н.  $H_2SO_4$  в присутствии фенолфталеина до перехода малиновой окраски в бесцветную (Шарков, 1985). Таким образом, по измерению содержания углекислого газа, выделяемого в процессе жизнедеятельности микроорганизмов-деструкторов и фиксируемого абсорбционным методом (эмиссия  $CO_2$ ), оценивали скорость разложения опада березы. После каждого измерения эмиссии  $CO_2$  в течение эксперимента емкости с опадом оставляли на несколько минут открытыми для проветривания. Скорость разложения опада представили в расчете на воздушно-сухое вещество с пересчетом на углерод ( $C-CO_2$ , с учетом коэффициента 0.273) как в динамике по каждому отбору (рис. 1–4), так и в сумме за весь период инкубации (105 сут) – кумулятивные потери углерода (см. табл. 1)

Продолжительность эксперимента с инкубированием опада при температуре 24°C составила 105 сут (с 24 мая по 6 сентября 2017 г.). За это время провели 11 отборов по измерению эмиссии  $CO_2$  зафиксированных на 5, 11, 18, 25, 31, 48, 55, 69, 76, 88 и 105 сут. В середине эксперимента (на 48 сут инкубирования) были получены низкие значения по эмиссии  $CO_2$ , вероятно, из-за снижения микробной активности в результате подсушивания опада. Поэтому перед 7 отбором (на 55 сут инкубирования) все емкости с опадом увлажнили  $H_2O_{\text{дист}}$  до веса, зафиксированного после добавления к листьям березы воды и ПВС во время постановки эксперимента.

По завершении эксперимента опад березы просушили при комнатной температуре и взвесили с точностью до 0.01 г. В воде и растворах солей (до и после замачивания листьев), растительных остатках определили содержание ряда ХЭ, а также рассчитали потери массы и зольность опада, что более подробно рассмотрено нами ранее (Нечаева и др., 2020).

Указывая “на фоне выщелачивания”, мы имеем в виду потери ряда ХЭ из свежеопавших листьев березы после их замачивания в воде, “на фоне засоления” – насыщение листьев натрием или железом после их замачивания в 0.3–1%-ных растворах этих солей с одновременными потерями из растительных остатков ряда других ХЭ.

Статистическую обработку данных выполнили методом многофакторного дисперсионного анализа с расчетом среднего арифметического значения и стандартного отклонения ( $M \pm s$ ), а также наименьшей существенной разницы (НСР) на уровне значимости 1% ( $\alpha = 0.01$ , строгий эксперимент) с использованием пакета программ

**Таблица 1.** \*Кумулятивные потери углерода в процессе разложения опада березы

Концентрация растворов <sup>1</sup> , %	Кумулятивные потери углерода с добавлением к опадy H <sub>2</sub> O и ПВС <sup>2</sup> , мг С-СО <sub>2</sub> /(100 г в час)		Анализ действия факторов, влияние по Снедекору	
	+H <sub>2</sub> O	+ПВС	НСР по фактору А	выводы
Вариант: NaCl				
0 (H <sub>2</sub> O <sub>дист</sub> )	54.1 ± 0.9*	53.2 ± 6.2	Контроль	Различия средних фактора А не достоверны
0.3	44.6 ± 0.7	52.7 ± 3.5	15.25 (1%)	
0.5	52.5 ± 4.5	48.3 ± 2.8	9.20 (5%)	
0.7	44.9 ± 4.9	48.0 ± 6.8		
1.0	41.9 ± 5.3	45.5 ± 3.1		
НСР по фактору В, выводы	Контроль	9.65 (1%) 5.82 (5%)	Различия средних фактора В не достоверны	
Вариант: Na <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>				
0 (H <sub>2</sub> O <sub>дист</sub> )	52.9 ± 11.7	51.3 ± 5.1	Контроль	Различия средних фактора А не достоверны
0.3	49.1 ± 6.4	48.8 ± 4.4	13.37 (1%)	
0.5	51.4 ± 1.7	52.2 ± 7.1	8.07 (5%)	
0.7	49.4 ± 5.0	52.4 ± 11.0		
1.0	52.6 ± 5.0	44.7 ± 8.3		
НСР по фактору В, выводы	Контроль	8.46 (1%) 5.10 (5%)	Различия средних фактора В не достоверны	
Вариант: FeCl <sub>3</sub>				
0 (H <sub>2</sub> O <sub>дист</sub> )	46.3 ± 8.9	53.8 ± 6.8	Контроль	Различия средних фактора А достоверны на уровне 5%
0.3	37.5 ± 2.8	40.2 ± 4.7	9.21 (1%)	
0.5	36.6 ± 4.6	44.6 ± 5.6	5.55 (5%)	
0.7	38.1 ± 4.7	45.7 ± 6.6		
1.0	41.8 ± 5.3	44.2 ± 9.1		
НСР по фактору В, выводы	Контроль	5.82 (1%) 3.51 (5%)	Различия средних фактора В достоверны на уровне 5%	
Вариант: Fe <sub>2</sub> (SO <sub>4</sub> ) <sub>3</sub>				
0 (H <sub>2</sub> O <sub>дист</sub> )	44.6 ± 1.9	49.2 ± 2.2	Контроль	Различия средних фактора А не достоверны
0.3	41.1 ± 3.2	41.5 ± 8.0	11.76 (1%)	
0.5	35.0 ± 9.9	41.9 ± 6.6	7.09 (5%)	
0.7	41.9 ± 1.1	42.0 ± 5.8		
1.0	38.2 ± 3.7	46.1 ± 3.5		
НСР по фактору В, выводы	Контроль	7.43 (1%) 4.48 (5%)	Различия средних фактора В не доказаны на уровне 5%	

Примечание. \* Рассчитаны по эмиссии углекислого газа с пересчетом на углерод (С-СО<sub>2</sub>), фиксируемого в процессе разложения опада в сумме за 11 отборов в течение эксперимента. \*\* Представлены среднее арифметическое значение и стандартное отклонение (M ± s). 1 – В эксперименте предусмотрены варианты с замачиванием опада в H<sub>2</sub>O<sub>дист</sub>, 0.3–1% солевых растворах натрия и железа (фактор А). 2 – После замачивания и просушивания к опадy добавлена вода (+H<sub>2</sub>O) либо почвенная водная суспензия (+ПВС) (фактор В).

Microsoft Office Excel 2010 и прикладной статистики SNEDECOR V. 5.80 (Сорокин, 2012).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Разложение опада березы в вариантах Контроль и на фоне выщелачивания.** Содержание общих углерода и азота в свежесобраных листьях березы составило 51.7 и 1.06% соответственно, соотношение C : N (молярное) – 56.8, зольность – 7.6%. Вышеперечисленные параметры вполне согласуются с литературными данными по химическому составу листьев березы (Буянтуева и др., 2010; Дымов и др., 2012; Иванова и др., 2019; Osipov, 2016).

Максимальная скорость разложения листьев березы в вариантах Контроль и на фоне выщелачивания установлена в первый отбор на 5 сут инкубирования, затем происходило снижение данного параметра с минимальными значениями в последний отбор на 105 сутки (см. рис. 1а, 1б). В варианте Контроль с добавлением к растительным остаткам воды скорость разложения опада за весь период инкубации уменьшилась с 16.7 до 1.4 мг, с добавлением ПВС – с 17.6 до 1.7 мг C–CO<sub>2</sub>/(100 г в час). На фоне выщелачивания скорость разложения опада была значительно ниже, чем в варианте Контроль, особенно в первый месяц эксперимента (в 1.7–2.9 раза), и уменьшилась за время эксперимента с учетом добавления к опадку воды с 9.9 до 3.9 мг, с ПВС – с 10.4 до 2.4 мг C–CO<sub>2</sub>/(100 г в час).

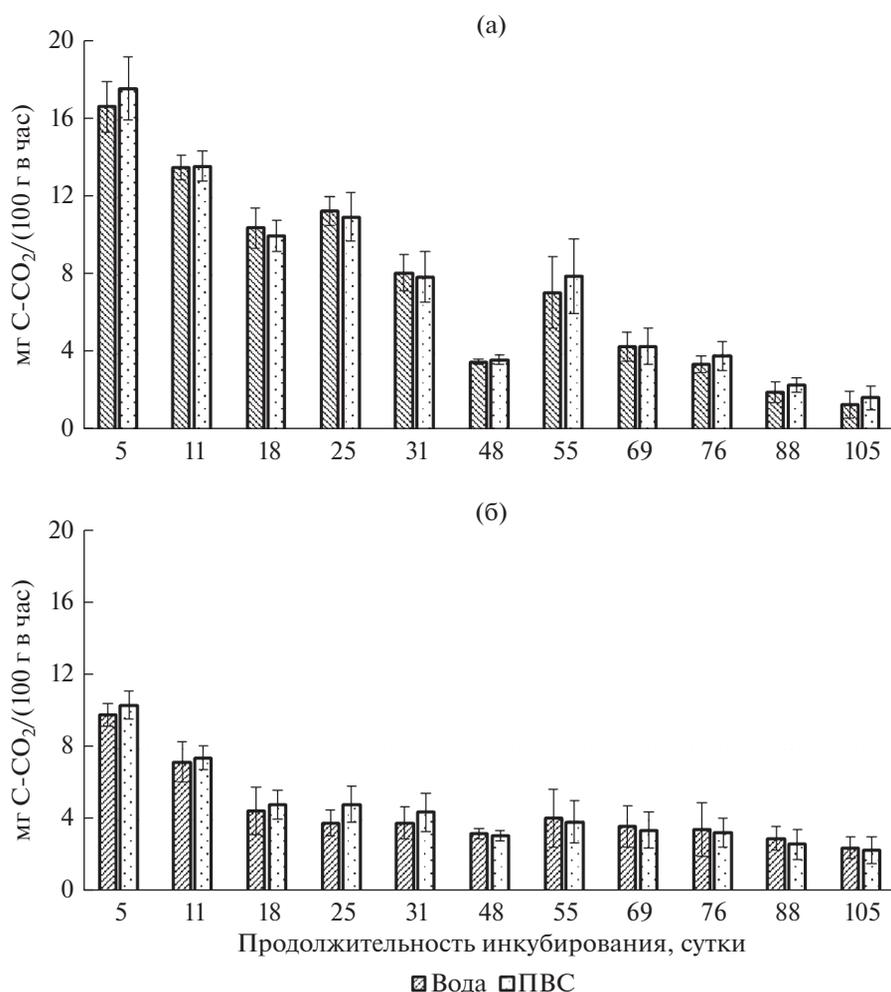
Для листьев березы, выдержанных сутки в воде, было также нами ранее установлено снижение потерь массы после 105 сут инкубирования. И если потери массы в варианте Контроль с учетом добавления к опадку воды и ПВС составили в среднем 40.9 и 37.4%, то на фоне выщелачивания – 29.7 и 28.1% соответственно. Это может быть связано с изменением элементного химического состава опада, когда произошло снижение содержания макро- (K, Na, Ca, Mg) и микроэлементов (Zn, Cu, Ni) в результате их освобождения из разлагающихся растительных остатков с дальнейшим выщелачиванием после 24-часового замачивания листьев березы в воде. Больше всего в водной вытяжке увеличилась концентрация K, Ca и Mg, а в самом опадке, наоборот, уменьшилось содержание в первую очередь Na и K, а также Ni, Mg, Zn и Cu (Нечаева и др., 2020). Изменение элементного химического состава растительных остатков, на наш взгляд, может повлиять на жизнедеятельность микроорганизмов-деструкторов за счет избирательного подавления или стимуляции отдельных видов и функциональных групп и, соответственно, на скорость разложения опада. Нельзя также исключить, что в период замачивания листьев березы в воде складываются менее благоприятные условия для аэробных микроорганизмов. Иссле-

дования других авторов (Аристовская, 1980; Буянтуева и др., 2010; Иванова и др., 2019; Berg, McClaugherty, 2014) также подтверждают, что потери массы опада на начальных стадиях разложения происходят в основном за счет выщелачивания водорастворимых веществ, и наиболее благоприятные условия для микробиологического разложения создаются при высоком содержании в растительных остатках белка и зольных элементов. Последние, являясь дополнительным источником питания микроорганизмов, способствуют более быстрой трансформации опада.

Скорость разложения опада зависит от доступности влаги и определяемой этим показателем активности почвенных животных и микроорганизмов (Аничкин, Тиунов, 2011; Менько и др., 2018). Об этом свидетельствуют и наши результаты по резкому увеличению скорости разложения опада в варианте Контроль в середине эксперимента (на 55 сут инкубирования) в среднем в 2.1 раза (см. рис. 1а). Это произошло после дополнительного увлажнения емкостей с опадком березы во всех вариантах эксперимента (Контроль, на фоне выщелачивания и засоления) перед седьмым отбором из-за низких значений по эмиссии CO<sub>2</sub>. Но этот “всплеск” микробной активности в варианте Контроль после дополнительного увлажнения растительных остатков был коротким, и на 69 сут инкубирования (8 отбор) скорость разложения опада была уже на уровне 48 сут инкубирования (6 отбор) и далее продолжала только снижаться. На фоне выщелачивания подобного “всплеска” микробной активности по оценке скорости разложения опада не наблюдали (см. рис. 1б).

Существенных различий в скорости разложения опада между добавлением к листьям березы воды и ПВС не выявлено (см. рис. 1а, 1б). Ранее нами также было установлено отсутствие различий в потере массы с добавлением к опадку воды и ПВС во всех вариантах эксперимента (Контроль, на фоне выщелачивания и засоления). Однако зольность опада с учетом добавления ПВС была выше в 1.1–1.3 раза, что, вероятно, связано с дополнительным привнесом ряда ХЭ, содержащихся в ПВС (Нечаева и др., 2020). Другими исследователями (Semenov et al., 2019) отмечено, что при инкубации различных видов растительных остатков с почвой получают в целом такие же характеристики процесса разложения, что и при смешивании остатков с вермикулитом, инокулированным почвенной суспензией.

Итак, результаты свидетельствуют о снижении скорости разложения опада на фоне выщелачивания (суточное выдерживание листьев березы в воде). В то же время существенных различий по скорости разложения опада между добавлением к листьям березы воды и ПВС не



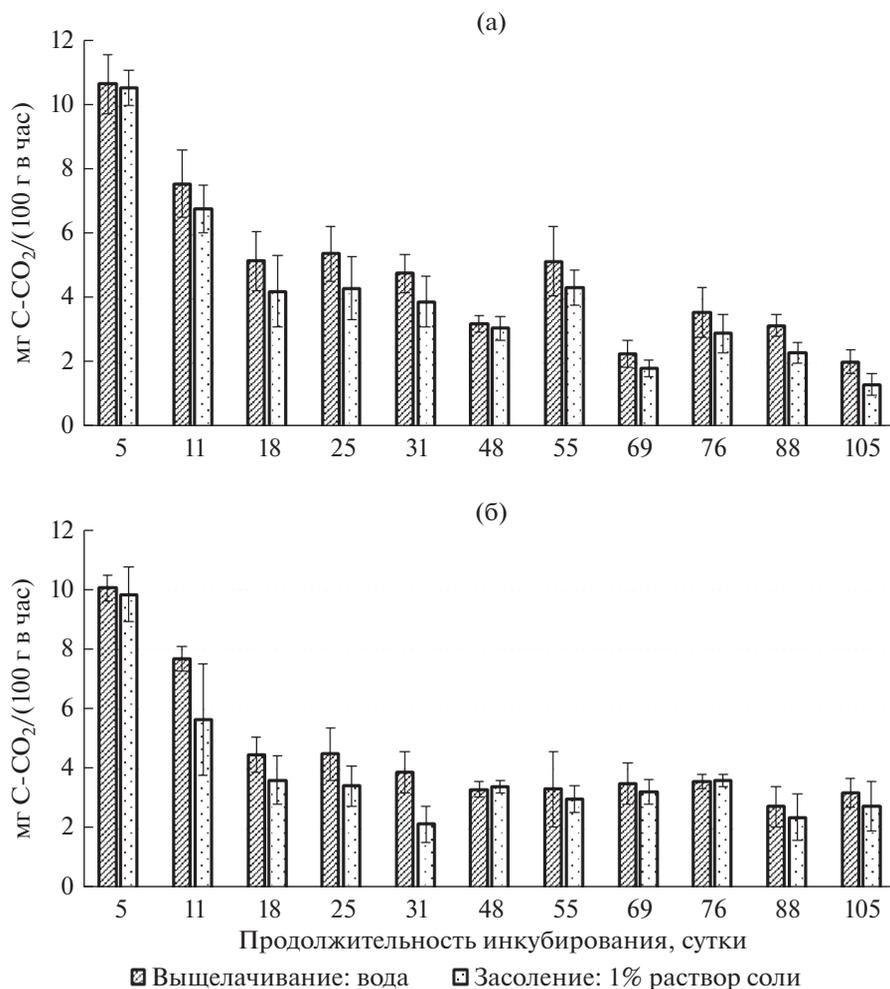
**Рис. 1.** Скорость разложения опада березы в вариантах Контроль (а) и на фоне выщелачивания (б) с учетом добавления к растительным остаткам воды или почвенной водной суспензии (ПВС). Результаты представлены (здесь и далее на рис. 2–4) в виде среднего арифметического значения (столбики) и стандартного отклонения (вертикальные планки).

установлено как в варианте Контроль, так и на фоне выщелачивания.

**Разложение опада березы на фоне засоления.** Мы предположили, что на фоне засоления листья березы должны стать еще менее “привлекательными” для микроорганизмов-деструкторов, чем на фоне выщелачивания из-за изменений в элементном химическом составе опада. В данном случае, с одной стороны, происходит интенсивное насыщение опада натрием или железом (в зависимости от соли), с другой — отмечаются более значительные потери ряда других ХЭ, особенно К, Са и Mg (Нечаева и др., 2020).

В вариантах с солями натрия ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) различий в скорости разложения опада с учетом добавления к листьям березы воды и ПВС не установлено. Поэтому рассмотрим более подробно скорость разложения опада только с добавлением ПВС на фоне выщелачивания и засоления с использованием максимальной в эксперименте

концентрации соли — 1%-ной (см. рис. 2а, 2б). Результаты указывают на отсутствие существенных различий между вариантами на фоне выщелачивания и засоления. Однако отмечена тенденция к снижению скорости разложения опада на фоне засоления в среднем в 1.2 раза (обе соли). Вероятно, дальнейшее повышение концентрации растворов солей натрия будет оказывать более угнетающее влияние на микробный комплекс деструкторов и скорость разложения опада. Например, в исследовании мицелиальных актинобактерий засоленных почв аридных территорий Украины и России (Grishko et al., 2015) показано, что содержание  $\text{NaCl}$  в среде неоднозначно влияло на радиальную скорость роста колоний актиномицетов. В строгом статистическом смысле значения радиальных скоростей роста колоний в среде с 0.05 и 2%-ной концентрацией  $\text{NaCl}$  вообще не различались с уровнем значимости 0.05. Различия между радиальными скоростями роста колоний



**Рис. 2.** Скорость разложения опада березы в вариантах на фоне выщелачивания и засоления в 1%-ном растворе NaCl (а) или Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (б) с учетом добавления к растительным остаткам только почвенной водной суспензии.

при 2 и 5%-ной концентрации соли в среде уже были существенны – отмечено резкое уменьшение данного показателя при 5%-ной концентрации соли. То есть признаки потери резистентности исследователи наблюдали при достижении высокой, условно “критической” концентрации соли.

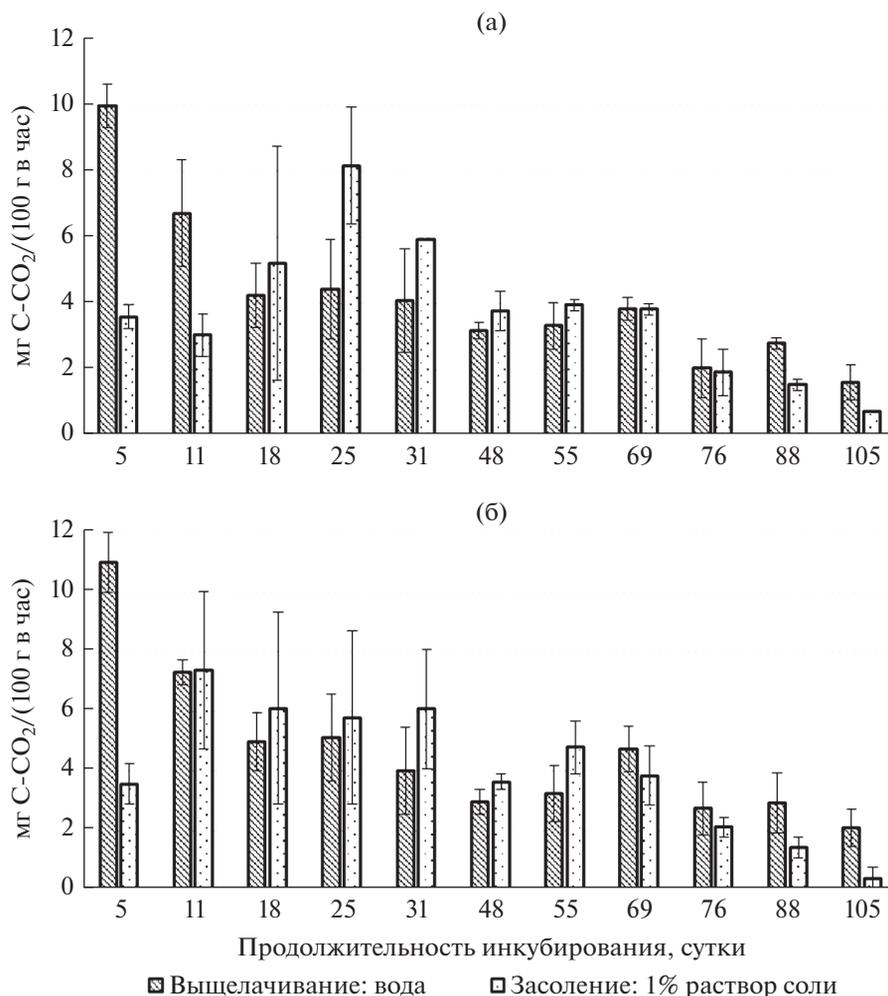
Ингибирующее действие солей железа (FeCl<sub>3</sub>, Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>) на скорость разложения опада установлено в самом начале эксперимента на 5 и 11 сут инкубирования, наиболее сильно оно проявилось при 1%-ной концентрации растворов солей, и выявлены различия между добавлением к листьям березы воды и ПВС. Так, на фоне засоления в 1%-ном растворе FeCl<sub>3</sub> или Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub> с добавлением воды скорость разложения опада в первые два из одиннадцати отборов была значительно ниже, чем на фоне выщелачивания (см. рис. 3а, 4а). Далее к середине эксперимента (3–7 отборы) скорость разложения опада увеличивалась, достигнув данных на фоне выщелачивания или несколько превысив их. С учетом добавления к ли-

стьям березы ПВС наблюдали резкое повышение скорости разложения опада уже ко второму отбору на 11 сут инкубирования (см. рис. 3б, 4б).

Самые низкие значения по скорости разложения опада как с добавлением к растительным остаткам воды, так и ПВС отмечены в первый отбор на 5 сут инкубирования на фоне засоления в 1%-ном растворе Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>, что соответствует сильной степени засоления почв (см. рис. 4а, 4б).

Таким образом, насыщение листьев березы 0.3–1%-ными растворами солей натрия (NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) и особенно железа (FeCl<sub>3</sub>, Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>), а также более интенсивное выщелачивание из растительных остатков ряда других ХЭ на фоне засоления оказывало более угнетающее влияние на жизнедеятельность микроорганизмов-деструкторов и скорость разложения опада, чем суточное выдерживание листьев в воде.

**Кумулятивные потери углерода в процессе разложения опада березы.** В варианте Контроль с до-



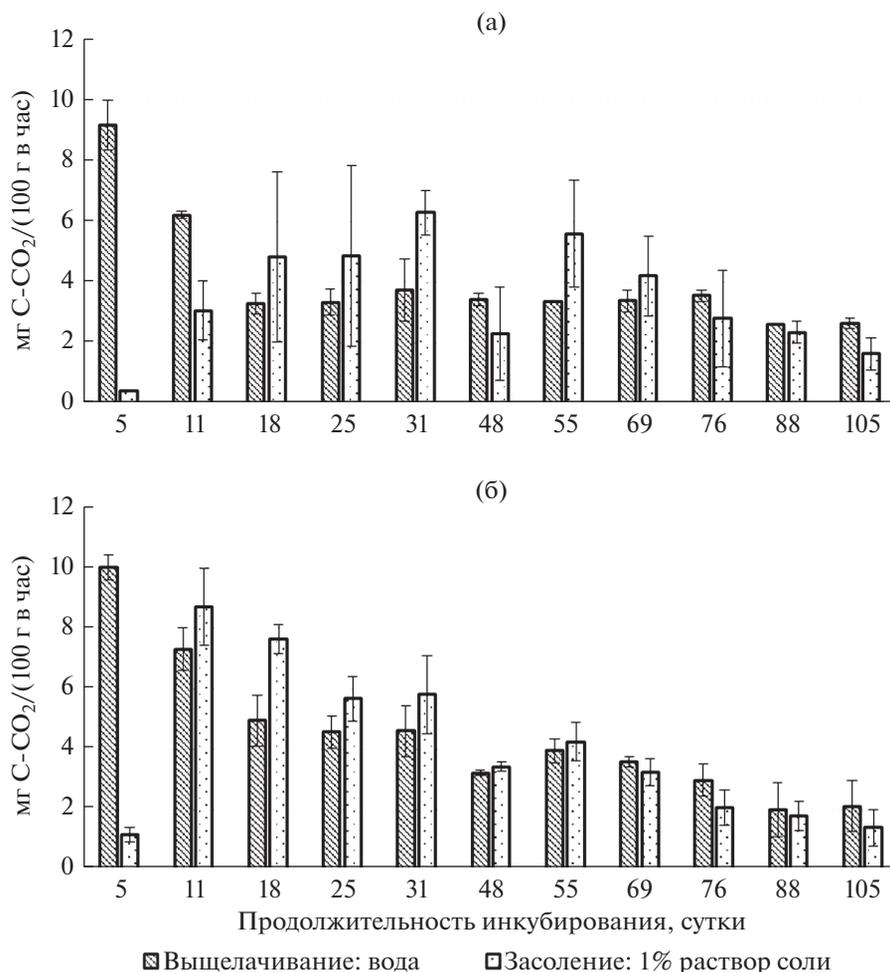
**Рис. 3.** Скорость разложения опада березы в вариантах на фоне выщелачивания и засоления в 1%-ном растворе FeCl<sub>3</sub> с учетом добавления к растительным остаткам воды (а) или почвенной водной суспензии (б).

бавлением к опадку воды и ПВС кумулятивные потери углерода не различались и составили 84.3 мг C–CO<sub>2</sub>/(100 г в час). На фоне выщелачивания и засоления кумулятивные потери углерода были значительно ниже (в среднем в 1.7 и 1.7–2.1 раза, см. табл. 1).

В вариантах с 0.3–1%-ными растворами солей натрия (NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) статистически значимых различий по кумулятивным потерям углерода не установлено как на фоне выщелачивания и засоления, так и с учетом добавления к опадку воды и ПВС. Например, для варианта NaCl кумулятивные потери углерода на фоне выщелачивания и засоления составили в среднем 53.7 и 47.3 мг; для варианта Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> – 52.1 и 50.1 мг C–CO<sub>2</sub>/(100 г в час) соответственно. Однако в целом отмечена тенденция к снижению кумулятивных потерь углерода на фоне насыщения листьев березы растворами солей натрия.

В вариантах с 0.3–1%-ными растворами солей железа (FeCl<sub>3</sub>, Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>) кумулятивные потери углерода были ниже, чем в вариантах Контроль (в среднем в 2.1 раза) и на фоне выщелачивания (в 1.1–1.2 раза). Например, для варианта FeCl<sub>3</sub> кумулятивные потери углерода на фоне выщелачивания и засоления составили в среднем 50.1 и 41.1 мг; для варианта Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub> – 46.9 и 41.0 мг C–CO<sub>2</sub>/(100 г в час) соответственно. Насыщение листьев березы солями железа (особенно FeCl<sub>3</sub>) оказывало более угнетающее воздействие на кумулятивные потери углерода, чем замачивание опада в воде (см. табл. 1). Добавление к растительным остаткам ПВС, по сравнению с водой, способствовало более быстрому выравниванию данных по кумулятивным потерям углерода.

Из всего вышеизложенного можно заключить, что замачивание опада березы в виде свежеспавших листьев в течение суток в воде, 0.3–1%-ных растворах солей натрия и железа приводит уже к



**Рис. 4.** Скорость разложения опада березы в вариантах на фоне выщелачивания и засоления в 1%-ном растворе  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$  с учетом добавления к растительным остаткам воды (а) или почвенной водной суспензии (б).

значительному изменению элементного химического состава растительных остатков и снижению скорости их разложения. В естественных условиях подобные процессы, на наш взгляд, могут происходить в результате временного переувлажнения лесной подстилки (например, в осенний и весенний холодные периоды года) и на участках с засоленными почвами.

## ВЫВОДЫ

1. Наибольшая скорость разложения свежесобравших листьев березы повислой установлена в варианте Контроль (без замачивания опада в чем-либо), особенно в первый месяц эксперимента (на 5–31 сут инкубирования) и значительно снижающаяся со временем. На фоне выщелачивания (суточное выдерживание листьев в воде) изменяется элементный химический состав растительных остатков с потерями макро- (К, Na, Ca, Mg)

и микроэлементов (Zn, Cu, Ni), снижается скорость разложения опада (в среднем в 1.7 раза).

2. Засоление опада березы (суточное замачивание листьев в 0.3–1%-ных растворах NaCl,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ , FeCl<sub>3</sub>,  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ ) приводит, с одной стороны, к насыщению растительных остатков натрием или железом (в зависимости от соли), с другой – к более интенсивному выщелачиванию из растительных остатков ряда других химических элементов (особенно K, Ca, Mg) по сравнению с вариантом на фоне выщелачивания. В этих условиях отмечается тенденция к дальнейшему снижению скорости разложения опада. Ингибирующее влияние на скорость разложения опада оказывали соли железа в самом начале эксперимента (на 5–11 сут инкубирования), особенно при 1%-ной концентрации растворов, что соответствует сильной степени засоления почв.

3. В вариантах Контроль, на фоне выщелачивания и насыщения листьев березы солями на-

трия (NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) не установлено различий в скорости разложения опада между добавлением к растительным остаткам воды и почвенной водной суспензии. На фоне насыщения опада солями железа (FeCl<sub>3</sub>, Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub>) эмиссия CO<sub>2</sub> с добавлением к растительным остаткам почвенной водной суспензии была выше, чем с добавлением воды.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аничкин А.Е., Тиунов А.В.* Динамика поступления и деструкции растительного опада // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 188–206.
- Аристовская Т.В.* Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: СО РАН, 2008. 381 с.
- Бобкова К.С., Осипов А.Ф.* Круговорот углерода в системе фитоценоз-почва в чернично-сфагновых сосняках средней тайги Республики Коми // Лесоведение. 2012. № 2. С. 11–18.
- Буянтуева Л.Б., Жапова Д.Н., Намсараев Б.Б.* Годичная динамика микробной деструкции листового опада в лесных экосистемах пригородной зоны г. Улан-Удэ // Вестник Бурятского государственного университета. Сер. Биология, география. 2010. № 4. С. 85–87.
- Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А.* Растительный опад в коренном ельнике и лиственничных насаждениях // Известия вузов. Лесной журн. 2012. № 3(327). С. 7–18.
- 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.  
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060044>
- Карпачевский Л.О.* Лес и лесные почвы. М.: Лесная промышленность, 1981. 264 с.
- Классификация и диагностика почв СССР / Составители: В.В. Егоров, В.М. Фридрих, Е.Н. Иванова, Н.Н. Розова, В.А. Носин, Т.А. Фриев. М.: Колос, 1977. 224 с.
- Котенко М.Е., Зубкова Т.А.* Влияние засоленных почв на состояние микробного сообщества // Вестник Казанского ГАУ. 2008. Т. 7. № 1. С. 138–141.
- Менько Е.В., Тихонова Е.Н., Уланова Р.В., Сухачева М.В., Кузнецова Т.В., Удальцов С.Н., Кравченко И.К.* Температурная чувствительность процессов начального этапа микробной деструкции древесного опада в лесной почве // Биофизика. 2018. Т. 63. № 5. С. 963–974.  
<https://doi.org/10.1134/S0006302918050150>
- Нечаева Т.В., Смирнова Н.В., Худяев С.А., Любечанский И.И.* Изменение элементного химического состава опада березы повислой (*Betula pendula*) при разложении на фоне выщелачивания и засоления в лабораторном эксперименте // Почвы и окружающая среда. 2020. Т. 3. № 4. е130.  
<https://doi.org/10.31251/pos.v3i4.130>
- Почикалов А.В., Карелин Д.В.* Окологодичные наблюдения за разложением опада тундровых растений через потерю массы и эмиссию CO<sub>2</sub>: роль биотических и абиотических факторов, сезонов года, биотопа и пространственно-временного масштаба // Журн. общей биологии. 2014. Т. 75. № 3. С. 163–181.
- Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Под ред. Г.А. Заварзина. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Смирнова Н.В., Тиунов А.В., Нечаева Т.В., Худяев С.А., Крутень В.С., Любечанский И.И.* Влияние солей натрия и железа на минерализацию опада березы в инкубационном эксперименте // Почвенные ресурсы Сибири: вызовы XXI в.: Сб. матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной 110-летию выдающегося организатора науки и первого директора ИПА СО РАН Р.В. Ковалева, г. Новосибирск, 4–8 декабря 2017 г. Томск: Издательский Дом ТГУ, 2017. Ч. I. С. 254–257.
- Сорокин О.Д.* Прикладная статистика на компьютере. Новосибирск, 2012. 282 с.
- Чернова Н.М.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977, 200 с.
- Шарков И.Н.* Абсорбционный метод определения эмиссии CO<sub>2</sub>. В кн. Методы исследований органического вещества почв. М.: Россельхозакадемия, ГНУ ВНИПТИОУ, 2005. С. 401–408.
- Штоль В.А.* Особенности вегетативного возобновления березняков лесостепи Западной Сибири // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2016. Т. 2. № 1. С. 92–103.  
<https://doi.org/10.21684/2411-7927-2016-2-1-92-103>
- Andronov E.E., Pinaev A.G., Pershina E.V., Petrova S.N., Rakhimgaliev S.Z., Akhmedenov K.M., Sergaliev N.K., Gorobets A.V.* Analysis of the structure of microbial community in soils with different degrees of salinization using T-RFLP and real-time PCR techniques // Eurasian Soil Science. 2012. V. 45. № 2. P. 147–156.  
<https://doi.org/10.1134/S1064229312020044>
- Bani A., Pioli S., Ventura M., Panzacchi P., Borruso L., Tognetti R., Tonon G., Brusetti L.* The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and Deadwood // Applied Soil Ecology. 2018. V. 126. P. 75–84.  
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.02.017>
- Berg B.* Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors // Soil Biology & Biochemistry. 2014. V. 78. P. 222–232.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005>
- Berg B., McClaugherty C.* Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Third Edition. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2014. 315 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-38821-7>
- Elizarov N.V., Popov V.V., Semendyaeva N.V.* Modern hydromorphism of solonchaks in the forest-steppe zone of Western Siberia // Eurasian Soil Science. 2020. V. 53. № 12. P. 1701–1708.  
<https://doi.org/10.1134/S1064229320120054>
- Grishko V.N., Syshchikova O.V., Zenova G.M., Kozhevnikov P.A., Dubrova M.S., Lubsanova D.A., Chernov I.Y.* Mycelial actinobacteria in salt-affected soils of arid territories of Ukraine and Russia // Eurasian Soil Science. 2015. V. 48. № 1.

P. 72–76.

<https://doi.org/10.1134/S1064229315010081>

*Kasparia M., Stephen P., Yanoviack R.D., May Y., Claya N.A.* Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2009. V. 106. № 46. P. 19405–19409.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0906448106>

*Osipov A.F.* Carbon emission from the soil surface in a mature blueberry pine forest of the middle taiga (Republic of Komi) // *Eurasian Soil Science*. 2016. V. 49. № 8. P. 926–933.

<https://doi.org/10.1134/S1064229316080093>

*Semenov V.M., Pautova N.B., Lebedeva T.N., Khromyckina D.P., Semenova N.A., Lopes de Gerenyu V.O.* Plant residues decomposition and formation of active organic matter in the soil of the incubation experiments // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52. № 10. P. 1183–1194.

<https://doi.org/10.1134/S0032180X19100113>

*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. P. 85–93.

<https://doi.org/10.1093/jpe/rtn002>

*Zuo Y., Zhang F.* Soil and crop management strategies to prevent iron deficiency in crops // *Plant and Soil*. 2011. V. 339. P. 83–95.

<https://doi.org/10.1007/s11104-010-0566-0>

## ***Betula pendula* Leaf Litter Decomposition in a Laboratory Experiment Simulating Leaching and Salinization**

**T. V. Nechaeva<sup>1, \*</sup>, N. V. Smirnova<sup>1</sup>, S. A. Khudayev<sup>1</sup>, and I. I. Lyubechanskii<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Soil Science and Agrochemistry of Siberian Branch of the RAS,  
Akademika Lavrentieva ave., 8/2, Novosibirsk, 630090 Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Systematics and Ecology of Animals of Siberian Branch of the RAS, Frunze st., 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

*\*E-mail: nechaeva@issa-siberia.ru*

Among the forest formations of the forest-steppe zone of Western Siberia, birch forests are widespread and birch leaves belong to the active fraction of the litter that's being intensively decomposed, which is convenient for setting up short-term laboratory experiments imitating various natural and anthropogenic impacts on the environment. The purpose of the work was to conduct a comparative assessment of the birch litter decomposition rate, taking into account changes in its elemental chemical composition against the background of leaching and salinization. The freshly fallen birch leaves (*Betula pendula*) were collected in October 2016 from a forest belt 40 km east of Novosibirsk and air-dried. The laboratory experiment was carried out under incubation conditions at 24°C and a duration of 105 days. Either distilled water (H<sub>2</sub>O<sub>dist</sub>, 50 ml) or the same volume of NaCl, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, FeCl<sub>3</sub>, Fe<sub>2</sub>(SO<sub>4</sub>)<sub>3</sub> solutions with concentrations of 0.3, 0.5, 0.7 and 1% were added to 2 g samples of air-dried birch litter. The litter was placed into 100 ml plastic cups. After 24-hour soaking of the litter in water and salt solutions (creating the background of leaching and salinization), the liquids were decanted, filtered and analysed for the content of chemical elements. The litter was air-dried again. The experiment included another variant without soaking the leaves (Control). 5 ml of H<sub>2</sub>O<sub>dist</sub> was added to one part of the plastic cups of three variants (Control, leaching and salinization variants), 5 ml of soil-water suspension (soil : H<sub>2</sub>O<sub>dist</sub> was 1 : 2.5 m/v) was added to the other, and all plastic cups with litter were weighed before incubation. The cups with litter were closed up and incubated for 105 days in the thermostat (+24°C) with periodic ventilation. The total number of cups with litter in the experiment was 150. The litter's decomposition rate was then estimated by measuring CO<sub>2</sub> emissions both separately for each selection during the experiment, and in total for all selections (cumulative carbon losses). After incubation, the litter was air-dried, weighed and analysed. The highest rate of decomposition was found in Control, especially in the first month of the experiment. Soaking the leaves in water led to a change in the elemental chemical composition with losses of macro- (K, Na, Ca, Mg) and trace (Zn, Cu, Ni) elements and a decrease in the decomposition rate of the litter (on average 1.7 times). Salinization, on the one hand, led to the saturation of the leaves with Na or Fe (depending on the salt), on the other, to a more intensive leaching of chemical elements (especially K, Ca, Mg) than soaking the litter in water. Under these conditions, it was noted that the decomposition rate of the litter continued to decline. Iron salts had an inhibitory effect on CO<sub>2</sub> emission at the beginning of the experiment, especially at 1% concentration. Only in the variants with iron salts, the decomposition rate, taking into account the addition of a soil-water suspension to the litter was higher than with water.

*Keywords: birch leaves, plant residues, elemental chemical composition, decomposition rate, cumulative carbon losses, salt saturation, soil-water suspension.*

**Acknowledgements:** The work has been carried out according to the State assignment of the Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the RAS, with a financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 121031700309-1), most of the chemical analyses were conducted with the financial support of the RFBR (project No. 17-04-01369 A).

## REFERENCES

- Andronov E.E., Pinaev A.G., Pershina E.V., Petrova S.N., Rakhimgaliev S.Z., Akhmedenov K.M., Sergaliev N.K., Gorobets A.V., Analysis of the structure of microbial community in soils with different degrees of salinization using T-RFLP and real-time PCR techniques, *Eurasian Soil Science*, 2012, Vol. 45, No. 2, pp. 147–156. DOI 10.1134/S1064229312020044
- Anichkin A.E., Tiunov A.V., Dinamika postupleniya i destruktivnosti rastitel'nogo opada (Dynamics of plant litter decomposition), In: *Struktura i funktsii pochvennogo naseleniya tropicheskogo mussonnogo lesa (natsional'nyi park Kat T'en, Yuzhnyi V'etnam)* (Structure and functions of soil communities of a monsoon tropical forest (Cat Tien National Park, southern Vietnam)), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011, pp. 188–206.
- Aristovskaya T.V., *Mikrobiologiya protsessov pochvoobrazovaniya (Microbiology of the pedogenic processes)*, Leningrad: Nauka, 1980, 187 p.
- Bani A., Pioli S., Ventura M., Panzacchi P., Borruso L., Tognetti R., Tonon G., Brusetti L., The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and Deadwood, *Applied Soil Ecology*, 2018, Vol. 126, pp. 75–84. DOI 10.1016/j.apsoil.2018.02.017
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazeimnykh ekosistemakh* (Biotic turnover on five continents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008, 381 p.
- Berg B., Decomposition patterns for foliar litter: A theory for influencing factors, *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, Vol. 78, pp. 222–232. DOI 10.1016/j.soilbio.2014.08.005
- Berg B., McClaugherty C., *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2014, 315 p. DOI 10.1007/978-3-642-38821-7
- Bobkova K.S., Osipov A.F., Krugovorot ugleroda v sisteme fitotsenoz-pochva v chernichno-sfagnovykh sosnyakakh srednei taigi Respubliki Komi (Carbon cycling in system phytocenosis-soil in bilberry-sphagnum pine forests of the Middle Taiga (Republic of Komi)), *Lesovedenie*, 2012, No. 2, pp. 11–18.
- Buyantueva L.B., Zhapova D.N., Namsaraev B.B., Godichnaya dinamika mikrobnoi destruktivnosti listovogo opada v lesnykh ekosistemakh prigorodnoi zony g. Ulan-Ude (A year dynamics of microbial destruction of leaf litter in forest ecosystems of the suburb of Ulan-Ude), *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya, geografiya*, 2010, No. 4, pp. 85–87.
- Chernova N.M., *Ekologicheskie suksessii pri razlozhenii rastitel'nykh ostatkov* (Ecological successions during decomposition of plant residues), M.: Nauka, 1977, 200 p.
- Dymov A.A., Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V., Rakina D.A., Rastitel'nyi opad v korennom el'nike i listvenno-khvoynykh nasazhdeniyakh (Tree waste in an aboriginal spruce forest and mixed stands), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2012, No. 3, pp. 7–18.
- Elizarov N.V., Popov V.V., Semendyaeva N.V., Modern hydromorphism of solonchaks in the forest-steppe zone of Western Siberia, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 12, pp. 1701–1708. DOI 10.1134/S1064229320120054
- Grishko V.N., Syshchikova O.V., Zenova G.M., Kozhevnikov P.A., Dubrova M.S., Lubsanova D.A., Chernov I.Y., Mycelial actinobacteria in salt-affected soils of arid territories of Ukraine and Russia, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 1, pp. 72–76. DOI 10.1134/S1064229315010081
- Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Artemkina N.A., Smirnov V.E., Ershov V.V., Isaeva L.G., Vliyanie aerotekhnologicheskogo 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. DOI 10.1134/S0024114819060044
- Karpachevskii L.O., *Les i lesnye pochvy* (Forest and forest soils), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981, 261 p.
- Kasparia M., Stephen P., Yanoviack, R. D., May Y., Claya N.A., Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, Vol. 106, No. 46, pp. 19405–19409. DOI 10.1073/pnas.0906448106
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR* (Classification and diagnostics of the soils of USSR), M.: Kolos, 1977, 224 p.
- Kotenko M.E., Zubkova T.A., Vliyanie zasolennykh pochv na sostoyanie mikrobnogo soobshchestva (Impact of saline soils on microbial associations), *Vestnik Kazanskogo GAU*, 2008, Vol. 7, No. 1, pp. 138–141.
- Men'ko E.V., Tikhonova E.N., Ulanova R.V., Sukhacheva M.V., Kuznetsova T.V., Udal'tsov S.N., Kravchenko I.K., Temperatur'naya chuvstvitel'nost' protsessov nachal'nogo etapa mikrobnoi destruktivnosti drevesnogo opada v lesnoi pochve (Temperature sensitivity of the initial stage of microbial woody litter decomposition in forest soil), *Biofizika*, 2018, Vol. 63, No. 5, pp. 963–974. DOI 10.1134/S0006302918050150.
- Nechaeva T.V., Smirnova N.V., Khudyaev S.A., Lyubchanskii I.I., Izmenenie elementnogo khimicheskogo sostava opada berezy povisloi (*Betula pendula*) pri razlozhenii na fone vyshchelachivaniya i zasoleniya v laboratornom eksperimente (Changes in chemical element composition of *Betula pendula* litter during decomposition in a laboratory experiment simulating leaching and salinization), *Pochvy i okruzhayushchaya sreda*, 2020, Vol. 3, No. 4, e130. DOI 10.31251/pos.v3i4.130
- Osipov A.F., Carbon emission from the soil surface in a mature blueberry pine forest of the middle taiga (Republic of Komi), *Eurasian Soil Science*, 2016, Vol. 49, No. 8, pp. 926–933. DOI 10.1134/S1064229316080093
- Pochikalov A.V., Karelin D.V., Okologodichnye nablyudeniya za razlozheniem opada tundrovnykh rastenii cherez poteryu massy i emissiyu CO<sub>2</sub>: rol' bioticheskikh i abioticheskikh faktorov, sezonov goda, biotopa i prostranstvenno-vremennogo masshtaba (A field study of tundra plant litter decomposition rate via mass loss and carbon dioxide emission: The role of biotic and abiotic controls, biotope, season of year, and spatial-temporal scale), *Zhurnal obshchei biologii*, 2014, Vol. 75, No. 3, pp. 163–181.

- Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ekosistemakh Rossii*, (Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems of Russia), M.: Nauka, 2007, 315 p.
- Semenov V.M., Pautova N.B., Lebedeva T.N., Khromy-chkina D.P., Semenova N.A., Lopes de Gerenyu V.O., Plant residues decomposition and formation of active organic matter in the soil of the incubation experiments, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, No. 10, pp. 1183–1194. DOI 10.1134/S0032180X19100113
- Sharkov I.N., Absorbtsionnyi metod opredeleniya emissii CO<sub>2</sub> (The absorption method of determination of CO<sub>2</sub> emission), In: *Metody issledovaniy organicheskogo veshchestva pochv* (Methods for the study of soil organic matter), M.: Rossel'khozakademiya, GNU VNIPTIOU, 2005, pp. 401–408.
- Shtol' V.A., Osobennosti vegetativnogo vozobnovleniya bereznyakov lesostepi Zapadnoi Sibiri (The Features of Birch Forest Vegetative Reproduction in Western Siberia), *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya i prirodopol'zovanie*, 2016, Vol. 2, No. 1, pp. 92–103. DOI 10.21684/2411-7927-2016-2-1-92-103.
- Smirnova N.V., Tiunov A.V., Nechaeva T.V., Khudyaev S.A., Kruten V.S., Lyubechanskii I.I., Vliyanie soli natriya i zheleza na mineralizatsiyu opada berezy v inkubatsionnom eksperimente (Influence of Fe<sup>3+</sup> and Na<sup>+</sup> salts on the mineralization of the birch litter in the incubation experiment), *Pochvennye resursy Sibiri: vyzovy XXI veka: (Soil resources of Siberia: challenges of the XXI century)*, Novosibirsk, Proc. of the All-Rus. Sci. Conf., December 4–8, 2017, Tomsk: Izdatel'skii Dom TGU, Vol. 1, pp. 254–257.
- Sorokin O.D., *Prikladnaya statistika na komp'yutere* (Applied statistics), Novosibirsk: 2012, 282 p.
- 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, pp. 85–93. DOI 10.1093/jpe/rtn002
- Zuo Y., Zhang F., Soil and crop management strategies to prevent iron deficiency in crops, *Plant and Soil*, 2011, Vol. 339, pp. 83–95. DOI 10.1007/s11104-010-0566-0.