

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2021

Оригинальные статьи

Информативность спектральных и морфометрических признаков оконной структуры полога древостоя на основе спутниковых данных <i>А. В. Комаров, Д. В. Ершов, Е. В. Тихонова</i>	227
Особенности роста робинии псевдоакации в условиях степной зоны <i>Н. В. Иванисова, Р. Г. Седой, О. И. Бабошко, Л. В. Куринская</i>	240
Изменчивость метрических признаков листа тополя черного и лавролиственного в зоне естественной гибридизации <i>Б. В. Прошкин, В. В. Тараканов, А. В. Климов</i>	250
Внутрисемейный отбор в лесной селекции <i>А. Л. Федорков</i>	261
Особенности пыльцы внутривидовых форм лиственницы сибирской в контрастных экотопах Южной Сибири <i>Т. С. Седельникова, А. С. Аверьянов, А. В. Пименов</i>	265
Сопряженная динамика восстановления растительности и сообществ раковинных амёб на гарях в лесах Центральной Эвенкии <i>О. М. Шабалина, А. В. Гренадерова, И. Н. Безкоровайная, А. А. Красильникова, А. В. Кошкарова</i>	278
Изменение свойств мерзлотных лугово-черноземных почв Центральной Якутии под влиянием культур ели <i>А. П. Чевычелов, Л. П. Габышева, А. П. Исаев, Т. С. Коробкова, А. А. Алексеев</i>	290
Влияние опилочно-почвенных субстратов на рост саженцев сосны и ели в лесопитомнике экспериментального хозяйства “Погорельский бор” <i>Г. И. Антонов, А. П. Барченков, Н. В. Пашенова, О. Э. Кондакова, И. Д. Гродницкая</i>	303
Восстановительная динамика населения жужелиц в лесных культурах южной тайги <i>Е. Д. Коробов</i>	318
Экологические особенности возобновления клена ясенелистного в аридных регионах России <i>М. К. Сапанов, М. Л. Сиземская</i>	325
Правила для авторов	335

CONTENTS

No. 3, 2021

Original Articles

Informativeness of Spectral and Morphometric Characteristics of the Canopy Gap Structure Based on the Remote Sensing Data <i>A. V. Komarov, D. V. Ershov, and E. V. Tikhonova</i>	227
Features of <i>Robinia pseudoacacia</i> Growth in Steppe Zone Conditions <i>N. V. Ivanisova, R. G. Sedoy, O. I. Baboshko, and L. V. Kurinskaya</i>	240
Metric Characteristics' Variability of Laurel-Leaf and Black Poplars' Leaves in a Natural Hybridisation Zone <i>B. V. Proshkin, V. V. Tarakanov, and A. V. Klimov</i>	250
Intrafamily Selection in Forest Breeding <i>A. L. Fedorkov</i>	261
Pollen Specialities of Intraspecies Forms of the Siberian Larch in Southern Siberia's Contrasting Ecotopes <i>T. S. Sedel'nikova, A. S. Aver'yanov, and A. V. Pimenov</i>	265
Conjugated Dynamics of Vegetation and Testate Amoebae Associations Restoration on Burned-Out Areas in Central Evenkia Forests <i>O. M. Shabalina, A. V. Grenaderova, I. N. Bezkorovaynaya, A. A. Krasilnikova, and A. V. Koshkarova</i>	278
Changes in Characteristics of Cryogenic Meadow-Chernozem Soils of Central Yakutia under the Influence of Spruce Cultures <i>A. P. Chevychelov, L. P. Gabysheva, A. P. Isaev, T. S. Korobkova, and A. A. Alekseyev</i>	290
Sawdust-Soil Substrates Affecting Pine and Spruce Seedlings Growth in a Forest Nursery of the Experimental Farm "Pogorelsky Bor" <i>G. I. Antonov, A. P. Barchenkov, N. V. Pashenova, O. E. Kondakova, and I. D. Grodnitskaya</i>	303
Regeneration Dynamics of the Ground Beetles Population in Forest Cultures of Southern Taiga Subzone <i>E. D. Korobov</i>	318
Ecological Features of the Ash-Leaved Maple Regrowth in Russia's Arid Regions <i>M. K. Sapanov and M. L. Sizemskaya</i>	325
Author Guidelines	335

УДК 528.85:574.42:58.02

ИНФОРМАТИВНОСТЬ СПЕКТРАЛЬНЫХ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОКОННОЙ СТРУКТУРЫ ПОЛОГА ДРЕВОСТОЯ НА ОСНОВЕ СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ¹

© 2021 г. А. В. Комаров^а, *, Д. В. Ершов^а, Е. В. Тихонова^а

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

*E-mail: vins90nuar@gmail.com

Поступила в редакцию 24.05.2020 г.

После доработки 04.09.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Исследованы различия морфометрических признаков оконной структуры полога древостоя в трех доминирующих типах лесных сообществ Валуевского лесопарка на основе данных дистанционного зондирования высокого и детального пространственного разрешения. Классификация групп лесных сообществ (лиственный лес с преобладанием липы, лиственный лес с преобладанием березы или осины и хвойный лес с преобладанием ели или сосны) методом “случайный лес” выполнена по разносезонным мультиспектральным спутниковым изображениям Sentinel-2/MSI с точностью 0.96 ($k = 0.88$). По этим же изображениям создан слой сегментов – спектрально-однородных участков леса. Маска окон древесного полога создавалась по панхроматическому изображению Ресурс-П1/Геотон методом кластерного анализа с визуальным дешифрированием кластеров. Рассчитывались восемь морфометрических признаков для каждого окна. Анализ различий проводился на уровне сегментов (U -тест Манна–Уитни) и всей совокупности окон (H -тест Краскела–Уоллиса) каждой группы лесных сообществ. Наибольшие показатели U -теста для средних значений морфометрических признаков на уровне сегментов лесных сообществ имеют площадь окна S ($U = 24$), его периметр P ($U = 19.3$), комплексный индекс формы окна $GSCI$ ($U = 19.0$) и отношение периметра к площади окна $P : S$ ($U = 18.7$). Наибольшие значения H -теста на уровне отдельных окон лесных сообществ были получены для фрактальной размерности окна PFD ($H = 2229.2$), отношения периметра к площади окна $P : S$ ($H = 2064.9$) и площади окна S ($H = 1718.4$). Анализ результатов и литературы позволил определить возможные причины различий в оконной структуре и параметрах окон хвойных, мелколиственных и липовых сообществ модельной территории.

Ключевые слова: оконная структура, хвойно-широколиственные леса, дистанционное зондирование, классификация лесных сообществ, сегментация, “случайный лес”.

DOI: 10.31857/S0024114821030074

Лесные экосистемы, развивающиеся в спонтанном режиме при отсутствии катастрофических внешних воздействий, характеризуются мозаичной структурой, представленной “окнами возобновления” на разных стадиях развития (Schliemann, Bockheim, 2011; Muscolo et al., 2014). “Окна” – просветы в пологе взрослого древостоя (treefall gaps) – возникают в результате смерти одного или нескольких крупных деревьев. Оконная мозаика взрослого древостоя определяет пространственную гетерогенность лесного фитоценоза, которую связывают со многими важными экологическими структурами и процессами на разных пространственных масштабах. Окна игра-

ют ключевую роль в лесовозобновлении, поддержании таксономического и структурного биоразнообразия лесных сообществ (Широков, 2005). Появление окон отмечается уже в 40–60-летних древостоях, когда начинают отмирать деревья раннесукцессионных видов (Смирнова и др., 2001). Образовавшись, окна не остаются статичными, они существуют в различных стадиях “заполнения”. При рассмотрении всего цикла развития окон, от момента их возникновения до распада нового поколения деревьев, уместно использовать термин “возрастная парцелла”, предложенный Н.В. Дылисом (1978). В хвойно-широколиственных лесах европейской части России в первые 15 лет в окнах доминируют крупные травы и виды кустарников, которые после смыкания полога подроста замещаются на лесные неморальные и бореальные виды растений. Через 35–40 лет с мо-

¹ Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-118052590019-7, полевые работы проведены за счет средств проекта Российского научного фонда № 16-17-10284.

мента образования окна восстанавливается исходная структура нижних ярусов (Широков, 2005).

В работе мы рассматриваем окна первых этапов развития – от момента формирования до закрытия (*gap closure*). L.E. Tyrrell, T.R. Crow (1994) приводят три критерия закрытия окон: деревья в окне имеют высоту от половины до двух третей окружающего полога; деревья в окне имеют диаметры (на уровне груди) больше 25 см; древесный полог настолько густой, что исходное окно трудно выявить.

Еще один важный параметр, который необходимо учитывать при исследовании оконной структуры верхнего полога древостоя — это верхний и нижний пределы размера окон. По определению, под окнами понимаются небольшие пропуски в пологе, образующиеся при отмирании одного или нескольких деревьев. J. McCarthy (2001) считает необходимым различать понятия “окно” (*gap*) и “участок” (*patch*). Это необходимо, потому что участки, сформированные крупномасштабными катастрофическими нарушениями (пожары, вспышки насекомых, массовые ветровалы), сильно отличаются от небольших окон по микроклимату, времени возобновления, освещенности, доступности для светолюбивой флоры и другим параметрам. Нижний предел размера окон определяется площадью от вывала единичного дерева, которая обычно варьирует от 50 до 200 м² (Drobyshev, 1999; McCarthy, 2001).

Для пространственного анализа оконной структуры традиционно используются различные наземные методы: 1) трансекты (Широков, 2005); 2) дендрэкологический анализ (Hobi et al., 2015); 3) фотосъемка с использованием полусферической камеры (Nyamgeroh et al., 2018). Однако наземные методы требуют значительных затрат времени и труда на проведение измерений и подготовку схем пространственного расположения окон в пологе древостоя (Hobi et al., 2015; Nyamgeroh et al., 2018), поэтому их применение ограничено небольшими площадями (до нескольких гектар).

Возможности применения данных аэрокосмической съемки для картографирования и изучения оконной структуры лесов исследованы в ряде работ (Runkle, 1992; Fox et al., 2000; Hobi et al., 2015; Barton et al., 2017; Bagaram et al., 2018; Nyamgeroh et al., 2018; White et al., 2018). J.R. Runkle (1992) исследовал возможности данных аэрофотосъемки для картографирования окон древесного полога. В более поздней работе T.J. Fox (2000) провел сравнение точности карт окон, созданных на основе наземной съемки полога леса, с результатами визуального дешифрирования аэрофотоснимков высокого пространственного разрешения (1 : 15000). Было показано, что созданные на основе аэрофотоснимков карты оказались более точными, так как они имели намного меньший про-

цент пропусков (4.7%) картографирования окон по сравнению с наземными обследованиями (25.6%). Однако, хотя аэрофотосъемка позволяет с более высокой точностью выявлять окна в пологе древостоя, с ее помощью невозможно детально описать характеристики растительности в окнах, что обеспечивают наземные методы.

Отдельный вопрос — влияние собственных теней деревьев на точность определения границ и площадей окон верхнего полога. Из-за различий высоты деревьев часть крон оказывается затененной и включается в окна при картографировании (Zielewska-Büttner et al., 2016; Barton et al., 2017; Nyamgeroh et al., 2018). Исследование В.В. Nyamgeroh с соавт. (2018) показало, что при использовании методов выделения окон по изображениям (объектно-ориентированный анализ изображений OBIA и текстурный анализ изображений ITVA) происходит переоценка их площади (особенно для окон малых размеров) по сравнению с наземными измерениями. Хуже всего выделяются окна в пологе широколиственных пород.

Преимущество спутниковых измерений заключается в том, что они позволяют исследовать оконную структуру лесов в труднодоступных регионах, а также за счет повторной съемки одних и тех же территорий обеспечивают возможность анализа динамики площади окон и, соответственно, изменения породно-возрастной структуры лесов (Hobi et al., 2015; Nyamgeroh et al., 2018). Оконная структура древесного полога различается в лесных сообществах разного типа и суцессионного статуса. Это может использоваться как косвенный дешифровочный признак при их картографировании. M.L. Hobi с соавт. (2015) в своей работе использовали стереопары спутниковых изображений WorldView-2 для изучения параметров окон древесного полога старовозрастных буковых лесов украинских Карпат. С помощью спутниковых изображений было выявлено, что размер окон в пологе букового леса не превышает 200 м², а доля нарушений, вызванных ураганскими ветрами и снеголомами, меньше 1% площади исследуемой территории. Проверка спутниковых карт окон древостоя на основе наземных данных оказалась сложной задачей, так как не все пробные площади можно было точно пространственно привязать в ходе наземного обследования. Но в целом оценки размеров окон, полученные наземными и дистанционными методами, хорошо согласуются. Таким образом, литературный анализ показывает сложность реализации задачи, а с другой стороны — перспективу разработки и применения дистанционных методов для картографирования оконной структуры лесов и их мониторинга на больших лесных территориях.

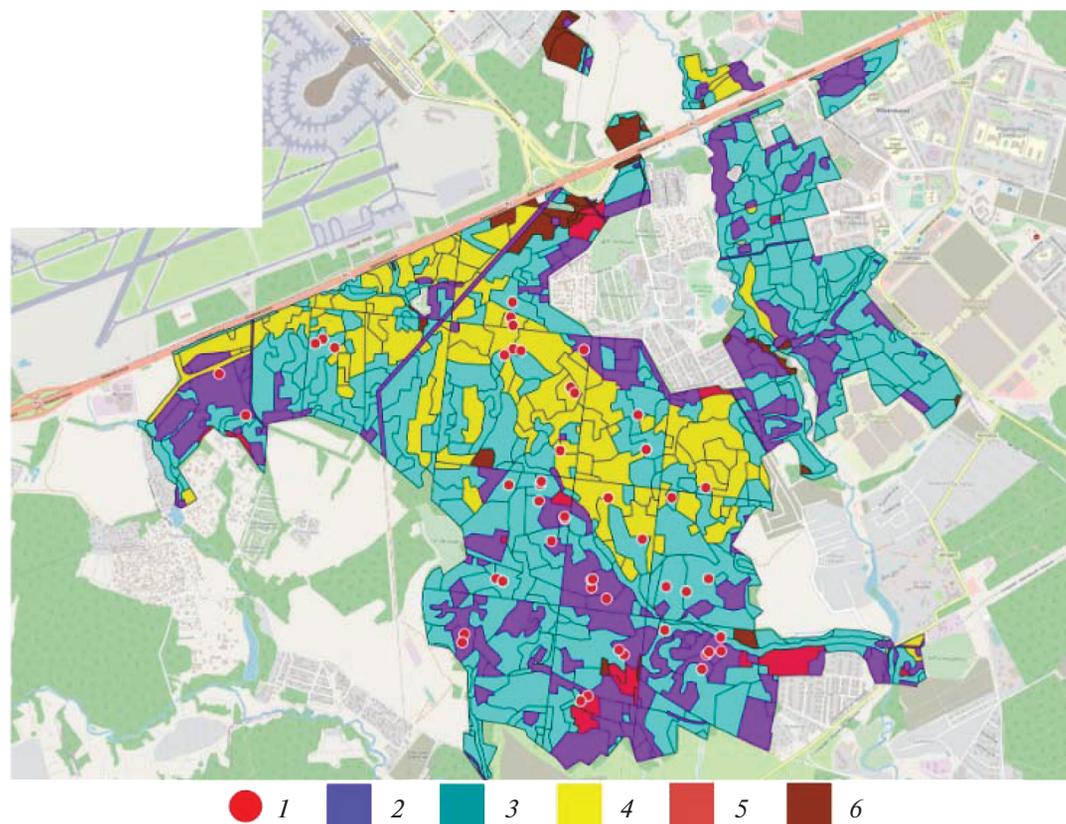


Рис. 1. План лесонасаждений Валуевского лесопарка по преобладающим породам

1 – места расположения наземных площадок 2016–2019 гг.; лесные формации: 2 – *Picea abies*; 3 – *Betula pendula* и *Populus tremula*; 4 – *Tilia cordata*; 5 – *Pinus sylvestris*; 6 – другие породы.

Цель настоящего исследования – оценка различий параметров оконной структуры разных групп лесных сообществ на основе спутниковых изображений детального разрешения. Для этого решались следующие задачи: (1) оценить информативность спектральных каналов и провести классификацию основных групп лесных сообществ по спутниковым данным Sentinel-2b/MSI (10–20 м); (2) сформировать маску окон полога древостоя с использованием панхроматического изображения Ресурс-П1/Геотон (0.8 м); (3) рассчитать морфометрические признаки оконной структуры древостоя и статистическими методами оценить различия значений морфометрических признаков для групп лесных сообществ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на модельной территории Валуевского лесопарка (Новомосковский административный округ г. Москва) (рис. 1). Общая площадь исследуемой территории составляет 1156.33 га (Публичная ..., 2020). Валуевский лесопарк лежит в пределах Апрелевско-Кунцевского ландшафта с доминированием моренных равнин

с абсолютными высотами 190–210 м. В почвенном покрове преобладают дерново-подзолистые почвы на покровном суглинке. Почвообразующая порода характеризуется средне-тяжелосуглинистым гранулометрическим составом (Аккумуляция ..., 2018). По материалам таксации последнего лесоустройства (Материалы лесоустройства ..., 2005). По материалам таксации последнего лесоустройства (Материалы лесоустройства ..., 2005). Значительное распространение имеют вторичные мелколиственные леса, находящиеся на разных стадиях послерубочной сукцессии. Лесные культуры ели и сосны занимают незначительные площади. В статье рассматриваются три доминирующие группы лесных сообществ: (1) лиственный лес с преобладанием липы; (2) лиственный лес с преобладанием березы или осины; (3) хвойный лес с преобладанием ели или сосны.

Выбор групп лесных сообществ проводился на основе анализа материалов последнего лесоустройства и данных выборочных наземных геоботанических и таксационных обследований.

Таблица 1. Характеристика набора данных Sentinel-2

Спектральный канал*	Статистический параметр	Спектральный коэффициент яркости лесов модельной территории для разных дат съемки**						
		янв. 2017 г.	апр. 2017 г.	май 2018 г.	авг. 2017 г.	сент. 2017 г.	дек. 2017 г.	окт. 2018 г.
B3, зеленый (559 нм, 10 м)	Мин.	917	576	490	560	632	978	619
	Макс.	8231	1732	2596	1764	1186	6452	1661
	Среднее	2128	754	656	684	765	2099	814
B4, красный (665 нм, 10 м)	Мин.	917	402	490	343	399	890	390
	Макс.	8002	2065	2596	2150	1203	6808	1506
	Среднее	1417	632	656	432	506	2105	726
B8, БИК (833 нм, 10 м)	Мин.	893	399	344	482	643	1128	355
	Макс.	10512	1203	5586	4066	3490	6836	14332
	Среднее	2480	506	2744	2245	1944	2522	2998
B11, срИК 1 (1610.4 нм, 20 м)	Мин.	62	343	228	251	484	302	389
	Макс.	1439	2150	3692	3166	1984	2884	2702
	Среднее	687	432	1201	1065	1050	807	1310
B12, срИК 2 (2185.7 нм, 20 м)	Мин.	42	0	138	2740	220	2501	86
	Макс.	1310	2168	3360	2260	1038	2501	2183
	Среднее	428	210	138	112	456	769	507

* В скобках указаны центральная длина волны и пространственное разрешение канала.

** Шкала отражает спектральный коэффициент яркости (СКЯ) в целочисленных значениях от 0 до 10000, что соответствует диапазону СКЯ от 0 до 1.0.

Для оценки пространственного распределения лесных сообществ Валуевского лесопарка использовали разносезонные мультиспектральные изображения спутников Sentinel-2, запущенных в 2015 и 2017 г. в рамках научной космической программы Европейской комиссии Copernicus. Мультиспектральный прибор MSI каждого спутника позволяет вести съемку земной поверхности с шириной захвата 290 км, с периодом повторной съемки 5 суток в 13 каналах видимого, ближнего и среднего инфракрасных (ИК) диапазонов различного пространственного разрешения (10, 20 и 60 м) (Sentinel-2 ..., 2020).

Для исследований собран временной ряд безоблачных изображений Sentinel-2 с уровнем обработки Level-2A (Level-2A Algorithm Overview, 2020) за 2017, 2018 и 2019 г. В таблице 1 приводятся параметры пяти каналов и характеристики диапазонов значений (минимум, максимум, среднее значение) спектральных яркостей растительности лесопарка в указанные периоды съемки.

Для спектральных каналов с пространственным разрешением 20 м было проведено геометрическое преобразование стандартным алгоритмом обработки изображений "resampling" с использованием функции бикубической интерполяции (ERDAS Imagine ..., 2014) для получения единого пространственного разрешения всех спектральных каналов.

Для пространственной идентификации окон в древесном пологе использовалось панхроматическое изображение спутника Ресурс-П1, с пространственным разрешением около 1 м. Ресурс-П1 – спутник с оптическими приборами на борту, предназначенный для мониторинга природных и антропогенных объектов Земли (Космические ..., 2020).

Помимо спутниковой информации подготовлены цифровые данные таксации лесов по материалам лесоустройства 2005 г. В период с 2016 по 2019 г. проводились наземные обследования территории, геоботанические описания были выполнены на 53 площадках размером 20 × 20 м, подеревная таксация насаждений – на 15 площадках размером 50 × 50 м (рис. 1).

Схема последовательности этапов исследований представлена на рис. 2. Набор эталонов для классификации групп лесных сообществ формировался на основе материалов по выделительной таксации лесов. Кандидатом в эталоны являлся выдел с участием семи единиц и более древесных пород в составе насаждения, входящих в группу лесных сообществ.

В случаях, когда доля породы в составе насаждения была меньше определенного в исследовании порога (семь единиц), породы одной группы (сосна и ель, береза и осина) суммировались и по-

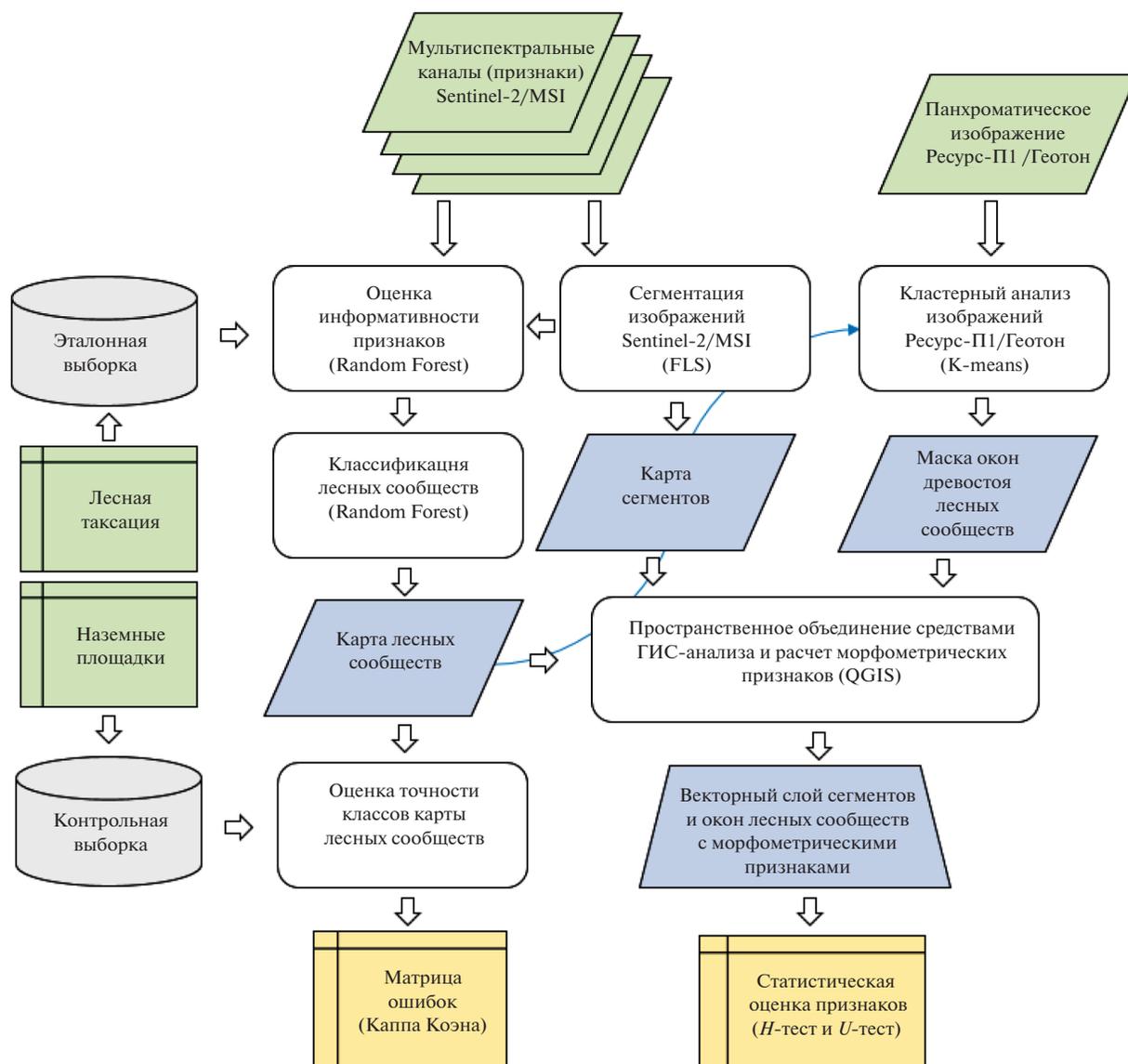


Рис. 2. Схема этапов исследований.

вторно сравнивались с пороговым значением. Контроль соответствия выделов их таксационным характеристикам осуществлялся методом визуального анализа синтезированных спутниковых изображений и данных наземных площадок. Для получения спектрально-однородных эталонов внутри выделов выполнялась сегментация разносезонных мультиспектральных изображений Sentinel-2 методом FLS (Full Lambda Schedule) (Redding et al., 1999) в программе обработки спутниковых изображений ERDAS Imagine. Сегменты использовались в дальнейшем для статистического анализа морфометрических признаков в их границах. С одной стороны это позволило минимизировать влияние ошибок классификации групп лесных сообществ по изображениям Sentinel-2, а с другой стороны – оценить уровень различимости

усредненных на сегмент значений морфометрических признаков по отношению к их исходным значениям на уровне отдельного окна.

Эталонная выборка использовалась для оценки информативности мультиспектральных каналов (признаков) и настройки модели классификации с обучением “случайный лес” (Breiman, 2001). Выбор алгоритма “случайный лес” обусловлен его более высокой точностью классификации лесов по сравнению с другими методами тематической обработки изображений (Maxwell et al., 2018).

Проверку результатов классификации групп лесных сообществ выполняли на основе данных наземных обследований. Каждая площадка была отнесена к одной из групп сообществ. Затем пространственно площадки совмещали с тематиче-

ской картой лесных сообществ, из которой извлекались пиксели с классами, попавшие на площадку. Оценку точности тематической карты лесных сообществ выполняли на основе анализа матрицы ошибок с оценкой показателя каппы Коэна (k) (Крамер, 1975).

В рамках работы мы принимаем минимальный размер окна, равный 20 м², что согласуется со средним размером крон ели и липы в условиях Подмосковья – 15–27 м² (Абатуров, Меланхолин, 2004). По причине отсутствия на территории исследования участков крупных нарушений (более 1 га, McCarthy, 2001) верхний предел размера окна нами не устанавливался.

На следующем этапе исследований выполнялся кластерный анализ спутниковых изображений детального пространственного разрешения Ресурс-П1/Геотон для выделения оконной структуры древесного полога модельной территории. Кластеры окон включают пиксели с низкими значениями яркостей, которым соответствуют не только окна древостоя, но и затененные участки крон деревьев верхнего и подчиненных ярусов. Так как применение пороговых методов невозможно из-за высокой вариабельности значений яркости окон для лесных сообществ, мы использовали неуправляемую избыточную классификацию на основе метода K -means (Mirkes, 2011), с последующим визуальным дешифрированием классов для каждой группы лесных сообществ отдельно и их объединением в два класса “окно” и “лес”.

Далее средствами ГИС растровые слои сегментов и маски окон древесного полога преобразовывали в векторный формат и пространственно пересекались, используя функции расширения PostGIS – `st_intersects` (https://postgis.net/docs/ST_Intersects.html), `st_within` (https://postgis.net/docs/ST_Within.html). Для векторного слоя окон были рассчитаны следующие морфометрические характеристики: площадь (S), периметр окна (P), их отношение ($P : S$), округлость форм (1) и ряд фрактальных признаков (2)–(5), а именно (Getzin et al., 2012):

$$CIRC = \frac{4\pi S}{P^2}, \quad (1)$$

где $CIRC$ – округлость окна, S – площадь окна, P – периметр окна

$$GSCI = P\sqrt{4\pi S}, \quad (2)$$

где $GSCI$ – комплексный индекс формы окна, S – площадь окна, P – периметр окна

$$PFD = \frac{2 \ln P}{\ln S}, \quad (3)$$

где PFD – фрактальная размерность окна, S – площадь окна, P – периметр окна

$$FDI = \frac{\left(\frac{2 \ln P}{4}\right)}{\ln S}, \quad (4)$$

где FDI – индекс фрактальной размерности окна, S – площадь окна, P – периметр окна

$$FD = \frac{\left(\frac{2 \ln P}{\sqrt{4\pi}}\right)}{\ln S}, \quad (5)$$

где FD – фрактальная размерность, S – площадь окна, P – периметр окна

Для определения различий в значениях морфометрических признаков трех групп лесных сообществ использовались непараметрический H -тест Краскела–Уоллиса (Kruskal, Wallis, 1952) и его параметрический аналог – U -тест Манна–Уитни (Mann, Whitney, 1947). Анализ морфометрических признаков проводился с использованием двух наборов данных: (1) на уровне отдельных окон, принадлежащих группам лесных сообществ, с применением H -теста; в этом случае каждый полигон в векторном слое рассматривался как отдельное окно, принадлежащее к одной из групп лесных сообществ; (2) на уровне сегментов с применением U -теста; второй тест проводился для выборки из усредненных и взвешенных значений морфометрических признаков в границах сегмента, принадлежащего одной из трех групп лесных сообществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ информативности спектральных каналов Sentinel-2/MSI показал, что увеличение их числа влияет на результаты классификации лесных сообществ. Однако вклад различен и зависит от фенологического периода съемки лесов и спектрального диапазона (длины волны). Наибольший вклад в распознавание трех групп лесных сообществ из 35 спектральных каналов (признаков), полученных в разные вегетационные сезоны, вносят средние ИК диапазоны В11 (1565–1655 нм) за май, сентябрь и декабрь 2017 г. и В12 (2100–2280 нм) – за август 2017 и май 2018 г. Следующими по значимости являются ближний ИК диапазон В8, полученный при съемке в мае и декабре 2018 г., а зеленый В3 и красный В4 диапазоны – для апреля 2017 г. и октября 2018 г., соответственно. Классификация групп лесных сообществ алгоритмом “случайный лес” выполнялась по трем наборам признаков, а именно 15, 21 и 35 спектральных диапазонов.

Интегральная точность классификации лесных сообществ с 15 признаками составила 0.80 (каппа $k = 0.64$), 21 признаками – 0.89 ($k = 0.84$) и для 35 признаков – 0.96 ($k = 0.88$). Наилучший результат классификации групп лесных сообществ

Таблица 2. Различия морфометрических признаков оконной структуры лесных сообществ

Тест	<i>CIRC</i>	<i>S</i>	<i>P</i>	<i>GSCI</i>	<i>PFD</i>	<i>FDI</i>	<i>FD</i>	<i>P : S</i>
На уровне отдельных окон лесных сообществ								
<i>H</i> -тест	517.97	1718.4	996.61	517.95	2229.2	29.079	37.219	2064.9
<i>p</i> -значение	<2.2e-16	<2.2e-16	<2.2e-16	<2.2e-16	<2.2e-16	4.848e-07	8.278e-09	<2.2e-16
На уровне средних характеристик окон в сегментах лесных сообществ								
<i>U</i> -тест	–	24.0	19.3	19.0	–	–	–	18.7
<i>p</i> -значение	>0.05	0.000116	0.00321	0.00311	>0.05	>0.05	>0.05	0.01139

Примечание. Расшифровка аббревиатур признаков дана в тексте. Прочерки соответствуют результатам *U*-теста, не позволяющим отклонить “нулевую” гипотезу.

Таблица 3. Средняя площадь и доля площади окон в сегменте для хвойных, мелколиственных и широколиственных (липовых) сообществ

Группа лесных сообществ	Площадь окна в сегменте, га		Доля площади окон в сегменте, %	
	μ	σ	μ	σ
Хвойные	70.3	75.4	25.9	7.6
Мелколиственные	48.1	49.2	17.5	6.7
Широколиственные	42.4	32.2	14.1	5.9

Примечание. μ – среднее значение, σ – стандартное квадратичное отклонение

по спутниковым изображениям Sentinel-2 представлен на рис. 3а.

Результат классификации панхроматического изображения Ресурс-П1/Геотон содержал 200 классов, из которых классы с низкими значениями пикселей изображения были визуальнo объединены в группу классов, характеризующих “окно”. Все остальные классы были сгруппированы в группу “лес”. Полученная бинарная маска окон использовалась для исследования различий морфометрических параметров оконной структуры трех групп лесных сообществ (рис. 3б).

Результаты тестирования различий морфометрических признаков двумя тестами позволили выявить наиболее информативные из них для обоих уровней (табл. 2). Наибольшие значения *H*-теста на уровне отдельных окон лесных сообществ имеют фрактальная размерность окна (*PFD*) ($H = 2229.2$), отношение периметра к площади окна (*P : S*) ($H = 2064.9$) и площадь окна (*S*) ($H = 1718.4$).

Наибольшие значения *U*-теста для средних значений морфометрических признаков на уровне сегментов лесных сообществ имеют *S* ($U = 24.0$), периметр окна (*P*) ($U = 19.3$), комплексный индекс формы окна (*GSCI*) ($U = 19.0$) и *P : S* ($U = 18.7$). Таким образом, *P : S* и *S* сохраняют свои различия в группах лесных сообществ даже

при их осреднении на уровне сегментов. Статистический анализ также показал, что средняя площадь окна в хвойных древостоях и доля площади окон в сегменте превышает аналогичные значения для мелколиственных и широколиственных пород (табл. 3, рис. 4).

Анализ литературных источников показывает, что оконная структура полога лесных сообществ определяется одновременно идущими процессами образования и закрытия окон (Kenderes et al., 2009). Параметры оконной структуры специфичны для разных типов лесных сообществ и зависят от многих факторов, которые можно объединить в две группы, соответствующие названным выше динамическим процессам. Первая группа включает факторы, связанные с интенсивностью отпада (смертностью) деревьев: возраст и размер деревьев, ветровальность, различные патогены, положение в ландшафте. Вторая группа объединяет факторы, определяющие скорость закрытия окон, такие как боковой рост, предварительный подрост и др.

В работе S.E. Dahir, C.G. Lorimer (1996) исследовалась оконная структура в широколиственных лесах на разных стадиях развития (молодых, спелых и старовозрастных) на севере США, установлена зависимость размера окон от возраста и размера деревьев. Средняя площадь окна в молодых насаждениях была в 4 раза меньше, а доля окон в

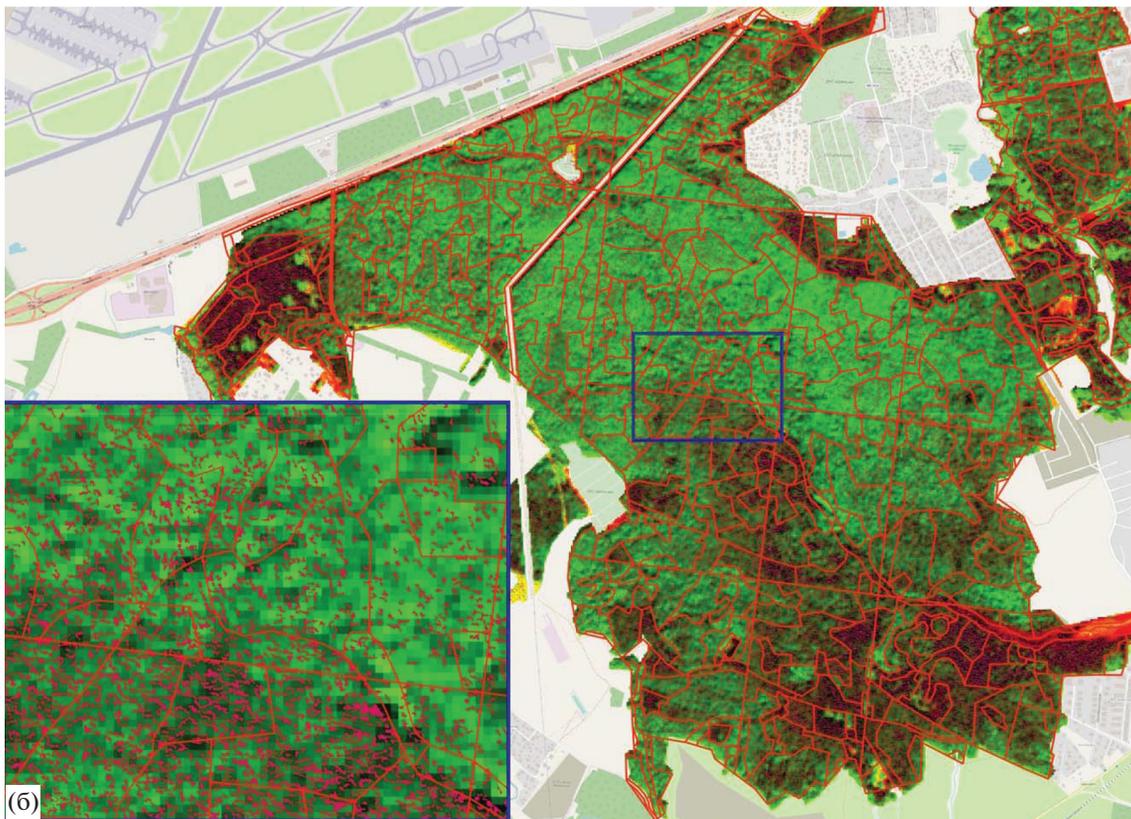
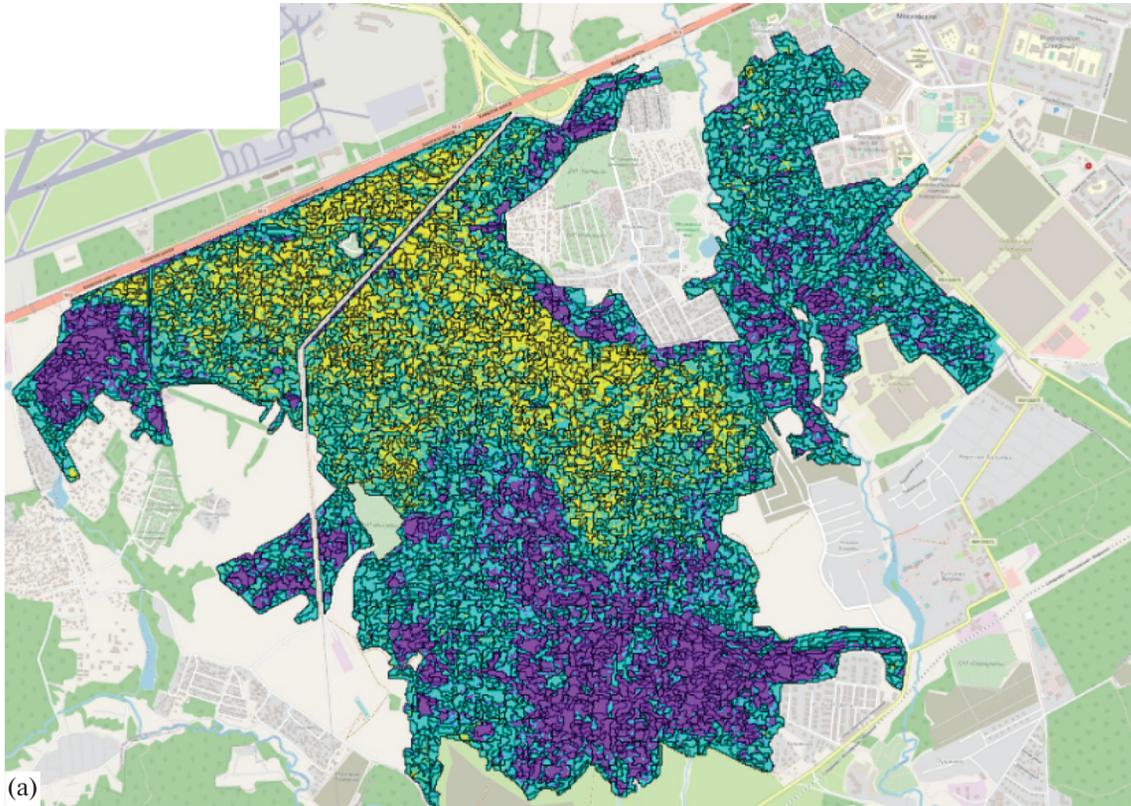


Рис. 3. Результаты обработки спутниковых изображений: (а) карта групп лесных сообществ с границами сегментов; (б) маска окон лесов с границами выделов. 1 – с преобладанием липы, 2 – мелколиственные, 3 – с преобладанием хвойных.

общей площади насаждений – в 2 раза меньше, чем в старовозрастных насаждениях. Сходные результаты получены для лесов из дугласовой пихты (псевдотсуги) (Spies, Franklin, 1989). Показано, что на оконную динамику могут оказывать влияние различные патогены (Kneeshaw, Bergeron, 1998; Pham et al., 2004; Messier et al., 2005). Одним из важных факторов, определяющих интенсивность образования окон, является ветровальность деревьев, которая зависит от вида (Kenderes et al.,

2009) и возраста деревьев, а также положения в ландшафте (Мирин, 2010).

Скорость закрытия окон, в первую очередь, определяется их размером. Мелкие окна (диаметр которых не превышает высоту окружающих деревьев) закрываются намного быстрее крупных, обычно это происходит в результате бокового разрастания ветвей деревьев (Ulanova, 2000; McCarthy, 2001; Kucbel et al., 2010). Скорость бокового роста широколиственных деревьев оценивает-

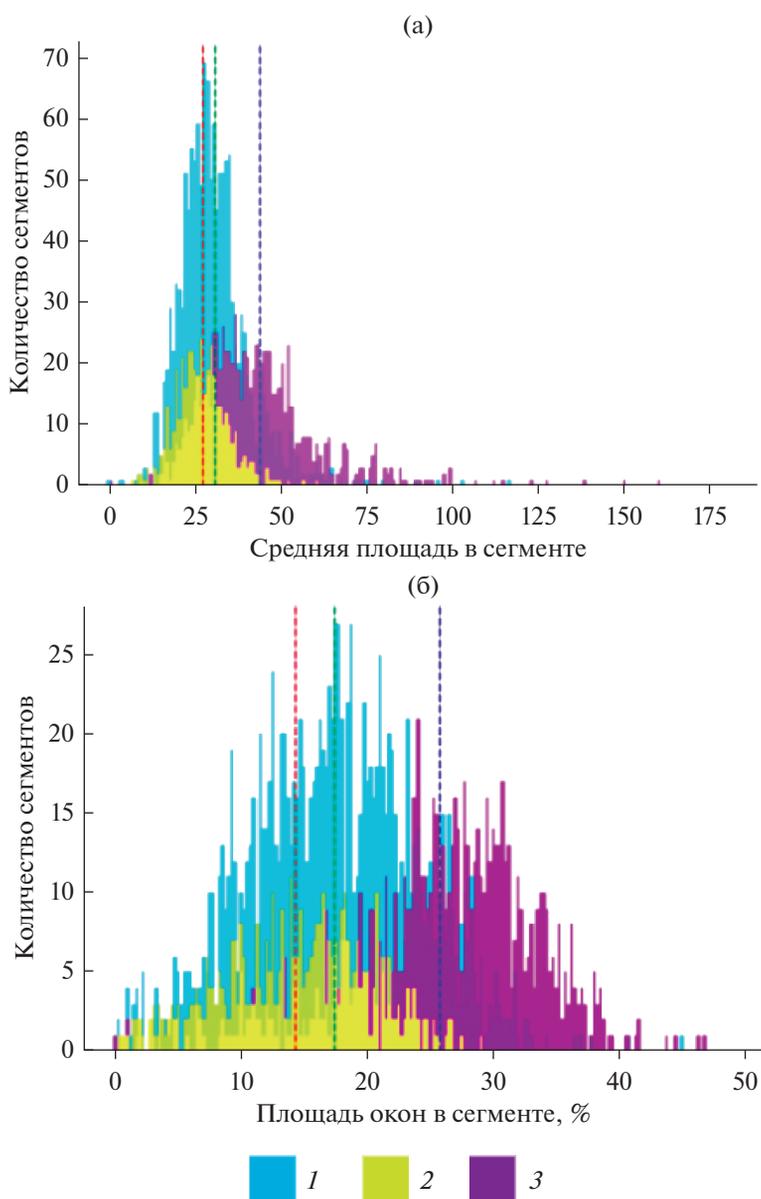


Рис. 4. Распределение числа сегментов хвойных, мелколиственных и широколиственных (липовых) сообществ по среднему значению площади окна (а) и доли площади окон в сегменте (б). 1 – мелколиственные, 2 – липа, 3 – ель.

ся в 4–26 см в год (Runkle, 1985, цит. по: McCarthy, 2001). Однако хвойные деревья с моноподиальным ростом имеют ограниченную способность для заполнения освобождающегося пространства посредством гибкого изменения ветвления (Kuuluvainen, 1994; Pham et al., 2004), поэтому окна в хвойных лесах могут быть более долговечными. На скорость закрытия окон может оказывать влияние хорошо развитый подчиненный (второй) подъярус древостоя, деревья которого способны быстро заполнять образующиеся в пологе открытые участки (Kenderes et al., 2009).

В нашей работе наибольшие значения среднего размера окна и доли площади окон в сегменте получены для группы хвойных сообществ. Этот результат можно объяснить несколькими причинами: хвойные насаждения на исследуемой территории имеют самый большой возраст, деревья ели и сосны достигают наибольшей высоты (более 30 м), еловые сообщества довольно сильно пострадали от вспышки короеда-типографа в 2010–2014 гг., ель, имеющая поверхностную корневую систему, в большей степени подвержена ветровалам, чем лиственные деревья. Возраст мелколиственных насаждений (80–100 лет) приближается к пределу долговечности березы и осины. Многие деревья имеют стволовые гнили, что определяет их ветровальность и ветроломность. Отпад деревьев верхнего яруса происходит достаточно активно, но из-за того, что в мелколиственных сообществах обычно уже сформировался высокий второй подъярус из ели и, в меньшей степени, липы и клена, процесс окнообразования в этих сообществах выражен не так сильно. Для липовых сообществ характерны наименьшие значения среднего размера и доли окон. Это определяется способностью липы к боковому разрастанию кроны, большей долговечностью по сравнению с мелколиственными видами и меньшей ветровальностью вследствие относительно небольшой высоты деревьев (до 25 м) и глубокой корневой системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведены исследования по оценке различий параметров оконной структуры трех групп лесных сообществ Валуевского лесопарка. Для этого создана карта лесных сообществ с использованием 35 спектральных признаков разносезонных изображений Sentinel-2/MSI (10–20 м). Наибольшую информативность при классификации групп лесных сообществ показали средние ИК каналы Sentinel-2 за май, август, сентябрь и декабрь 2017 и май 2018 г. Точность карты составила 0.96 ($k = 0.88$). С помощью кластерного анализа из 200 классов и визуального дешифрирования панхроматического изображения Ресурс-П1/Геотон

(0.8 м) была сформирована маска окон полого древостоя и рассчитаны восемь морфометрических признаков на основе литературных данных. На уровне отдельных окон лесных сообществ значения площади, периметра и их отношения, а также фрактальная размерность окна имеют статистически значимые различия для каждой из трех групп. Для средних значений морфометрических признаков на уровне сегментов статистически значимыми признаками являются площадь и периметр окна, их отношение и комплексный индекс формы окна. Выявлены различия в значениях средней площади окна и его доли в сегменте для хвойных и лиственных сообществ. Связано это с различным световым режимом, влияющим на восстановление подроста в сообществах, а также строением крон хвойных и лиственных пород, последние из которых способны занимать освободившееся пространство за счет активного роста боковых побегов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров А.В., Меланхолин П.Н.* Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: Гриф и К°. 2004. 333 с.
- Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Лукиной Н.В. М: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
- Дылис Н.В.* Основы биогеоценологии. М.: Наука, 1978. 172 с.
- Космические аппараты типа “Ресурс-П” (находятся в эксплуатации). URL: http://www.ntsomz.ru/ks_dzz/satellites/resurs_p (дата обращения: 23.04.2020).
- Крамер Г.* Математические методы статистики. М.: Мир, 1975. 648 с.
- Материалы лесоустройства лесхоза Экспериментальный Москворецкий, Таксационное описание (по состоянию на 01.01.05 года).
- Мирин Д.М.* Причины и следствия высокой ветровальности приручьевых еловых лесов // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2010. № 13. С. 111–120.
- Публичная кадастровая карта Московской области. Интернет ресурс. URL: <https://публичная-кадастровая-карта.рф/московская-область/> (дата обращения 21.01.2020).
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г.* Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 25–33.
- Широков А.И.* Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного биоразнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19–27.
- Bagaram M.B., Giuliarelli D., Chirici G., Giannetti F., Barbati A.* UAV Remote Sensing for Biodiversity Monitoring: Are Forest Canopy Gaps Good Covariates? // Remote Sensing. 2018. V. 10. P. 1397.

- Barton I., Király G., Czimmer K., Hollaus M., Pfeifer N.* Treefall Gap Mapping Using Sentinel-2 Images // *Forests*. 2017. V. 8. № 11. P. 426.
- Breiman L.* Random forests // *Machine Learning*. 2001. V. 45. № 1. P. 5–32.
- Dahir S.E., Lorimer C.G.* Variation in canopy gap formation among developmental stages of northern hardwood stands // *Canadian J. Forest Research*. 1996. V. 26. № 10. P. 1875–1892.
- Drobyshev I.V.* Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in Sphagnum–Myrtillus old-growth forests // *Forest Ecology and Management*. 1999. V. 115. Iss. 1. P. 71–83.
- ERDAS IMAGINE 2014 Product Description. URL: <https://ru.scribd.com/document/254309118/ERDAS-IMAGINE-2014-Product-Description-sflb> (дата обращения: 23.04.2020).
- Fox T.J., Knutson M.G., Hines R.K.* Mapping Forest Canopy Gaps Using Air-Photo Interpretation and Ground Surveys // *Wildlife Society Bulletin*. 2000. V. 28. № 4. P. 882–889.
- Getzin S., Wiegand K., Schöning I.* Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles // *Methods in Ecology and Evolution*. 2012. V. 3. Iss. 2. P. 397–404.
- Hobi M.L., Ginzler C., Commarmot B., Bugmann H.* Gap pattern of the largest primeval beech forest of Europe revealed by remote sensing // *Ecosphere*. 2015. V. 6. Iss. 5. P. 1–15.
- Kenderes K., Král K., Vrška T., Standovár T.* Natural Gap Dynamics in a Central European Mixed Beech–Spruce–Fir Old-Growth Forest // *Ecoscience*. 2009. V. 16. P. 39–47.
- Kneeshaw D., Bergeron Y.* Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest // *Ecology*. 1998. V. 79. № 3. P. 783–794.
- Kruskal W.H., Wallis W.A.* Use of ranks in one-criterion variance analysis // *Journal of the American Statistical Association*. 1952. V. 47. № 260. P. 583–621.
- Kucbel S., Jaloviar P., Saniga M., Vencurik J., Klimaš V.* Canopy gaps in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians // *European Journal of Forest Research*. 2010. V. 129. P. 249–259.
- Kuuluvainen T.* Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // *Annales Zoologici Fennici*. 1994. V. 31. № 1. P. 35–51.
- Level-2A Algorithm Overview. URL: <https://earth.esa.int/web/sentinel/technical-guides/sentinel-2-msi/level-2a/algorithm> (дата обращения: 23.04.2020).
- Mann H.B., Whitney D.R.* On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // *Annals of Mathematical Statistics*. 1947. № 18. P. 50–60.
- Maxwell A.E., Warner T.A., Fang F.* Implementation of machine-learning classification in remote sensing: an applied review // *International J. Remote Sensing*. 2018. V. 39. Iss. 9. P. 2784–2817.
- McCarthy J.* Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests // *Environmental Reviews*. 2001. V. 9(1). P. 1–59.
- Messier J., Kneeshaw D., Bouchard M., de Römer A.* A comparison of gap characteristics in mixedwood old-growth forests in eastern and western Quebec // *Canadian J. Forest Research*. 2005. V. 35. P. 2510–2514.
- Mirkes E.M.* K-means and K-methods applet. University of Leicester, 2011. URL: http://www.math.le.ac.uk/people/ag153/homepage/KmeansKmedoids/Kmeans_Kmedoids.html (дата обращения 28.01.2021 г.).
- Musco A., Bagnato S., Sidari M., Mercurio R.* A review of the roles of forest canopy gaps // *Journal of Forestry Research*. 2014. V. 25. № 4. P. 725–736.
- Nyamgeroh B.B., Groen T.A., Weir M.J.C., Dimov P., Zlatanov T.* Detection of forest canopy gaps from very high resolution aerial images // *Ecological Indicators*. 2018. V. 95. P. 629–636.
- Pham A.T., De Grandpré L., Gauthier S., Bergeron Y.* Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the north-eastern boreal forest of Quebec // *Canadian J. Forest Research*. 2004. V. 34. P. 353–364.
- Redding N.J., Crisp D.J., Tang D.H., Newsam G.N.* An efficient algorithm for Mumford-Shah segmentation and its application to SAR imagery // *Proceedings of the 1999 Conference on Digital Image Computing: Techniques and Applications (DICTA-99)*. 1999. P. 35–41.
- Runkle J.R.* Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. General technical report PNW-GTR-283. Portland, Or., U.S.: Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 1992. 44 p.
- Schliemann S.A., Bockheim J.G.* Methods for studying treefall gaps: a review // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 261. P. 1143–1151.
- Sentinel-2 MSI instrument: URL <https://sentinels.copernicus.eu/web/sentinel/technical-guides/sentinel-2-msi/msi-instrument> (дата обращения 29.01.2020 г.).
- Spies T.A., Franklin J.F.* Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest // *Ecology*. 1989. V. 70. P. 543–545.
- Tyrrell L.E., Crow T.R.* Structural characteristics of old-growth hemlock–hardwood forests in relation to age // *Ecology*. 1994. V. 75. P. 370–386.
- Ulanova N.G.* The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 135. P. 155–167.
- White J.C., Tompalski P., Coops N.C., Wulder M.A.* Comparison of airborne laser scanning and digital stereo imagery for characterizing forest canopy gaps in coastal temperate rainforests // *Remote Sensing of Environment*. 2018. V. 208. P. 1–14.
- Zielewska-Büttner K., Adler P., Ehmann M., Braunisch V.* Automated Detection of Forest Gaps in Spruce Dominated Stands Using Canopy Height Models Derived from Stereo Aerial Imagery // *Remote sensing*. 2016. V. 8. № 3. P. 175.

Informativeness of Spectral and Morphometric Characteristics of the Canopy Gap Structure Based on the Remote Sensing Data

A. V. Komarov^{1,*}, D. V. Ershov¹, and E. V. Tikhonova¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of Russian academy of Sciences,
Profsoyuznaya str., 84/32, b. 14, Moscow, 117997 Russia

*E-mail: vins90nuar@gmail.com

The differences in morphometric features of the canopy gap structure of the three dominating forest types in the Valuevsky forest park were investigated based on high-resolution and detailed resolution remote sensing data. The classification of the forest communities groups (deciduous forest with a predominance of lime, deciduous forest with a predominance of birch or aspen, and coniferous forest with a predominance of spruce or pine) was carried out by the Random forest method using Sentinel-2/MSI multispectral satellite images with accuracy of 0.96 ($\kappa = 0.88$). Sentinel-2 data were used to create a layer of segments – spectrally homogeneous forest parcels. Forest gaps were obtained by cluster analysis using Resurs-P1 Geoton panchromatic data with visual interpretation of clusters. Eight morphometric parameters were calculated for each gap. The differences were analyzed at the segment level (the Mann-Whitney U test) and for all gap sets of each forest communities group (Kruskal-Wallis H test). The highest values of U -test for the average values of morphometric features at the level of forest communities segments were received for the gap area ($U = 24$), gap perimeter ($U = 19.3$), the gap shape complexity index ($U = 19.0$), and the ratio of perimeter to the gap area ($U = 18.7$). The highest values of the H -test at the level of individual gaps were obtained for the fractal dimension of the gap ($H = 2229.2$), the ratio of the perimeter to gap area ($H = 2064.9$) and the gap area ($H = 1718.4$). Analysis of the results and literature allowed to determine the possible reasons for the differences in the gap structure and gap parameters of coniferous, small-leaved and lime communities of the model territory.

Keywords: canopy gap structure, coniferous-deciduous forests, remote sensing, classification of forest communities, segmentation, random forest.

Acknowledgements: The research was carried within the framework of state Contract with CEPF RAS № AAAA-A18-118052590019-7, field studies financed by the RSF project № 16-17-10284.

REFERENCES

- Abaturov A.V., Melanholin P.N., *Estestvennaja dinamika lesa na postojannyh probnyh ploshhadjah v Podmoskov'e* (Natural forest dynamics on permanent sample plots in the Moscow region), Tula: Grif i K^o, 2004, 333 p.
- Akkumuljacija ugljeroda v lesnyh pochvah i sukcesionnyj status lesov* (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status), Moscow: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2018, 232 p.
- Bagaram M.B., Giuliarelli D., Chirici G., Giannetti F., Barbati A., UAV Remote Sensing for Biodiversity Monitoring: Are Forest Canopy Gaps Good Covariates?, *Remote Sensing*, 2018, Vol. 10, pp. 1397.
- Barton I., Király G., Czimber K., Hollaus M., Pfeifer N. Treefall Gap Mapping Using Sentinel-2 Images, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 11, pp. 426.
- Breiman L. Random forests, *Machine Learning*, 2001, Vol. 45, No. 1, pp. 5–32.
- Dahir S.E., Lorimer C.G. Variation in canopy gap formation among developmental stages of northern hardwood stands, *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, Vol. 26, No. 10, pp. 1875–1892.
- Drobyshev I.V. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in Sphagnum–Myrtillus old-growth forests, *Forest Ecology and Management*, 1999, Vol. 115, Issue 1, pp. 71–83.
- Dylis N.V. *Osnovy biogeocenologii* (Basics of biogeocenology), Moscow: Nauka, 1978, 172 p.
- ERDAS IMAGINE 2014 Product Description, available at: <https://ru.scribd.com/document/254309118/ERDAS-IMAGINE-2014-Product-Description-sflb> (April 23, 2020)
- Fox T.J., Knutson M.G., Hines R.K., Mapping Forest Canopy Gaps Using Air-Photo Interpretation and Ground Surveys, *Wildlife Society Bulletin*, 2000, Vol. 28, No. 4, pp. 882–889.
- Getzin S., Wiegand K., Schöning I., Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles, *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, Vol. 3, Issue 2, pp. 397–404.
- Hobi M.L., Ginzler C., Commarmot B., Bugmann H., Gap pattern of the largest primeval beech forest of Europe revealed by remote sensing, *Ecosphere*, 2015, Vol. 6, Issue 5, pp. 1–15.
- Kenderes K., Král K., Vrška T., Standovár T. Natural Gap Dynamics in a Central European Mixed Beech-Spruce-Fir Old-Growth Forest, *Ecoscience*, 2009, Vol. 16, pp. 39–47.
- Kneeshaw D., Bergeron Y., Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest, *Ecology*, 1998, Vol. 79, No. 3, pp. 783–794.
- Kosmicheskie apparaty tipa “Resurs-P” (Spacecraft of the “Resurs-P” type), available at: http://www.nt-somz.ru/ks_dzz/satellites/resurs_p (April 23, 2020)
- Kramer G., *Matematicheskie metody statistiki* (Mathematical Methods of Statistics), Moscow: Mir, 1975, 648 p.
- Kruskal W.H., Wallis W.A., Use of ranks in one-criterion variance analysis, *Journal of the American Statistical Association*, 1952, Vol. 47, No. 260, pp. 583–621.

- Kucbel S., Jaloviar P., Saniga M., Vencurik J., Klimaš V., Canopy gaps in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians, *European Journal of Forest Research*, 2010, Vol. 129, pp. 249–259.
- Kuuluvainen T., Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review, *Annales Zoologici Fennici*, 1994, Vol. 31, No. 1, pp. 35–51.
- Level-2A Algorithm Overview, available at: <https://earth.esa.int/web/sentinel/technical-guides/sentinel-2-msi/level-2a/algorithm> (April 23, 2020)
- Mann H.B., Whitney D.R., On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other, *Annals of Mathematical Statistics*, 1947, No. 18, pp. 50–60.
- Materialy lesoustrojstva leshoza Jeksperimental'nyj Moskvoreckij, Taksacionnoe opisanie (po sostojaniju na 01.01.05 goda)* (Forest inventory materials of the experimental forestry Moskvoretsky, Taxation description (as of 01.01.05)), 2005
- Maxwell A.E., Warner T.A., Fang F., Implementation of machine-learning classification in remote sensing: an applied review, *International Journal of Remote Sensing*, 2018, Vol. 39, Issue 9, pp. 2784–2817.
- McCarthy J., Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests, *Environmental Reviews*, 2001, Vol. 9, No. 1, pp. 1–59.
- Messier J., Kneeshaw D., Bouchard M., de Römer A., A comparison of gap characteristics in mixedwood old-growth forests in eastern and western Quebec, *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, Vol. 35, pp. 2510–2514.
- Mirin D.M., Prichiny i sledstviya vysokoj vetroval'nosti priruch'evyh elovyh lesov (Causes and Consequences of the High Windfall in the Brook Spruce Forests), *Uchenye zapiski Rossijskogo gosudarstvennogo gidrometeorologičeskogo universiteta*, 2010, No. 13, pp. 111–120.
- Mirkes E.M., K-means and K-methods applet, Leicester, University of Leicester, 2011, available at: http://www.math.le.ac.uk/people/ag153/homepage/KmeansKmedoids/Kmeans_Kmedoids.html (January 28, 2021)
- Muscolo A., Bagnato S., Sidari M., Mercurio R., A review of the roles of forest canopy gaps, *Journal of Forestry Research*, 2014, Vol. 25, No. 4, pp. 725–736.
- Nyamgeroh B.B., Groen T.A., Weir M.J.C., Dimov P., Zlatanov T., Detection of forest canopy gaps from very high resolution aerial images, *Ecological Indicators*, 2018, Vol. 95, pp. 629–636.
- Pham A.T., De Grandpré L., Gauthier S., Bergeron Y., Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec, *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, Vol. 34, pp. 353–364.
- Publichnaja kadaastrovaja karta Moskovskoj oblasti (Public cadastral map of the Moscow region), available at: <https://публичная-кадастровая-карта.рф/московская-область/> (January 21, 2020)
- Redding N.J., Crisp D.J., Tang D.H., Newsam G.N., An efficient algorithm for Mumford-Shah segmentation and its application to SAR imagery, *Digital Image Computing: Techniques and Applications (DICTA-99)*, Proceedings of the Conference, 1999, pp. 35–41.
- Runkle J.R. *Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps*. General technical report PNW-GTR-283, Portland, Department of Agriculture. Forest Service. Pacific Northwest Research Station, 1992, 44 p.
- Schliemann S.A., Bockheim J.G., Methods for studying treefall gaps: a review, *Forest Ecology and Management*, 2011, Vol. 261, pp. 1143–1151.
- Sentinel-2 MSI instrument, available at: <https://sentinels.copernicus.eu/web/sentinel/technical-guides/sentinel-2-msi-instrument> (January 29, 2020)
- Shirokov A.I. Ispol'zovanie metoda parcelljarnogo analiza dlja ocenki strukturnogo bioraznoobrazija lesnyh soobshhestv (Using the parcel analysis method to assess the structural biodiversity of forest communities), *Lesovedenie*, 2005, No. 1, pp. 19–27.
- Smirnova O.V., Bobrovskij M.V., Hanina L.G., Ocenka i prognoz sukcesionnyh processov v lesnyh cenozah na osnove demograficheskikh metodov (Assessment and forecast of succession processes in forest cenoses based on demographic methods), *Bjulleten' MOIP. Otdelenie biologičeskoe*, 2001. Vol. 106, Issue 5, pp. 25–33.
- Spies T.A., Franklin J.F., Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest, *Ecology*, 1989, Vol. 70, pp. 543–545.
- Tyrrell L.E., Crow T.R., Structural characteristics of old-growth hemlock–hardwood forests in relation to age, *Ecology*, 1994, Vol. 75, pp. 370–386.
- Ulanova N.G., The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 135, pp. 155–167.
- White J.C., Tompalski P., Coops N.C., Wulder M.A., Comparison of airborne laser scanning and digital stereo imagery for characterizing forest canopy gaps in coastal temperate rainforests, *Remote Sensing of Environment*, 2018, Vol. 208, pp. 1–14.
- Zielewska-Büttner K., Adler P., Ehmann M., Braunisch V., Automated Detection of Forest Gaps in Spruce Dominated Stands Using Canopy Height Models Derived from Stereo Aerial Imagery, *Remote sensing*, 2016, Vol. 8, No. 3, pp. 175.

УДК 581.543630.181

ОСОБЕННОСТИ РОСТА РОБИНИИ ПСЕВДОАКАЦИИ В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ

© 2021 г. Н. В. Иванисова^а, Р. Г. Седой^а, О. И. Бабошко^а, Л. В. Куринская^а. *^аНовочеркасский инженерно-мелиоративный институт им. А.К. Кортунова – филиал ФГБОУ ВО Донской государственной аграрной университет, ул. Пушкинская, 111, Ростовская обл., Новочеркасск, 346428 Россия

*E-mail: lyubov.kurinskay@mail.ru

Поступила в редакцию 21.01.2020 г.

После доработки 20.04.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Robinia pseudoacacia L. – широко распространенный вид в защитных насаждениях на юге России. Быстрота роста, неприхотливость в выращивании сделали ее одной из самых популярных пород в защитном озеленении. Но в то же время есть ряд авторов, которые продолжают считать ее малоценной и неперспективной породой из-за недолговечности в степной зоне. Изменения климатических условий, которые наблюдаются в последние десятилетия, постепенно сдвигают границы агроклиматических зон. Так, например, территория расположения объектов исследования – засушливая степь Ставропольского края к настоящему моменту приобрела – черты очень засушливой зоны. Изменение климатических условий влечет за собой и изменение адаптационных механизмов древесно-кустарниковой растительности. В результате проведенных исследований установлено, что на приживаемость робинии в условиях засушливой степи в первый год влияет количество выпавших осадков, а в последующие – наличие резких колебаний температуры в весенне-осенний период и высокие температуры в летний. Данному виду не так страшны максимально высокие или же низкие температуры, как частота их колебаний от отрицательных до положительных. Рост насаждений робинии псевдоакация определяется совокупностью факторов, таких как “количество осадков + плодородие почв + температура воздуха”. В последние годы отмечается тенденция уменьшения количества осадков, что в значительной мере влияет на приживаемость и рост робинии. Биологическая устойчивость определяется не только метеоусловиями зимнего периода, но и в значительной степени физиологическим состоянием растений в предшествующий весенне-летний сезон. Анализ данных по ходу роста робинии показал, что развитие насаждений в степной зоне Ставропольского края идет относительно медленно в первые годы и интенсивно – в последующие, при наличии доступной почвенной влаги в летний период и отсутствии резких колебаний температуры в осенне-весенний период.

Ключевые слова: робиния псевдоакация, защитные насаждения, рост, устойчивость, адаптационные механизмы, степная зона.

DOI: 10.31857/S0024114821030062

Сторонниками выращивания робинии псевдоакация в защитных насаждениях были В.И. Гомилевский (1880), А.В. Альбенский (1949), С.Ф. Бессарабов (1963). В 1808–1809 гг. робиния псевдоакация была привезена бывшим ректором Харьковского университета И.Н. Каразиным из Европы и стала выращиваться в восточной части Украины и в южных областях России (Устиновская, 1969). В 1874–1875 гг. в Велико-Анадольском лесничестве Л.Б. Барком было создано около 80 га чистых культур этой породы (Бессарабов, 1963). В.В. Гомилевский (1880) отмечал, что “в отношении доходности чистых робиниевых насаждений и спроса на ее древесину пятилетняя культурная работа привела к хорошим результатам”. Но чистые по породному составу робиниевые насаждения, созданные густой посадкой 1.0 × 0.5 м,

даже на лучших черноземных почвах стали усыхать во всех степных лесничествах. Это привело к тому, что лесоводы стали считать робинию псевдоакацию нелесопригодной породой. В 1889 она признается “бесполезной”, а в 1892 г. лесным специальным комитетом определяется как порода “непригодная к степному климату” (Устиновская, 1969).

Возобновили выращивание робинии только в 80-х годах XIX в. в питомниках Ставропольской губернии. Чуть позже, в 1891–1900 гг. робинию стали вводить в культуры ясеня обыкновенного в Бештаугорском лесном массиве, а в 1906 году появились первые посадки робинии псевдоакация на Терско-Кумском междуречье (Бабенко, 1961).

Значение робинии псевдоакация снова возросло, когда Г.Н. Высоцкий (1912), учитывая большое светолюбие данной породы, предложил создавать робиниевые насаждения с примесью тенелюбивых пород и кустарников. Как показали данные исследований, неудачи робиниевых насаждений заключались в плохой технике их создания (Устиновская, 1969).

На протяжении последующих 100 лет в южных районах страны с различной хозяйственной целью были созданы большие площади чистых и смешанных насаждений робинии (Устиновская, 1969). Б.И. Гаврилов (1955), исследуя робиниевые насаждения, указывает, что “в чистых по состоянию лесных полосах робиния уничтожается злаковой растительностью, но при наличии плотно-кронных древесных пород она не уступает лесным полосам с кустарниками”.

Наибольшие площади робиния псевдоакация занимает в областях и республиках Северного Кавказа и Нижнего Поволжья. В Ростовской области к началу 80-х годов имелось 99,1 тыс. га полезащитных лесных полос с главной породой робинией псевдоакацией (Кулыгин, Павлов, 1998). Еще Г.Н. Высоцкий (1912) указывал, что “робиния псевдоакация стала в наших степях самым обыкновенным, самым ценным и любимым деревом в городах и селах, а также можно сказать, наиболее ценным в соответствующей климатической зоне и для степного лесоразведения”.

Робиния псевдоакация является представителем рода робиния и относится к семейству бобовых (подсемейству мотыльковых). Листья у нее сложные, непарноперистые, с 9–21 листочками. Цветки обоопольные, с характерным запахом, чаще белые, желто-белые, розовые, собраны в кистевидные соцветия. Зацветает робиния в условиях степной зоны после облиствения в мае, в отдельные годы в начале июня. Плод – боб, шириной 1–2 см и длиной 20 см, с 1–15 семенами.

Дерево имеет ажурную, раскидистую крону, темно-серую глубоко трещиноватую кору, светло-желтую заболонь и ядро коричневого цвета. Тип корневой системы – поверхностно-якорный (Бабошко, 2011).

Способность робинии к вегетативному возобновлению порослью и корневыми отпрысками является одним из ценных биологических свойств для степного лесоразведения. А.А. Кулыгин и В.М. Павлов (1998) отмечают, что в лучших лесорастительных условиях к 10 годам высота робинии достигает 7,0–9,0 м, а диаметр ствола 7,0–9,0 см; в менее благоприятных условиях высота ее составляет от 2,5 до 4,0 м, а диаметр ствола 3,0–4,0 см. Как светолюбивая порода, робиния псевдоакация не способна расти во втором ярусе насаждения. А.А. Кулыгин и В.М. Павлов (1998) относят ее к солевыносливым породам.

Порода относительно холодостойкая, выносит суровые зимы с морозами до минус 30–35°C, летнюю жару до 40°C. Зимостойкость робинии изменяется с возрастом. При температуре минус 17–19°C сеянцы и саженцы робинии вымерзают до 75% (Кулыгин, Павлов, 1998). Чувствительна порода к заморозкам: ее листья повреждаются при температуре минус 2–3°C.

Несмотря на большую амплитуду эколого-биологических адаптационных способностей данный вид начинает испытывать неблагоприятное воздействие изменяющихся климатических условий, которые в первую очередь проявляются в росте и развитии насаждений. Изучение онтогенетических особенностей видов в изменяющихся природно-климатических условиях, установление механизмов и алгоритмов, описывающих резистентную устойчивость, на данный момент представляется актуальным.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности роста робинии псевдоакация изучались на территории Нижне-Кумского лесничества с 2009 по 2019 гг. Нижне-Кумское лесничество располагается в восточной части Ставропольского края в засушливой зоне, которая характеризуется резко континентальным климатом с недостаточным увлажнением. Среднегодовое количество осадков составляет 400 мм (Архив погоды <https://meteoinfo.ru/archive-pogoda>).

Господствующими ветрами являются восточные, при низкой влажности и скорости ветра более 15 м/с, они вызывают пыльные бури. Самые ветреные месяцы в году – февраль и март. Рельеф территории расположения лесничества пересеченный, с понижениями к поймам рек. Почвы каштановые и темно-каштановые, преимущественно карбонатные солонцеватые средне- и тяжелосуглинистого механического состава.

В исследовании анализировались посадки *Robinia pseudoacacia* с 2009 г. (табл. 1). Для создания насаждений использовались сеянцы робинии псевдоакация из питомников Ставропольского края, расположенных в Левокумском, Александровском, Советском, Георгиевском районах. Морфологические параметры сеянцев соответствовали ГОСТу 3317-90 (высота 25–45 см, длина корневой системы 10–15 см, диаметр прикорневой шейки не менее 4 мм), возраст 1 год.

Агротехника создания насаждений заключалась в предпосадочной сплошной культивации почвы с одновременным боронованием. Механизированную посадку проводили с помощью МТЗ-82 + СЛН-2 на глубину не менее 20 см. Перед посадкой корневую систему сеянцев обмакивали в глиняную болтушку. Посадку проводили весной (март, апрель). Работы по уходу заключа-

Таблица 1. Характеристика пробных площадей

Пробная площадь	Местоположение пробной площади	Год создания культуры	Площадь, га
1	Буденновский район, Прикумское лесничество, кв. 8, выд. 3	2009	31.0
2	Буденновский район, Прикумское лесничество, кв. 7, выд. 4	2010	6.0
3	Буденновский район, Орловское лесничество, кв. 1, выд. 2, 3	2011	12.0
4	Буденновский район, Зеленокумское лесничество, кв. 17, выд. 5	2012	1.6
5	Буденновский район, Прикумское лесничество, кв. 13, выд. 5, 6	2013	5.4
6	Буденновский район, Прикумское лесничество, кв. 12, выд. 3, 4	2014	3.1
7	Советский район, Зеленокумское лесничество, кв. 8, выд. 1	2015	3.1
8	Буденновский район, Прикумское лесничество, кв. 10, выд. 4, 5	2016	11.7
9	Буденновский район, Нижне-Кумское лесничество, кв. 1, выд. 4	2017	3.3
10	Буденновский район, Зеленокумское лесничество, кв. 8, выд. 1	2018	2.1
11	Буденновский район, Прикумское лесничество, кв. 10, выд. 5	2019	6.0

лись в двукратном рыхлении почвы ручным инструментом (защитная зона 40 см) с удалением сорняков вокруг сеянца (май, июнь); пятикратном механизированном уходе за лесными культурами в междурядьях шириной 3.0 м с использованием – МТЗ-82.1 + КРН-2.8 (апрель, май, июнь, июль); осенней перепашке почвы в междурядьях на глубину до 22.0 см с использованием МТЗ-82.1 + ПН-3.35.

На пробных площадях в период исследований проводилась инвентаризация насаждений на 1-, 3- и 5-годы после посадки, а также составление таксационных описаний при переводе насаждений в лесные культуры. При натурных обследованиях фиксировался процент приживаемости робинии. Особое внимание уделялось анализу природно-климатических данных, взятых из архивов и текущих показаний Зеленокумской метеостанции за последние десять лет.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Совокупность таких факторов, как температура и количество осадков, определяют рост робинии псевдоакалии в условиях степной зоны Ставропольского края (Кулыгин, Павлов, 1998)

Как показано в ряде исследований (Савельева, 1975; Седой др., 2019) действие какого-либо одного фактора может быть ослаблено или усилено предшествующими условиями, во многом определяющими состояние деревьев. В отдельные годы в летний период развитие древесных пород задерживается в результате засухи, вследствие чего значительно снижается их зимостойкость.

Среднегодовая температура воздуха в районе исследований 10.7°C, в многолетнем периоде изменяется от 7.0 до +10.7°C. Среднемесячная многолетняя температура самого холодного месяца

(январь) минус 2.8°C, самого теплого (июль) 24.2°C, амплитуда температур достигает 26.2°C.

Наибольшим отклонением от нормы по месяцам характеризуется 2012 г. (рис. 1, 2). Только летние месяцы года лежат в диапазоне среднемесячной нормы температур, остальные месяцы установили рекорды по крайне низким температурам.

В период вегетации наиболее экстремально низкие температуры зафиксированы в 2009, 2011 и 2017 гг.

В летние месяцы аномально жаркими были 2010, 2012 и 2018 гг., что тоже негативно сказалось на древесно-кустарниковой растительности в степной зоне.

Количество осадков в условиях засушливой степи порой выступает лимитирующим фактором для растений, поэтому в ходе исследований был проанализирован данный климатический фактор.

Наибольшее количество осадков зафиксировано в 2009 г., более 531 мм/год. Самыми дождливыми месяцами были август и сентябрь, затем проследовал засушливый октябрь и в ноябре выпало почти 30% осенних осадков.

Затем отмечается уменьшение количества годовых осадков: в 2010 г. – 464.8 мм; 2011 г. – 439 мм; 2012 г. – 405 мм. В эти годы складывается тенденция майских ливневых гроз и выпадения более 50% от годового количества осадков в октябре–декабре.

При анализе данных по годовому количеству осадков видно, что 2012 г., который был аномально холодным, по количеству осадков составил всего лишь 89.27% от нормы (рис. 3).

В 2013 г. наибольшее количество осадков пришлось на март и сентябрь. Общее годовое количество, зафиксированное в 2013 г., составило 472.6 мм, что на 67.6 мм больше, чем в 2012 г. В

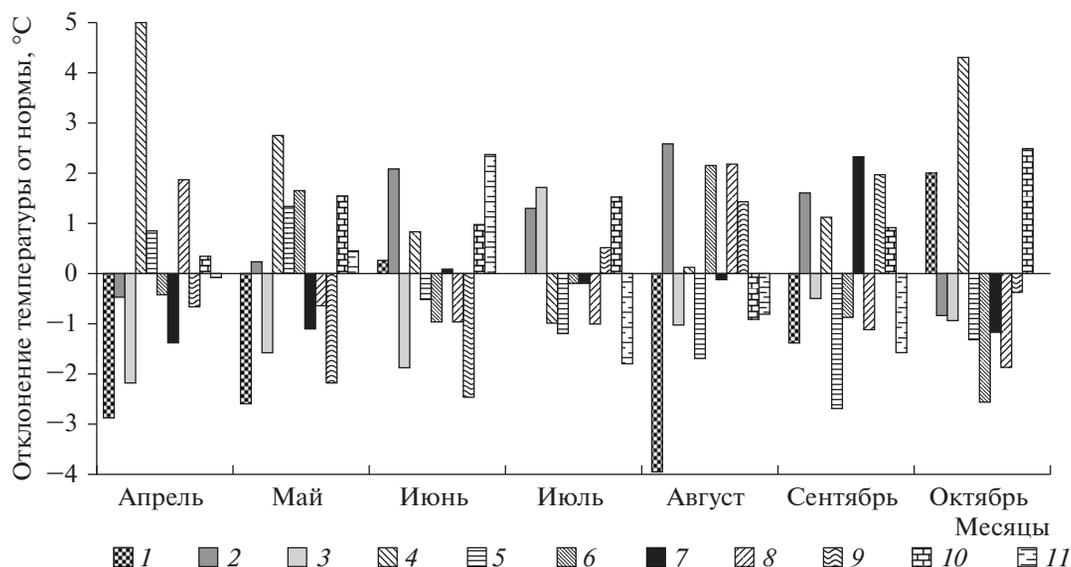


Рис. 1. Отклонение среднемесячных температур в период вегетации от многолетней нормы в восточной части Ставропольского края.

На рис. 1 и 2: 1 – 2009 г., 2 – 2010 г., 3 – 2011 г., 4 – 2012 г., 5 – 2013 г., 6 – 2014 г., 7 – 2015 г., 8 – 2016 г., 9 – 2017 г., 10 – 2018 г., 11 – 2019 г.

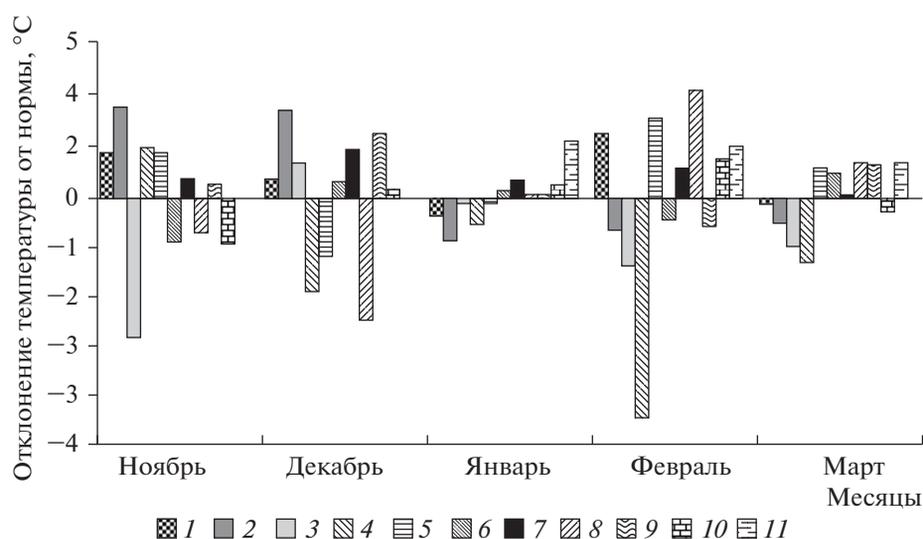


Рис. 2. Отклонение среднемесячных температур от многолетней нормы в восточной части Ставропольского края.

Обозначения см. рис. 1.

2014 (464.6 мм), 2015 (458.9 мм), 2016 (441.1 мм) и 2017 (420.1 мм) годах наблюдается тенденция уменьшения годового количества осадков. Но при этом наиболее засушливыми месяцами остаются апрель и июль. В 2018 г. наблюдается опять пик увеличения количества годовых осадков до 439.8 мм. За последние 10 лет прослеживается тренд уменьшения годового количества осадков с последующим 4–5 летним циклами. При этом в годы максимальных значений наибольшее коли-

чество выпавших осадков приходится на сентябрь и октябрь.

В 2011, 2012, 2016, 2017, 2018 гг. зафиксировано количество осадков ниже нормы. Тенденция уменьшения количества осадков за последние годы еще раз подтверждает теорию об изменении климата в сторону потепления и уменьшения количества осадков.

В условиях недостаточного увлажнения, где все меньше и меньше становится осадков в весен-

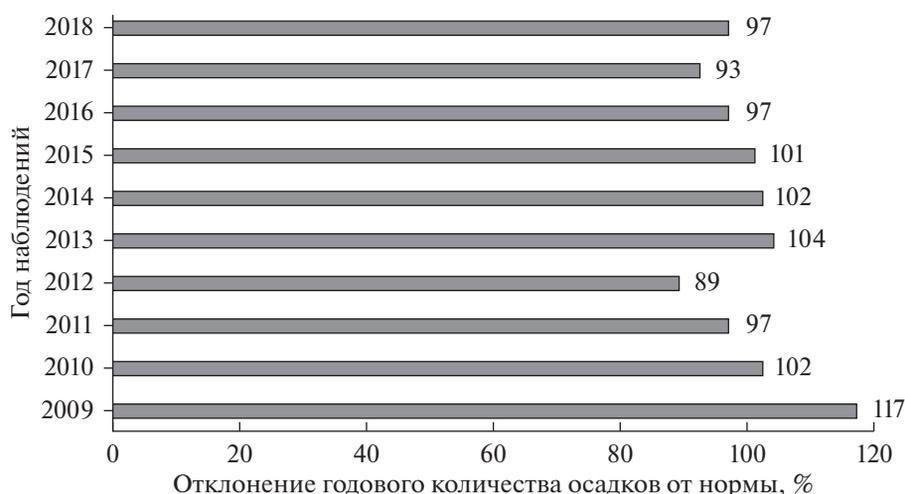


Рис. 3. Отклонения от нормы годового количества осадков в восточной части Ставропольского края.

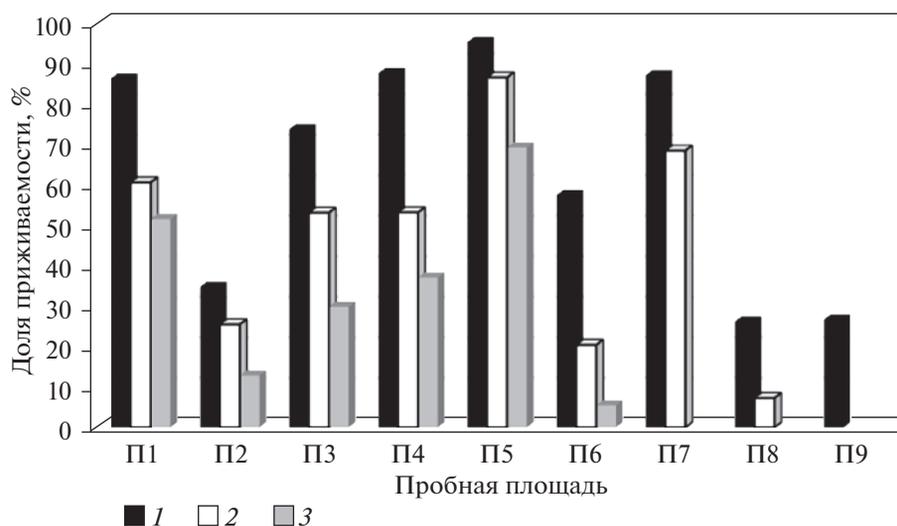


Рис. 4. Динамика процента приживаемости робинии псевдоакации за период исследования в восточной части Ставропольского края. Где после посадки: 1 — 1-й; 2 — 3-й; 3 — 5-й год.

ние месяцы, а температуры в период вегетации склонны к резким амплитудным колебаниям, растениям необходимо вырабатывать новые механизмы адаптации.

Анализируя данные по приживаемости на пробных площадях за весь период исследования (рис. 4), хотелось бы отметить, что наиболее критическими для робинии псевдоакации является первый и пятый годы роста.

Наиболее оптимальными для произрастания оказались условия 2013 г., где приживаемость семян в 1-й год составила 95.1%, в 3-й — 90.8%, и на 5-й год — 80%.

В 2010 г. при создании насаждений из робинии добавили один ряд ясеня обыкновенного и на

0.5 м увеличили расстояние в ряду. На первый год приживаемость древесных пород составила 34.7%. Конкурентная борьба между робинией и ясенем оказала свое влияние. В этот год по сравнению с 2009 значительно снизилась приживаемость при почти идентичных природно-климатических условиях и агротехнике посадки. На третий год насаждение сформировалось достаточно разреженным, корневая система в достаточной мере развилась и смогла закрепиться. Основной опад наблюдался в рядах, сопряженных с ясенем обыкновенным.

Конкурентная борьба за влагу в почве сказывалась на морфометрических параметрах робинии, отмечались отставание в росте по сравнению с со-

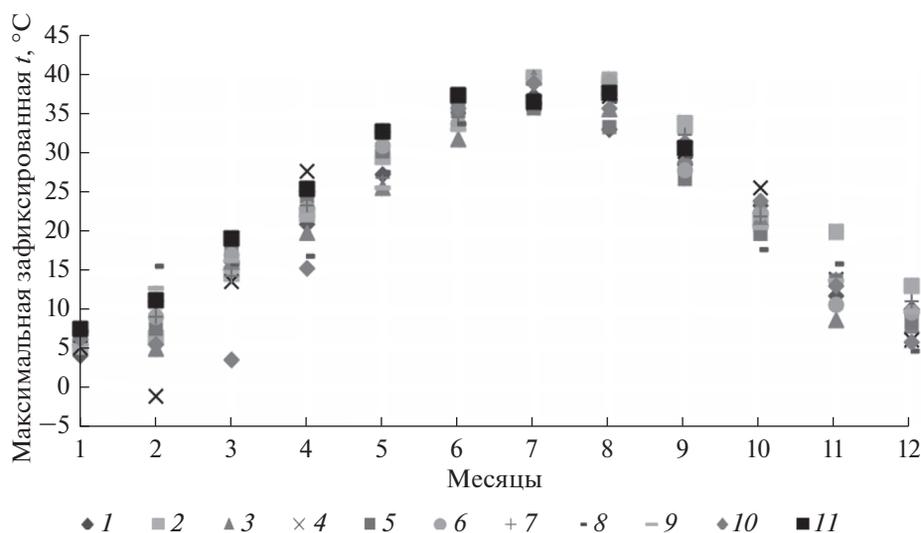


Рис. 5. Максимальная зафиксированная температура по месяцам в восточной части Ставропольского края. На рис. 5: 1 – 2009 г., 2 – 2010 г., 3 – 2011 г., 4 – 2012 г., 5 – 2013 г., 6 – 2014 г., 7 – 2015 г., 8 – 2016 г., 9 – 2017 г., 10 – 2018 г., 11 – 2019 г.

седними рядами и сушевершинность отдельных ветвей.

В первый год развития робинии определяющими факторами выступают почвенная влага, количество осадков в летне-осенний период, сумма положительных температур и наличие или отсутствие экстремальных положительных и отрицательных температур.

На пятый год корневая система практически закрепилась и развилась. Растения, которые не смогли в данных почвенных условиях победить в конкурентной борьбе за влагу, уже погибли. Робиния наиболее интенсивно начинает развивать свою наземную фитомассу. Здесь определяющим фактором выступают температуры, а точнее наличие резких колебаний в осенне-весенний период, когда за сутки происходит переход от 5 до минус 5°C, а также суховеи и максимально высокие температуры в летний период.

Резкое уменьшение количества осадков и изменение суммы эффективных температур, начиная с 2014 г., отразилось на приживаемости робинии. При соблюдении ранее применяемой агротехники посадки и сроков приживаемость в первый год значительно снизилась (до 26%). Снижение приживаемости отмечалось в 2016 и 2017 гг.

Приживаемость насаждений робинии более 85%, когда в соответствии с правилами лесопосадочных работ не требуется дополнения, отмечалась в 2012 и 2013 гг.

Как показывает рис. 5 максимально высокие температуры в период вегетации характерны для апреля и октября в 2012 г., мая 2019 г., июня 2018 г., августа и сентября 2014 г. На приживаемость и

рост насаждений в первый год наличие высоких температур не отразилось.

Для древесных пород на третий год жизни наличие высоких температур в осенний период с последующим резким переходом к отрицательным сказалось на 7% насаждений. В пятилетнем возрасте насаждения робинии псевдоакация оказались более чувствительными к минимальным температурам как в весенне-летний так и в осенний периоды. Процент отпада составил 23% от общего количества.

Конечный исход действия низких температур на древесные породы определяется не только метеоусловиями суровых зим, но и в значительной степени физиологическим состоянием растений в предшествующий сезон.

Наибольший процент колебаний температур от нормы (рис. 6) в 2013 г. негативно сказался как на однолетних, так и на трехлетних посадках, что еще раз подтверждает теорию о том, что робинии псевдоакация не так страшны максимально высокие или же низкие температуры, как частота колебаний температур в период вегетации.

Для насаждений робинии псевдоакация, произрастающих при сложившихся климатических характеристиках, были построены кривые хода роста (рис. 7, 8).

За период исследований только насаждения на пробной площади 6 не были переведены в лесопокрытую площадь, так как не соответствовали требованиям ОСТ 56-92-87 (табл. 2).

Приведенный анализ позволил установить, что на рост робинии псевдоакация в степной зоне Ставропольского края наибольшее влияние ока-

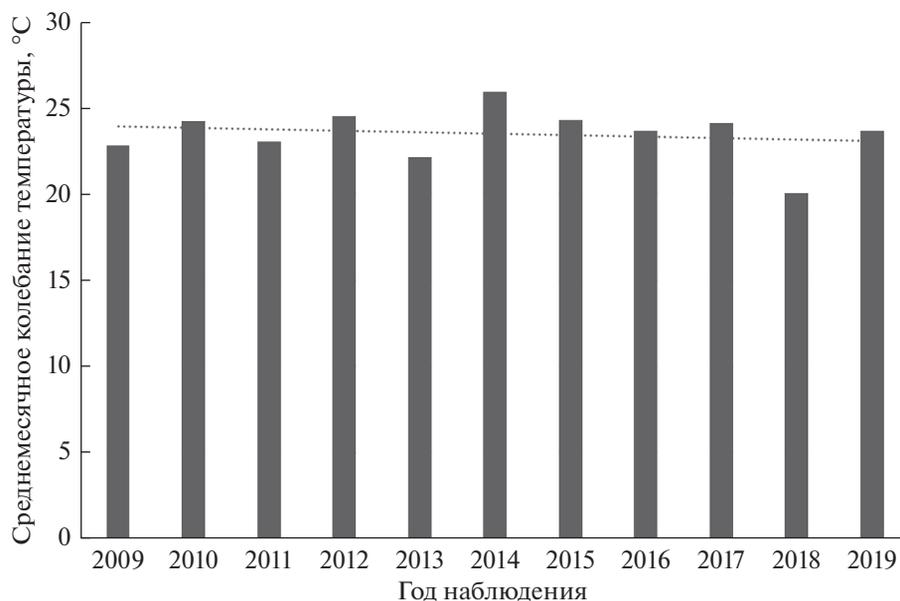


Рис. 6. Среднемесячное колебание температуры в восточной части Ставропольского края. Пунктиром на рис. 6 показана линия тренда.

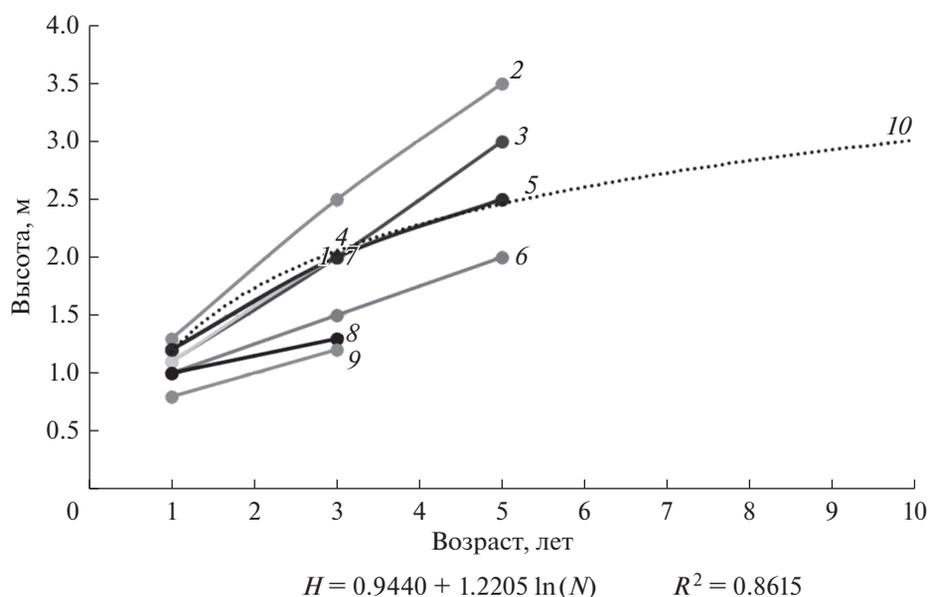


Рис. 7. Ход роста робинии по высоте на пробных площадях $H = 0.9440 + 1.2205 \ln(N)$ $R^2 = 0.8615$.

На рис. 7 и 8: 1 – пробная площадка 1; 2 – пробная площадка 2; 3 – пробная площадка 3; 4 – пробная площадка 4; 5 – пробная площадка 5; 6 – пробная площадка 6; 7 – пробная площадка 7; 8 – пробная площадка 8; 9 – пробная площадка 9; 10 – прогноз хода роста.

зывает совокупность таких факторов, как колебание температур и количество осадков.

В.А. Алексеев (1986) установил, что рост по высоте у робинии псевдоакамии идет по основным типам:

1) с обычным изменением средних высот при умеренном росте молодняков;

2) с относительно быстрым ростом до 15–20 лет и убывающей интенсивностью прироста в последующие годы.

3) относительно медленный рост в молодости и интенсивный в последующие годы.

Фактором, который определяет тот или иной тип развития, выступают почвы. Когда у почв до-

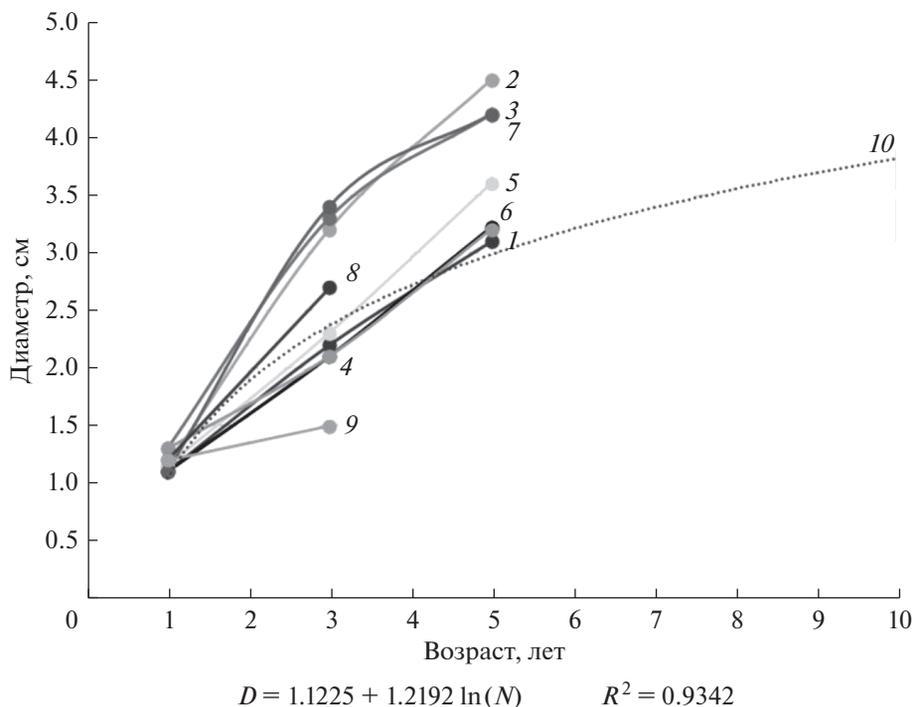


Рис. 8. Ход роста робинии по диаметру на пробных площадях $D = 1.1225 + 1.2192 \ln(N)$ $R^2 = 0.9342$. Обозначения см. рис. 7.

статочно мощный гумусовый горизонт и тяжелый суглинок залегает на глубине 2.5 м, робиния растет быстро, пока корни не достигнут плотного материнского горизонта, что соответствует второму типу развития. Если почвы менее богаты и плотный горизонт находится на достаточной глубине, развитие идет по первому типу. Если почвенные условия находятся не совсем в оптимуме робинии псевдоакамии, развитие пойдет по третьему типу или растение погибнет к возрасту 10 лет (Кулыгин, Павлов, 1998).

По данным Л.С. Савельевой (1975) на светло-каштановых почвах первой группы лесопригодности (свежеватые суглинки) робиния псевдоака-

ция в 20-летнем возрасте имеет следующие морфометрические параметры: высота 9.5 м, диаметр ствола — 10.7 см. В 30-летнем возрасте деревья достигают в высоту 10.3 м и диаметра 12.1 см. На светло-каштановых почвах второй группы лесопригодности (сухие суглинки с глубокопрофильным засолением) в 20 лет деревья достигают высоту 9.1 м, при диаметре 9.4. На светло-каштановых почвах третьей группы лесопригодности (сухие тяжелые суглинки с среднепрофильным засолением) в 20-летних насаждениях высота деревьев составляет 6.9 м, а диаметр 8.2 см.

На почвах первой группы лесопригодности многократное пересечение текущего прироста со

Таблица 2. Характеристика насаждений робинии псевдоакамии на пробных площадях при переводе в лесопокрытые площади

Пробная площадь	Площадь, га	Состав*	Полнота	Плотность произрастания, шт. га
1	31	10 Рп	0.8	2838
2	6	7Рп3Яо	0.6	1668
3	12	10 Рп	0.6	1372
4	1.6	10 Рп	0.7	2038
5	5.4	10 Рп	0.8	2875
6	3.1	Не переведены в лесопокрытую площадь		
7	3.1	10 Рп	0.7	2427

* Состав: Рп — робиния псевдоакамия, Яо — ясень обыкновенный.

средним наблюдается в возрасте от 10 до 17 лет, на почвах второй – третьей группы – в возрасте от 5 до 15 лет. На почвах первой – второй группы лесопригодности признаки старения робинии псевдоакакии наблюдаются в 25–30-летнем возрасте и старше.

По данным А.А. Кулыгина и В.М. Павлова (1998), в восточной части Ставропольского края в возрасте 25–30 лет высота робинии псевдоакакии может составлять 8–10 лет. Продуктивность насаждений в этой зоне невысокая. Средний класс бонитета насаждений третий (Кулыгин, Павлов, 1998).

Почвы на объектах исследования преимущественно темно-каштановые, карбонатные солонцеватые средне- и тяжелосуглинистого механического состава. Это далеко не лучшие почвенные условия для произрастания робинии. Анализируя данные по ходу роста робинии на территории лесничества, можно сказать, что развитие насаждений идет по третьему типу – относительно медленный рост в первые годы и интенсивный – в последующие. Средняя высота насаждений на пробных площадях в возрасте 3 лет – 1.8 м, 5 лет – 2.6 м, 10 лет – 4.8 м. Средний диаметр в возрасте 3 лет – 2.3 см, 5 лет – 3.4 см, 10 лет – 6.2 см.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние 10 лет прослеживается тренд уменьшения годового количества осадков с 4–5 летними периодами колебаний. При этом в годы максимальных значений наибольшее количество выпавших осадков приходится на сентябрь и октябрь. В 2011, 2012, 2016, 2017, 2018 гг. отмечается тенденция уменьшения годового количества осадков ниже принятых норм для данной природно-климатической зоны.

Изменение климатических условий на территории засушливой степи Ставропольского края обуславливает изменение границ агроклиматических зон и постепенный ее переход в зону очень засушливых степей.

Конечный исход действия низких температур на древесные породы определяется не только метеоусловиями суровых зим, но и в значительной степени физиологическим состоянием растений в предшествующий сезон.

Анализируя данные по приживаемости робинии псевдоакакии с 2009 по 2019 г., можно сделать вывод, что наиболее оптимальными для произрастания оказались условия 2013 г., когда приживаемость в 1-й после посадки год составила 95.1%, в 3-й – 90.8%, и на 5-й год – 80%.

На приживаемость робинии псевдоакакии в степной зоне Ставропольского края наибольшее влияние оказывает совокупность таких факторов, как колебание температур и количество осадков.

На рост робинии псевдоакакии в степной зоне влияние оказывает совокупность факторов “количество осадков + плодородие почв + температура”.

В условиях недостаточного увлажнения, где все меньше и меньше становится осадков в весенние месяцы, а температуры в период вегетации отличаются резкими амплитудами колебаний, растениям становится труднее вырабатывать механизмы адаптации, что в последующем приводит к гибели молодых насаждений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А.* Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
- Альбенский А.В., Дьяченко А.Е.* Деревья и кустарники для защитного лесоразведения. М.: Сельхозгиз, 1949. С. 40–44.
- Архив погоды за 2009–2019 гг. <https://meteoinfo.ru/archive-pogoda> (дата обращения: 27.12.2019 г.)
- Бабенко Д.К.* Рост акации белой на Терско-Кумских и Нижнеднепровских песках // Научные труды Нижнеднепровской научно-исследовательской станции, 1961. Вып. 9. С. 23–27.
- Бабошко О.И.* Повышение эффективности робиниевых защитных насаждений в степных ландшафтах Северного Кавказа // Научный журнал КубГАУ [Электронный ресурс]. 2011. № 72 (08). <http://ej.kubagro.ru/2011/08/pdf/38.pdf>.
- Бессарабов С.Ф.* Защитные лесные полосы, массивные лесные насаждения, выращенные в степях до 1917 г. // Лесные защитные насаждения. М.: Сельхозиздат. 1963. С. 5–27.
- Высоцкий Г.Н.* К вопросу о причинах усыхания лесных насаждений на степном черноземе // Исследования в Мариупольском опытном лесничестве. М.: Сельхозиздат. 1912. С. 338–342.
- Гаврилов Б.И.* Насаждения акации белой и закономерности их строения: Записки Харьковского сельскохозяйственного института. Харьков. 1955. Т. 10. С. 15–32.
- Гомилевский В.В.* Основы лесоразведения в степях Южной России (Акация белая), ее история, употребление и лесоразведение. Одесса. 1880. 283 с.
- Кулыгин А.А., Павлов В.М.* Выращивание робинии псевдоакакии. Новочеркасск. 1998. 120 с.
- Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки: ОСТ 56-69–83. М.: Изд-во стандартов, 1984. 60 с.
- Савельева Л.С.* Устойчивость деревьев и кустарников в защитных лесных насаждениях. М.: Лесная промышленность, 1975. 168 с.
- Седой Р.Г., Лактионов А.П., Иванисова Н.В., Куринская Л.В.* Эколого-биологические особенности *Robinia pseudoacacia*, влияющие на приживаемость и рост насаждений в степной и зоне // Word science: problems and innovations: сборник статей XXXVII междунар. науч.-практич. конф. Пенза: Наука и Просвещение. 2019. С. 81–84.
- Устиновская Л.Т.* Лесонасаждения в степи. М. 1969. 131 с.

Features of *Robinia pseudoacacia* Growth in Steppe Zone Conditions

N. V. Ivanisova¹, R. G. Sedoy¹, O. I. Baboshko¹, and L. V. Kurinskaya^{1,*}

¹Novochoerkassk engineer-meliorative institute – a branch of the Don State Agrarian University, Pushkinskaya st. 111, Novochoerkassk, Rostov Oblast, 346428 Russia

*E-mail: lyubov.kurinskay@mail.ru

Robinia pseudoacacia L. is a widespread species in protective plantations in southern Russia. The rapidity of growth and the ease of cultivation made it one of the most popular species in protective forestry. But at the same time there are a number of authors who continue to consider it a low-value and unpromising species due to its short life in the steppe zone. Changes in climatic conditions that have been observed in recent decades are gradually shifting the boundaries of agroclimatic zones. So, for example, the territory where the study objects are located - the arid steppe of the Stavropol Krai, has acquired the features of a very arid zone by now. Changes in climatic conditions entail a change in the adaptive mechanisms of tree and shrub vegetation. As a result of the studies, it was found that the survival rate of robinia in the arid steppe conditions in the first year is affected by the amount of precipitation, and in subsequent years – by the presence of sharp temperature fluctuations in the spring-autumn period and high temperatures in the summer. The extremums of high or low temperatures are not as dangerous for this species as the frequency of their fluctuations from negative to positive. The growth of pseudoacacia robinia stands is determined by a combination of factors, such as “precipitation + soil fertility + air temperature”. In recent years, there has been a tendency towards a decrease in the amount of precipitation, which significantly affects the survival rate and growth of robinia. Biological resistance is determined not only by the meteorological conditions of the winter period, but also to a large extent by the physiological state of plants in the previous spring-summer season. Analysis of data on the course of robinia growth showed that the development of plantations in the steppe zone of the Stavropol Krai is relatively slow in the first years and gets faster in subsequent years, provided there is enough available soil moisture in summer and there are no sharp temperature fluctuations in the autumn-spring period.

Keywords: *Robinia pseudoacacia*, protective plantations, growth, resilience, adaptational mechanisms, steppe zone.

REFERENCES

- Al'benskii A.V., D'yachenko A.E., *Derev'ya i kustarniki dlya zashchitnogo lesorazvedeniya* (Trees and shrubs for protective afforestation), Moscow: Sel'khozgiz, 1949, pp. 40–44.
- Alekseev V.A., *Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev* (Diagnostics of vitality of trees and stands), *Lesovedenie*, 1989, No. 4, pp. 51–57.
- Arkhiv pogody za 2009–2019 gg. (Weather archive for 2009–2019), available at: <https://meteoinfo.ru/archive-pogoda> (December 27, 2019).
- Babenko D.K., Rost akatsii beloi na Tersko-Kumskikh i Nizhnedneprovskikh peskakh (Growth of white acacia on Tersko-Kumsky and Nizhnedneprovsky sands), *Nauchnye trudy Nizhnedneprovskoi nauchno-issledovatel'skoi stantsii*, 1961, Vol. 9, pp. 23–27.
- Baboshko O.I., available at: <http://ej.kubagro.ru/2011/08/pdf/38.pdf> (December 27, 2019).
- Bessarabov S.F., Zashchitnye lesnye polosy, massivnye lesnye nasazhdeniya, vyrashchennyye v stepyakh do 1917 g. (Protective forest belts, massive forest stands grown in the steppes before 1917), In: *Lesnye zashchitnye nasazhdeniya* (Protective forest stands), Moscow: Sel'khozizdat, 1963, pp. 5–27.
- Gavrilov B.I., Nasazhdeniya akatsii beloi i zakonmernosti ikh stroeniya (Stands of white acacia and patterns of their structure), *Zapiski Khar'kovskogo sel'skokhozyaistvennogo instituta*, 1955, Vol. 10, pp. 15–32.
- Gomilevskii V.V., *Osnovy lesorazvedeniya v stepyakh Yuzhnoi Rossii (Akatsiya belaya), ee istoriya, upotreblenie i lesorazvedenie* (The basics of reforestation in the steppes of Southern Russia (White Acacia), its history, use and afforestation), Odessa, 1880, 283 p.
- Kulygin A.A., Pavlov V.M., *Vyrashchivanie robinii psevdokatsii* (Farming of Robinia pseudoacacia), Novochoerkassk: 1998, 120 p.
- OST 56-69-83, (Industrial standard), Moscow: TsBNTI Gosleskhoza SSSR, 1983, 60 p.
- Savel'eva L.S., *Ustoichivost' derev'ev i kustarnikov v zashchitnykh lesnykh nasazhdeniyakh* (Resilience of trees and shrubs in protective forest stands), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1975, 168 p.
- Sedoi R.G., Laktionov A.P., Ivanisova N.V., Kurinskaya L.V., *Ekologo-biologicheskie osobennosti Robinia psevdokatsii, vliyayushchie na prizhivaemost' i rost nasazhdenii v stepnoi i zone* (Ecological and biological features of Robinia pseudoacacia affecting the survival and growth of plantations in the steppe zone), *Word science: problems and innovations*, Proc. XXXVII Research-to-Practice Conf., Penza: Nauka i Prosveshchenie, pp. 81–84.
- Ustinovskaya L.T., *Lesonasazhdeniya v stepi* (Forest stands in the steppe), Moscow: 1969, 131 p.
- Vysotskii G.N., K voprosu o prichinakh usykhaniya lesnykh nasazhdenii na stepnom chernozeme (To the question of the reasons for the drying out of forest plantations on the steppe chernozem), In: *Issledovaniya v Mariupol'skom opytном lesnichestve* (Research in the Mariupol experimental forestry), Moscow: Sel'khozizdat, 1912, pp. 338–342.

УДК 582.623.2:575.222.72(571.17)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА ТОПОЛЯ ЧЕРНОГО И ЛАВРОЛИСТНОГО В ЗОНЕ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ¹

© 2021 г. Б. В. Прошкин^{а, *}, В. В. Тараканов^{б, с,}, А. В. Климов^{с, d}

^аФКОУ ВО Кузбасский институт ФСИН России, пр. Октябрьский, 49, Новокузнецк, 654066 Россия

^бНовосибирский государственный аграрный университет, ул. Добролюбова, 160, Новосибирск, 630039 Россия

^сЗападно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал
Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр СО РАН”,
ул. Жуковского, 100/1, Новосибирск, 630082 Россия

^dООО ИнЭКА-консалтинг, ул. Лаза, 4, Новокузнецк, 654027 Россия

*E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2020 г.

После доработки 21.05.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Анализ иерархической структуры изменчивости количественных признаков листа является одним из обязательных этапов оценки генетической гетерогенности природных популяций в масштабе ареала вида. В зонах естественного скрещивания таксонов он позволяет не только оценить вклад различных эколого-генетических факторов в изменчивость количественных признаков этих видов, но и пролить дополнительный свет на особенности процессов гибридизации и интрогрессии. Поэтому цель настоящих исследований заключалась в изучении изменчивости метрических признаков листа и ее иерархической структуры в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и их естественного гибрида *P. jrtyschensis* Ch. Y. Yang в бассейне р. Томь. По результатам изучения морфометрических признаков и их индексов гибридный таксон *P. jrtyschensis*, как и следовало ожидать, занимает промежуточное положение между родительскими видами *P. nigra* и *P. laurifolia*, но отличается от них определенными особенностями структуры изменчивости. Все это в совокупности свидетельствует о преобладании в популяциях *P. jrtyschensis* гибридов F_1 , что, возможно, сочетается с действием стабилизирующего отбора. Несмотря на преобладание в составе *P. jrtyschensis* гибридов F_1 , для него, в сравнении с родительскими видами, характерен более высокий уровень общей изменчивости, возникающий за счет большого вклада индивидуального (внутрипопуляционного) компонента дисперсии. Это свидетельствует о генетической неоднородности гибридного таксона, которая может создаваться появлением рекомбинантных генотипов от скрещивания гибридов 1-го поколения друг с другом и с родительскими видами. Наряду с этим в очагах гибридизации у *P. nigra* наблюдается достоверное увеличение размеров листа в сравнении с его популяциями вне очагов. Наиболее простым объяснением этого феномена является интрогрессивная аккумуляция этим видом генов “крупнолистности” от донора *P. laurifolia*.

Ключевые слова: *Populus*, гибриды, гибридизация, морфометрические признаки, изменчивость.

DOI: 10.31857/S0024114821030086

Изучение интрогрессивной гибридизации имеет важнейшее значение для понимания механизмов эволюции и адаптации многих видов древесных растений (Коропачинский, Милютин, 2006). В роде *Populus* L. особенно интересны межсекционные гибриды секций *Aigeros* Lunell и *Tatahaca* Mill. В частности, в Азии в бассейне Черного Иртыша (КНР) и на юге Западной Сибири *P. nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. в зонах перекрыва-

ния их ареалов скрещиваются с образованием гибридного таксона *P. jrtyschensis* Ch. Y. Yang (Yang et al., 1992; Климов, Прошкин, 2016).

Китайскими исследователями с использованием маркеров ДНК показано, что свыше 90% гибридов, образующих *P. jrtyschensis*, представлено поколением F_1 (Jiang et al., 2016; Zeng et al., 2016). При этом в качестве матери чаще выступает *P. laurifolia*. Гибриды же преимущественно скрещиваются с *P. nigra*, вследствие чего интрогрессивный поток генов направлен в сторону этого вида. Лучшие вегетативно размножаемые экзем-

¹ Исследования проведены в рамках базовых проектов ФИЦ КНЦ СО РАН (№АААА-А17-117101820003-0) и Новосибирского ГАУ (№АААА-А17-117112470021-9).

пляры *P. jrtyschensis* используются в Китае для озеленения и в программах селекции (Yang et al., 1992). Данные по фенотипической изменчивости в публикациях китайских коллег практически отсутствуют.

Для сибирской части ареала, напротив, отсутствуют данные по изменчивости *P. jrtyschensis* на молекулярно-генетическом уровне, но имеются данные об изменчивости на уровне фенотипов. При этом первые сведения о естественной гибридизации *P. nigra* и *P. laurifolia* были получены В.Я. Поляковым еще в 1950 г. (Бакулин, 2007). Но обстоятельное изучение изменчивости морфологических и анатомических признаков *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. jrtyschensis* в зоне гибридизации начато лишь недавно (Климов, Прошкин, 2016, 2018, 2019).

В ходе наших исследований по изменчивости качественных морфологических и анатомических признаков родительских видов и гибридного таксона в бассейне р. Томь уточнены критерии идентификации гибридных особей, а также выявлена асимметрия процессов гибридизации и интрогрессии; в принципиальных чертах она схожа с той, которая описана китайскими исследователями по молекулярно-генетическим маркерам (Климов, Прошкин, 2016, 2018, 2019; Klimov, Proshkin, 2019). При этом не было осуществлено детальное изучение изменчивости морфометрических признаков листа, которое представляет несомненный интерес по следующим причинам.

Во-первых, количественные признаки имеют селективную природу, что проявляется, в частности, в способности организмов к адаптивным модификациям; последние контролируются нормой реакции генотипов, разнообразие которых отражается в феномене взаимодействия “генотип—среда” (Glotov, 1992). Без изучения их изменчивости, ограничиваясь изучением только генов и ферментов/белков, невозможно оценить роль отбора в адаптации и эволюции видов (Левонтин, 1978). Значительный интерес при этом представляют морфометрические показатели фотосинтезирующих органов - листьев.

Во-вторых, большинство количественных признаков контролируется полигенно (Guet et al., 2015). Поэтому при вовлечении в исследования большого числа фенотипических признаков косвенно оценивается значительная часть генома вида, связанная с адаптивной сферой. При этом пока имеются лишь весьма ограниченные данные о том, какие именно гены отвечают за те или иные фенотипические признаки, что делает невозможным изучение адаптивной части генома только молекулярно-генетическими методами.

В-третьих, сложность генетической обусловленности количественных признаков обязана не только большому числу контролирующих их ге-

нов. С одной стороны, спектры генов, контролирующих сложные количественные признаки (например, семенную продуктивность), могут меняться под влиянием лимитирующих факторов, что лежит в основе взаимодействий “генотип—среда” (Драгавцев, Драгавцева, 2011). С другой стороны, вследствие недостаточной изученности биохимической основы формирования фенотипических признаков и закона “эмергентности” (Коросов, 2012) большинство количественных признаков лишь косвенно зависят от свойств конкретных белков и ферментов, напрямую контролируемых генами.

В силу рассмотренных особенностей количественных признаков их изучение предложено в качестве одного из обязательных этапов оценки генетической гетерогенности природных популяций в масштабе ареала вида (Глотов, 1983; Семериков, 1986). Анализ изменчивости количественных признаков на различных уровнях — внутрииндивидуальном, внутривидовом и межвидовом — позволяет получать представление об относительном вкладе наследственных и ненаследственных факторов в общую изменчивость, особенностях пространственной популяционной структуры вида, а также уровне гомеостаза развития. Анализ иерархической структуры изменчивости количественных признаков листа оказался очень эффективным при изучении видов дубов (Глотов, 1983; Семериков, 1986). С нашей точки зрения, исходя из многочисленных данных по гибридологическому анализу растений, он может оказаться информативным и при оценке эффектов интрогрессивной гибридизации.

Известно, что законы Менделя проявляются в изменчивости количественных признаков следующим образом: 1) по средним значениям количественных признаков гибриды 1-го поколения F_1 в сравнении с родителями PP обычно занимают промежуточное положение и характеризуются одновершинными распределениями признаков; 2) расщепления в F_2 приводят к существенному увеличению изменчивости в сравнении с F_1 и PP ; 3) потомство от возвратных скрещиваний F_b сдвигается по средним значениям признаков в сторону соответствующего родителя (Рокицкий, 1978). Из этого можно заключить, что сравнительное изучение структуры изменчивости у родительских видов тополя и их дочернего гибридного таксона может не только оценить вклад различных эколого-генетических факторов в изменчивость количественных признаков этих таксонов, но и пролить дополнительный свет на особенности процессов гибридизации и интрогрессии. Учитывая адаптивную значимость признаков фотосинтезирующих органов и существенные различия в размерах и форме листа у *P. nigra* и *P. laurifolia*, сравнительный анализ структуры изменчивости

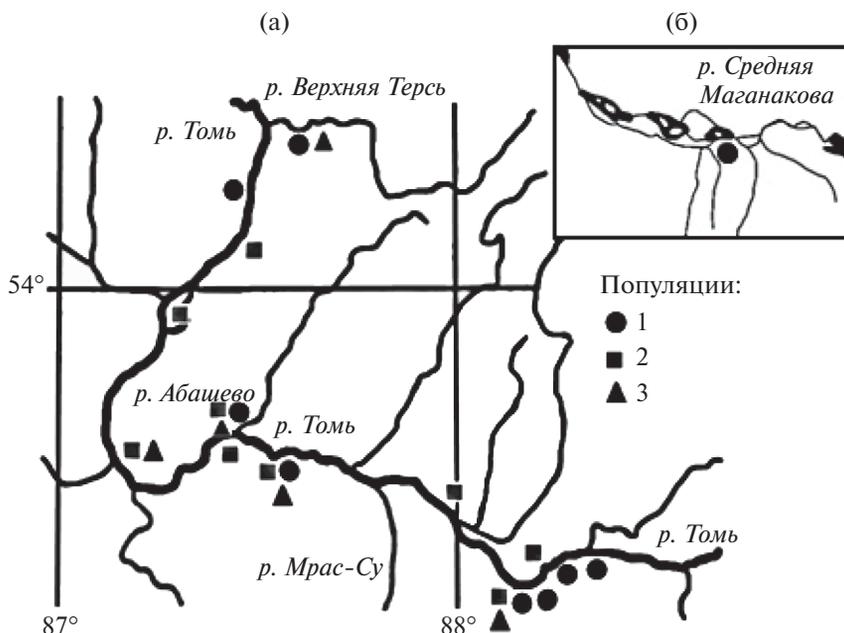


Рис. 1. Расположение изученных популяций: а – участок верхнего и среднего течения р. Томь, б – участок бассейна р. Средняя Маганакова. Популяции: 1 – *P. laurifolia*, 2 – *P. nigra*, 3 – *P. jrtyschensis*.

признаков листа у данных видов и у их естественного гибрида *P. jrtyschensis* представляет очевидный интерес.

В связи с этим основная цель исследований заключалась в изучении изменчивости метрических признаков листа и ее иерархической структуры в популяциях *P. nigra*, *P. laurifolia* и их естественного гибрида *P. jrtyschensis* в бассейне р. Томь.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования были выполнены на 684 особях из 23 популяций (пробных площадей внутри ценопопуляций) в бассейне р. Томь, включая девять популяций *P. nigra*, девять – *P. laurifolia* и пять – *P. jrtyschensis* (рис. 1). Название популяции каждого таксона определялось ее географическим положением. Географические координаты популяций в пойме Томи и ее притоков приведены в работе (Климов, Прошкин, 2018).

Для исключения сезонной, возрастной и онтогенетической изменчивости сбор гербарного материала проводился со второй половины июля по сентябрь в 2015–2018 гг., и только с укороченных побегов южной стороны средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев в возрасте 40–80 лет. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев.

На каждом листе были измерены 4 признака (мм): длина листовая пластинки L , максимальная ширина листовая пластинки D , длина черешка P , расстояние между самой широкой частью

листовой пластинки и ее основанием A (рис. 2) (Бакулин, 2007). Также оценивали отношения трех последних признаков к длине листовой пластинки ($P : L$, $D : L$, $A : L$).

Измерения признаков осуществляли с помощью программы “Axio Vision 4.8.2” (ZEISS, 2018). Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и IBM SPSS Statistics 23.0 software (IBM ..., 2018). Суммарный объем выборки составил 10260 листьев, на которых выполнено 41040 измерений.

Для каждого из признаков вычисляли арифметические средние и их ошибки ($\bar{x} \pm m$), коэффициенты вариации ($C.V.$, %) и парной корреляции, проводили дисперсионный анализ с разложением общей дисперсии признаков на компоненты (Гласс, Стэнли, 1976; Глотов, 1983).

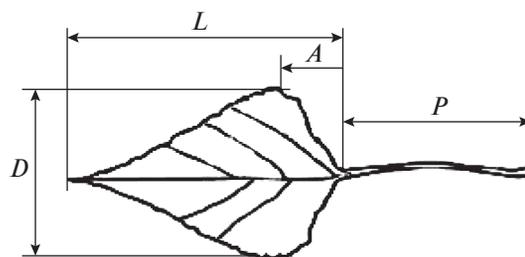


Рис. 2. Метрические признаки листа: D – максимальная ширина листовая пластинки, L – длина листовая пластинки, A – расстояние между самой широкой частью листовая пластинки и ее основанием, P – длина черешка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределения признаков “внутри дерева”, рассчитанные по нормированным отклонениям их значений от средних, близки к нормальным. Все признаки положительно коррелированы между собой в диапазоне коэффициентов корреляции от 0.257 до 0.703 ($n = 450$, $P < 0.001$). Наиболее интегрированным во взаимосвязи с другими признаками является длина листа, наименее — длина черешка.

По средневзвешенным на популяцию оценкам самые крупные листья длиной около 112 и шириной 62 мм имеет тополь лавролистный (табл. 1). Наименьшие размеры длина около 76, ширина 57 мм наблюдаются у *P. nigra*. В популяциях *P. jrtyschensis* значения признаков, как и следовало ожидать, промежуточные, с небольшими отклонениями в сторону того или другого родительского вида. То же относится к остальным признакам, за исключением длины черешка (*P*), которая у *P. jrtyschensis* по осредненным оценкам близка к таковой у *P. nigra* (табл. 1). При этом, если исключить из выборки тополя лавролистного популяцию “Ерунаково” с необычно большой длиной черешка и самыми крупными листьями, то все таксоны по этому признаку окажутся близки между собой. Отметим также, что внутри видов многие популяции достоверно отличаются друг от друга. При этом у *P. nigra* прослеживается межгрупповая изменчивость: ценопопуляции в очагах гибридизации имеют более крупные листья, чем вне их. Например, по длине листа (*L*) популяционные средние этих групп варьируют в пределах около 78–85 и 63–79 мм соответственно (табл. 1). К этой проблеме мы вернемся при обсуждении результатов дисперсионного анализа.

Аналогичные данные о промежуточных значениях показателей у гибридного таксона в сравнении с родительскими видами получены и по индексам признаков (табл. 2). В этом случае также сохраняется существенная межпопуляционная изменчивость. В частности, крупнолистная популяция “Ерунаково” *P. laurifolia*, отличающаяся необычно длинными черешками, сохраняет лидирующее положение и по относительной длине этого признака — $P : L$.

Если исходить из предположения о подавляющем преобладании в составе популяций *P. jrtyschensis* гибридов первого поколения, то их изменчивость по всем признакам должна быть приблизительно такой же или даже ниже, чем у родительских видов. Для исключения эффекта шкалы при проверке этого предположения использовали внутрипопуляционные коэффициенты вариации признаков. Их осредненные значения находятся в пределах 11–26% (табл. 3). При этом предположение о меньшей изменчивости гибридного таксона не подтверждается. По при-

знакам *P* и *D P. jrtyschensis* занимает промежуточное положение между родительскими таксонами, по остальным он приближается к *P. nigra*.

Одним из информативных аспектов изучения структуры изменчивости является ее разложение на компоненты методами дисперсионного анализа (Глотов, 1983; Efimov et al., 2019). При использованной методике сбора образцов возможно вычленение из общей дисперсии каждого признака эндогенного (внутрикронного), индивидуального (внутрипопуляционного) и межпопуляционного компонентов. Эндогенная изменчивость листьев внутри дерева имеет паратипическую (экологическую) природу, отражая влияние микроусловий внутри кроны. Индивидуальная изменчивость имеет смешанную эколого-генетическую природу, в суммарном виде отражая экологическую мозаичность среды обитания и генотипические различия между деревьями. Межпопуляционная изменчивость суммирует эффекты средовых (биотопных) и генетических межпопуляционных различий.

Вначале рассмотрим соотношение внутрикронного и индивидуального компонентов изменчивости различных признаков. Они получены по данным однофакторного дисперсионного анализа признаков. Несмотря на варьирование оцениваемого показателя по популяциям, усредненные данные выявляют совершенно определенную и неожиданную картину: по всем признакам наибольшими значениями долей влияния деревьев характеризуется *P. jrtyschensis* (табл. 4) (значение статистики критерия Фридмана $\chi_R^2 = 10.571$; $k = 3$; $n = 7$; $P < 0.01$). Этот результат, так же, как и анализ коэффициентов вариации, но еще более наглядно подтверждает предположение о генетической неоднородности *P. jrtyschensis*, в составе которого, очевидно, присутствуют не только гибриды 1-го поколения.

На следующем этапе осуществляли наиболее полный анализ структуры изменчивости, используя для этой цели двухфакторную иерархическую схему (модель компонент дисперсии (Гласс, Стэнли, 1976)) (табл. 5). Из общей изменчивости признаков вычленяли не только внутрикронный и индивидуальный, но также и межпопуляционный компоненты. В среднем соотношение межпопуляционного, внутрипопуляционного (индивидуального) и внутрикронного (эндогенного) компонентов дисперсии длины и ширины листа, а также черешка листовой пластинки у родительских видов *P. nigra* и *P. laurifolia* составляет соответственно около 30–35, 30–40 и 25–40% (табл. 6). Структура изменчивости индексных показателей и признака “А” менее стабильна, и отличается понижением вклада межпопуляционной дисперсии до уровня около 15–20%.

Особенности иерархической структуры изменчивости в интегральном виде отражают спе-

Таблица 1. Средние арифметические и ошибки средних исходных признаков

Популяция	<i>L</i>	<i>P</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>n</i>
<i>P. nigra</i>					
Славино	73.70 ± 0.57	44.10 ± 0.37	55.40 ± 0.35	21.70 ± 0.18	450
Казанково	71.10 ± 0.54	33.20 ± 0.40	51.30 ± 0.39	22.00 ± 0.16	450
Кийзак	66.90 ± 0.43	39.70 ± 0.34	53.40 ± 0.30	18.90 ± 0.15	450
Чистенький	63.70 ± 0.50	36.40 ± 0.36	50.30 ± 0.34	19.80 ± 0.15	450
Швейник	79.80 ± 0.45	40.90 ± 0.33	57.60 ± 0.40	21.70 ± 0.14	450
ГРЭС*	84.80 ± 0.56	46.00 ± 0.37	64.90 ± 0.38	22.60 ± 0.17	450
Карлык*	78.30 ± 0.46	44.70 ± 0.30	54.70 ± 0.36	20.10 ± 0.16	450
Майзас*	82.70 ± 0.47	43.40 ± 0.31	63.30 ± 0.30	23.60 ± 0.14	450
Новокузнецк*	85.10 ± 0.59	49.40 ± 0.33	59.40 ± 0.37	22.10 ± 0.17	450
НСР _{0,01}	2.12	1.42	1.44	0.65	
<i>P. laurifolia</i>					
Бельсинская	90.20 ± 0.88	31.40 ± 0.45	46.00 ± 0.49	33.30 ± 0.45	450
Вороний	106.80 ± 0.98	37.10 ± 0.56	54.70 ± 0.61	43.30 ± 0.38	450
Ерунаково	138.10 ± 0.65	63.30 ± 0.53	76.60 ± 0.54	47.80 ± 0.29	450
Средняя Маганакова	108.80 ± 0.66	41.60 ± 0.45	62.40 ± 0.48	39.00 ± 0.30	450
Студеный плес	107.60 ± 1.37	45.60 ± 0.82	60.50 ± 0.90	37.20 ± 0.56	450
ГРЭС*	123.70 ± 0.66	46.00 ± 0.46	71.80 ± 0.44	44.50 ± 0.28	450
Карлык*	111.30 ± 0.57	42.00 ± 0.39	63.30 ± 0.39	41.30 ± 0.30	450
Майзас*	105.10 ± 0.79	41.80 ± 0.60	56.70 ± 0.49	40.00 ± 0.32	450
Верхняя Терсь*	117.60 ± 0.66	47.00 ± 0.41	67.70 ± 0.41	41.50 ± 0.27	450
НСР _{0,01}	4.34	2.63	2.80	1.85	
<i>P. jrtyschensis</i>					
ГРЭС	94.20 ± 0.59	47.50 ± 0.52	63.20 ± 0.48	30.50 ± 0.21	465
Карлык	88.70 ± 0.41	41.10 ± 0.30	54.90 ± 0.27	30.10 ± 0.15	615
Майзас	92.60 ± 0.52	40.20 ± 0.32	62.40 ± 0.36	31.80 ± 0.19	546
Новокузнецк	86.90 ± 1.11	41.10 ± 0.71	59.20 ± 0.83	27.10 ± 0.37	345
Верхняя Терсь	80.40 ± 0.63	38.60 ± 0.53	53.80 ± 0.50	24.90 ± 0.27	150
НСР _{0,01}	3.31	2.27	2.51	1.18	
Среднее на популяцию					
<i>P. nigra</i>	76.16 ± 0.206	41.96 ± 0.137	56.69 ± 0.140	21.38 ± 0.057	4050
<i>P. laurifolia</i>	112.15 ± 0.344	43.98 ± 0.222	62.16 ± 0.229	40.89 ± 0.137	4050
<i>P. jrtyschensis</i>	90.11 ± 0.298	42.04 ± 0.212	59.38 ± 0.225	29.82 ± 0.110	2121

* Популяции *P. nigra* и *P. laurifolia* в очагах гибридизации. *L* – длина листовой пластинки, *P* – длина черешка, *D* – максимальная ширина листовой пластинки, *A* – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием, *n* – объем выборки, НСР – наименее существенная разность при $P < 0.01$.

цифику пространственной популяционной структуры вида, которая складывается в ее длительном историческом взаимодействии со средой обитания (Глотов, 1983; Семериков, 1986). Существенное отклонение структуры изменчивости у гибридных таксонов от таковой у родительских видов может маркировать те или иные особенности их генофондов, обусловленные спецификой процессов гибридизации.

Поскольку соотношение первых двух компонентов рассмотрено выше, в данном случае при сравнении гибридов с родительскими видами наиболее интересен вклад в общую дисперсию межпопуляционных различий. Он в большинстве случаев оказался наименьшим для *P. jrtyschensis*, варьируя в пределах 7–17% (табл. 6) (значение статистики критерия Фридмана $\chi_R^2 = 7.143$; $k = 3$; $n = 7$; $P < 0.05$). Очевидно, этот результат может

Таблица 2. Средние арифметические и ошибки средних индексов признаков

Популяция	$P : L$	$D : L$	$A : L$	n
<i>P. nigra</i>				
Славино	0.606 ± 0.0052	0.758 ± 0.0038	0.295 ± 0.0016	450
Казанково	0.468 ± 0.0044	0.729 ± 0.0047	0.311 ± 0.0012	450
Кийзак	0.597 ± 0.0046	0.802 ± 0.0030	0.284 ± 0.0018	450
Чистенький	0.575 ± 0.0047	0.797 ± 0.0041	0.312 ± 0.0013	450
Швейник	0.515 ± 0.0038	0.724 ± 0.0037	0.274 ± 0.0017	450
ГРЭС*	0.546 ± 0.0039	0.772 ± 0.0043	0.268 ± 0.0015	450
Карлык*	0.574 ± 0.0036	0.701 ± 0.0032	0.257 ± 0.0017	450
Майзас*	0.528 ± 0.0036	0.771 ± 0.0034	0.288 ± 0.0016	450
Новокузнецк*	0.587 ± 0.0040	0.704 ± 0.0036	0.262 ± 0.0017	450
<i>P. laurifolia</i>				
Бельсинская	0.346 ± 0.0034	0.511 ± 0.0028	0.370 ± 0.0031	450
Вороний	0.343 ± 0.0038	0.512 ± 0.0033	0.410 ± 0.0028	450
Ерунаково	0.458 ± 0.0029	0.553 ± 0.0022	0.347 ± 0.0019	450
Средняя Маганакова	0.382 ± 0.0036	0.575 ± 0.0033	0.358 ± 0.0016	450
Студеный плес	0.407 ± 0.0035	0.559 ± 0.0030	0.345 ± 0.0026	450
ГРЭС*	0.372 ± 0.0031	0.583 ± 0.0030	0.361 ± 0.0017	450
Карлык*	0.380 ± 0.0034	0.571 ± 0.0031	0.370 ± 0.0017	450
Майзас*	0.394 ± 0.0045	0.540 ± 0.0026	0.384 ± 0.0025	450
Верхняя Терсь*	0.400 ± 0.0028	0.578 ± 0.0025	0.354 ± 0.0016	450
<i>P. jrtyschensis</i>				
ГРЭС	0.503 ± 0.0044	0.673 ± 0.0038	0.326 ± 0.0018	465
Карлык	0.463 ± 0.0027	0.622 ± 0.0025	0.340 ± 0.0013	615
Майзас	0.435 ± 0.0028	0.677 ± 0.0027	0.345 ± 0.0014	546
Новокузнецк	0.473 ± 0.0048	0.687 ± 0.0055	0.312 ± 0.0020	345
Верхняя Терсь	0.481 ± 0.0054	0.672 ± 0.0052	0.310 ± 0.0028	150
Среднее на популяцию				
<i>P. nigra</i>	0.555 ± 0.0016	0.752 ± 0.0014	0.285 ± 0.0009	4050
<i>P. laurifolia</i>	0.386 ± 0.0013	0.553 ± 0.0011	0.367 ± 0.0008	4050
<i>P. jrtyschensis</i>	0.467 ± 0.0017	0.662 ± 0.0017	0.332 ± 0.0008	2121

* Популяции *P. nigra* и *P. laurifolia* в очагах гибридизации. $P : L$ – отношение длины черешка к длине листовой пластинки, $D : L$ – отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине листовой пластинки, $A : L$ – отношение расстояния между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием к длине листовой пластинки, n – объем выборки.

быть обусловлен преобладанием в составе всех популяций данного вида относительно “единообразных” гибридов первого поколения и/или действием стабилизирующего отбора.

Тем не менее, несмотря на близость оценок структуры изменчивости родительских видов *P. nigra* и *P. laurifolia*, природа межпопуляционной изменчивости их может быть различна. В этой связи напомним, что популяции *P. nigra* в зонах гибридизации характеризуются более крупными листьями в сравнении с таковыми вне зон (табл. 1). Вклад этого фактора в общую дисперсию размерных признаков оценивали в 3-факторной иерархической схеме дисперсионного анализа. Для об-

Таблица 3. Внутрипопуляционные коэффициенты вариации признаков (%)

Вид тополя	L	P	D	A	$P : L$	$D : L$	$A : L$
<i>P. nigra</i>	14.20	17.60	13.30	15.70	16.20	10.70	11.80
<i>P. laurifolia</i>	16.10	26.20	19.00	19.10	19.30	11.20	13.00
<i>P. jrtyschensis</i>	14.90	22.50	16.50	15.80	16.60	11.30	10.40

L – длина листовой пластинки, P – длина черешка, D – максимальная ширина листовой пластинки, A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием, $P : L$ – отношение длины черешка к длине листовой пластинки, $D : L$ – отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине листовой пластинки, $A : L$ – отношение расстояния между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием к длине листовой пластинки.

Таблица 4. Коэффициенты внутриклассовой корреляции (доли влияния деревьев в общей дисперсии, %), по данным однофакторного дисперсионного анализа

Популяция	<i>L</i>	<i>P</i>	<i>D</i>	<i>A</i>	<i>P : L</i>	<i>D : L</i>	<i>A : L</i>
<i>P. nigra</i>							
ГРЭС	30.60	28.50	26.80	46.90	29.70	45.00	9.10
Казанково	63.50	67.50	69.50	48.90	58.60	38.70	33.30
Карлык	60.90	48.60	65.90	59.70	39.20	54.30	21.20
Кийзак	37.80	24.30	50.60	14.90	18.90	23.80	33.40
Майзас	45.70	13.80	40.70	35.00	9.30	25.00	30.20
Новокузнецк	64.70	51.10	61.40	59.50	48.80	57.20	44.30
Славино	62.20	56.60	46.10	48.70	34.00	42.10	17.80
Чистенький	73.30	62.10	51.50	66.60	56.40	49.20	25.70
Швейник	49.90	55.30	61.10	48.10	58.90	37.80	47.30
<i>P. laurifolia</i>							
Бельсинская	62.80	30.80	39.90	55.00	27.30	12.50	37.10
Вороний	63.80	60.50	46.50	40.90	55.50	36.40	36.70
ГРЭС	33.90	19.10	30.80	35.90	15.10	31.80	20.70
Ерунаково	42.80	26.20	35.70	42.50	29.20	14.60	33.20
Карлык	36.40	39.20	56.10	55.60	54.80	51.20	48.20
Майзас	69.30	58.80	65.10	64.70	55.20	42.90	58.60
Средняя Маганакова	27.30	37.90	44.10	39.90	49.30	37.20	25.00
Студеный плес	87.30	74.70	83.70	73.90	49.80	44.50	17.70
Верхняя Терсь	62.00	53.80	66.40	47.70	51.20	43.10	29.30
<i>P. jrtyschensis</i>							
ГРЭС	56.80	50.90	67.00	38.60	49.80	66.30	50.30
Карлык	60.90	59.00	62.60	64.10	56.70	48.60	45.10
Майзас	67.20	58.80	68.20	56.80	61.50	50.30	47.20
Новокузнецк	92.50	81.80	91.80	87.60	61.90	82.00	37.20
Верхняя Терсь	51.10	36.00	67.20	49.40	32.30	58.80	39.30
<i>Среднее на популяцию</i>							
<i>P. nigra</i>	54.30	45.30	52.60	47.60	39.30	41.50	29.10
<i>P. laurifolia</i>	54.00	44.50	52.00	50.70	43.00	34.90	34.10
<i>P. jrtyschensis</i>	65.70	57.30	71.30	59.30	52.40	61.20	43.80

Примечание. Влияние фактора “деревья” статистически значимо при $P < 0.001$ во всех случаях. *L* – длина листовой пластинки, *P* – длина черешка, *D* – максимальная ширина листовой пластинки, *A* – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием, *P : L* – отношение длины черешка к длине листовой пластинки, *D : L* – отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине листовой пластинки, *A : L* – отношение расстояния между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием к длине листовой пластинки.

Таблица 5. Характеристика дисперсионного комплекса, используемого для оценки долей влияния факторов в двухфакторной иерархической схеме, на примере *P. nigra*

Источник изменчивости	Число наблюдений	$N = IJn$	Структура среднего квадрата
Популяции (<i>I</i>)	9	4050	$\sigma_K^2 + 15 \times \sigma_J^2 + 15 \times 30 \times \sigma_I^2$
Деревья (<i>J</i>)	30		$\sigma_K^2 + 15 \times \sigma_J^2$
Побеги внутри кроны (<i>K</i>)	15		σ_K^2

Примечание. σ_K^2 , σ_J^2 , σ_I^2 – дисперсии “остаточная” (внутри кроны), по факторам “деревья” и “популяции” соответственно.

Таблица 6. Доли влияния факторов (%), вычисленные по данным двухфакторного иерархического дисперсионного анализа

Признак	Вид тополя	Источник изменчивости		
		популяции	деревья	побеги внутри крон
<i>L</i>	<i>P. nigra</i>	32.70	37.30	30.00
	<i>P. laurifolia</i>	34.20	41.90	24.00
	<i>P. jrtyschensis</i>	7.00	68.30	24.70
<i>P</i>	<i>P. nigra</i>	29.60	30.90	39.50
	<i>P. laurifolia</i>	35.10	33.70	31.20
	<i>P. jrtyschensis</i>	8.90	57.30	33.80
<i>D</i>	<i>P. nigra</i>	29.80	37.50	32.70
	<i>P. laurifolia</i>	37.20	36.00	26.70
	<i>P. × jrtyschensis</i>	13.30	66.30	20.40
<i>A</i>	<i>P. nigra</i>	15.10	40.90	44.00
	<i>P. laurifolia</i>	21.50	43.40	35.10
	<i>P. jrtyschensis</i>	17.80	53.50	28.70
<i>P : L</i>	<i>P. nigra</i>	18.50	34.90	46.70
	<i>P. laurifolia</i>	16.00	38.50	45.50
	<i>P. jrtyschensis</i>	9.40	49.80	40.70
<i>D : L</i>	<i>P. nigra</i>	17.10	28.40	54.50
	<i>P. laurifolia</i>	14.80	30.90	54.30
	<i>P. jrtyschensis</i>	11.00	57.30	31.60
<i>A : L</i>	<i>P. nigra</i>	13.80	16.30	69.90
	<i>P. laurifolia</i>	14.20	29.80	55.90
	<i>P. jrtyschensis</i>	14.10	38.70	47.30

Примечание. Влияние факторов достоверно при $P < 0.001$. *L* – длина листовой пластинки, *P* – длина черешка, *D* – максимальная ширина листовой пластинки, *A* – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием, *P : L* – отношение длины черешка к длине листовой пластинки, *D : L* – отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине листовой пластинки, *A : L* – отношение расстояния между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием к длине листовой пластинки.

легчения восприятия результатов приводим соотношение компонентов дисперсий лишь по факторам “очаги гибридизации” и “популяции”, на которые у родительских видов приходится около 15–35% общей дисперсии. Если сумму этих двух компонентов принять за 100%, то доля влияния очагов гибридизации в межпопуляционной изменчивости трех признаков (*L*, *P* и *D*) и одного индекса (*A : L*) может достигать 56–71% (табл. 7). При этом влияние зон гибридизации на межпопуляционную дифференциацию у *P. laurifolia* совершенно не прослеживается.

Суммируем и обсудим основные результаты исследований.

Первый из них заключается в том, что по средним значениям большинства морфометрических признаков гибридный таксон *P. jrtyschensis* занимает промежуточное положение по отношению к родительским видам *P. nigra* и *P. laurifolia*. Этот вполне ожидаемый результат дополняет впервые обнаруженный нами феномен пониженного уров-

ня межпопуляционной изменчивости *P. jrtyschensis*. В совокупности это свидетельствует о преобладании в его популяциях гибридов F_1 , что, возможно, сочетается с действием стабилизирующего отбора. Это заключение полностью согласуется с ранее полученными данными по китайской части зоны гибридизации и с нашими результатами (Климов, Прошкин, 2016, 2018, 2019; Jiang et al., 2016). При этом у гибридов не отмечается выраженного доминирования количественных признаков крупного яйцевидного листа, свойственных *P. laurifolia*, несмотря на наличие дискобластов, характерных только для *P. laurifolia*.

Второй интересный результат заключается в том, что, несмотря на преобладание в составе *P. jrtyschensis* гибридов F_1 , для него, в сравнении с родительскими видами, характерен более высокий уровень общей изменчивости, возникающий за счет большого вклада индивидуального (внутрипопуляционного) компонента дисперсии. Это свидетельствует о генетической неоднородности

Таблица 7. Доли влияния факторов “Зоны гибридизации” и “Популяции” в сумме дисперсий по этим факторам, вычисленные по данным иерархического дисперсионного анализа признаков в популяциях *P. nigra* и *P. laurifolia*

Признак	Вид тополя	Доли влияния, %	
		зоны гибридизации	популяции
<i>L</i>	<i>P. nigra</i>	70.90**	29.10***
	<i>P. laurifolia</i>	0.00	100.00***
<i>P</i>	<i>P. nigra</i>	63.50**	36.50***
	<i>P. laurifolia</i>	0.00	100.00***
<i>D</i>	<i>P. nigra</i>	61.30*	38.70***
	<i>P. laurifolia</i>	0.00	100.00***
<i>A</i>	<i>P. nigra</i>	17.20	82.80***
	<i>P. laurifolia</i>	0.00	100.00***
<i>P:L</i>	<i>P. nigra</i>	0.00	100.00***
	<i>P. laurifolia</i>	0.00	100.00***
<i>D:L</i>	<i>P. nigra</i>	0.10	99.90***
	<i>P. laurifolia</i>	22.60	77.40***
<i>A:L</i>	<i>P. nigra</i>	56.10*	43.90***
	<i>P. laurifolia</i>	0.00	100.00***

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, *L* – длина листовой пластинки, *P* – длина черешка, *D* – максимальная ширина листовой пластинки, *A* – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием, *P : L* – отношение длины черешка к длине листовой пластинки, *D : L* – отношение максимальной ширины листовой пластинки к длине листовой пластинки, *A : L* – отношение расстояния между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием к длине листовой пластинки.

гибридного таксона, которая может создаваться появлением рекомбинантных генотипов от скрещивания гибридов 1-го поколения друг с другом и с родительскими видами. В этой связи напомним, что внутрикронный компонент отражает преимущественно вклад в изменчивость листьев микрофлуктуаций экологических условий внутри кроны дерева и, возможно, некоторую онтогенетическую разнокачественность листьев в связи с особенностями их размещения на побеге. Индивидуальный компонент изменчивости между деревьями имеет смешанную эколого-генетическую природу и отражает как влияние микроусловий произрастания отдельных деревьев, так и их генотипические различия.

В целом рассмотренный выше результат также хорошо согласуется с ранее полученными данными по изменчивости качественных анатомо-морфологических признаков в исследуемых популяциях (Климов, Прошкин, 2018; Klimov, Proshkin, 2019).

Третья и наиболее важная особенность полученных данных состоит в том, что в очагах гибридизации, в которых на ограниченной площади произрастают все исследуемые виды, именно у *P. nigra* наблюдается достоверное увеличение размеров листа в сравнении с его популяциями вне очагов гибридизации. Наиболее простым объяснением этого феномена является интрогрессивная аккумуляция этим видом генов “крупнолистности” от донора *P. laurifolia*. Этот результат, с одной стороны, дает дополнительное обоснование выводу об асимметрии интрогрессии, который мы сделали на основании анализа изменчивости признаков петиолярной анатомии. С другой, он усиливает аргументы в пользу адаптивной природы этого явления, поскольку оно проявляется не только в увеличении потенциала вегетативного размножения осокоря (Klimov, Proshkin, 2019), но и в увеличении биомассы его фотосинтезирующих органов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости морфометрических признаков листа у *P. nigra*, *P. laurifolia* и гибридного таксона *P. jrtyschensis* в значительной мере подтверждает выводы, которые были получены нами и другими исследователями при изучении изменчивости этих видов по качественным признакам. Прежде всего, это относится к вполне ожидаемому факту промежуточного положения средних значений большинства морфометрических признаков гибридного таксона *P. jrtyschensis* по отношению к родительским видам *P. nigra* и *P. laurifolia*. Однако в очагах гибридизации, в которых на ограниченной площади произрастают все исследуемые виды, у *P. nigra* было выявлено достоверное увеличение размеров листа в сравнении с его популяциями вне очагов. В этой связи выдвинуто предположение об интрогрессивной аккумуляции этим видом генов “крупнолистности” от донора *P. laurifolia*.

Новые результаты получены при изучении структуры изменчивости исследуемых признаков. Они сводятся к тому, что в сравнении с родительскими видами гибридный таксон *P. jrtyschensis* характеризуется сниженным уровнем межпопуляционной дифференциации, но высокой индивидуальной изменчивостью. Вероятными причинами этого являются: 1) преобладание в популяциях *P. jrtyschensis* гибридов F_1 и действие стабилизирующего отбора, которые сглаживают межпопуляционные различия; 2) выщепление рекомбинантных генотипов, возникающее от скрещивания гибридов 1-го поколения друг с другом и с родительскими видами, которое увеличивает внутривидовую дисперсию.

Для проверки выдвинутых гипотез необходимы дополнительные исследования с применением

ем ДНК–маркеров, а также проведение искусственных скрещиваний родительских видов и их гибридов и анализом расщеплений в контролируемых условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск: Гео, 2007. 121 с.
- Гласс Д., Стэнли Д. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 496 с.
- Глотов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
- Драгавцев В.А., Драгавцева Е.В. Механизмы сдвигов доминирования количественных признаков яровой пшеницы в разных географических точках // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 691–696.
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *P. nigra* × *P. laurifolia* в пойме р. Томи // Сибирский лесной журн. 2016. № 5. С. 55–62. <https://doi.org/10.15372/SJFS20160506>
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенотипическое разнообразие качественных признаков *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2018. Т. 22. № 4. С. 468–475. <https://doi.org/10.18699/VJ18.384>
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия // Вестник томского государственного университета. Биология. 2019. № 46. С. 64–81. <https://doi.org/10.17223/19988591/46/4>
- Коропачинский И.Ю., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 223 с.
- Коросов А.В. Принцип эмерджентности в экологии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 48–66. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2012.1481>
- Левонтин П. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 352 с.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику: Учеб. пособие. И.: Высш. школа. 1978. 448 с.
- Семерилов Л.Ф. Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 140 с.
- Efimov V.M., Tarakanov V.V., Naumova N.B., Kovaleva V.Y., Kutsenogiy K.P. Highly inheritable variables-components in the clonal plantation of Scots Pine // Sibirskij Lesnoj Zurnal. 2019. V. 6. P. 82–88. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190609>
- Glotov N.V. Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations // Acta Zoologica Fennica. 1992. V. 5. P. 45–53.
- Guet J., Fabbrini F., Fichot R., Sabatti M., Bastien C., Brignolas F., Thomas S. Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination: European populations of black poplar (*Populus nigra* L.) // Tree Physiology. 2015. V. 35. № 8. P. 850–863. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv056>
- IBM SPSS Statistics 23. 2018. <http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592>.
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species // Plant Biology. 2016. V. 16(1). P. 88–99. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0776-6>
- Klimov A.V., Proshkin B.V. Identification of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* by leaf petiole anatomy // Sibirskij Lesnoj Zurnal. 2019. V. 6. P. 89–99. <https://doi.org/10.15372/SJFS20190610>
- Yang C.Y., Shen K.M., Mao Z.M. Flora Xinjiangensis. *Populus* L. Urumqi: Technology & Hygiene Publishing House, 1992. T. 1. V. 2. P. 122–158.
- ZEISS AxioVision – Microscope software for materials microscopy & industrial applications. Carl Zeiss Microscopy. Jena, Germany: Zeiss Int. TM, 2018. <https://www.zeiss.com/microscopy/int/products/microscope-software/axiovision.html>.
- Zeng Y.F., Zhang J.G., Duan A.G., Abuduhaiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility // Scientific Reports. 2016. V. 6. P. 377–389. <https://doi.org/10.1038/srep28043>

Metric Characteristics' Variability of Laurel-Leaf and Black Poplars' Leaves in a Natural Hybridisation Zone

B. V. Proshkin^{1, *}, V. V. Tarakanov^{2, 3}, and A. V. Klimov^{3, 4}

¹Federal Penitentiary Service Institute of Kuznetsk Basin, Oktyabr'skiy ave 49, Novokuznetsk, 654066 Russia

²Novosibirsk State Agricultural University, Dobrolyubova st. 160, Novosibirsk, 630039 Russia

³West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Zhukovskogo st., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russia

⁴InEca Consulting ltd., Lazo st. 4, Novokuznetsk, 654027 Russia

*E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

The hierarchical analysis of leaf's quantitative traits variability is one of the necessary stages in assessing the genetic heterogeneity of natural populations within the species areal. In zones of taxa natural cross breeding it allows not only to assess the various ecological and genetic factors' contribution to the variability of these species' quantitative traits, but also to shed additional light on the features of hybridization and introgression processes. Therefore, the aim of these studies was to study the variability of the leaf's metric characteristics and its hierarchical structure in the populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and their natural hy-

brid *P. jrtyschensis* Ch. Y. Yang in the basin of Tom' river. According to the results of studying the morphometric characters and their indices, the hybrid taxon *P. jrtyschensis*, as expected, occupies an intermediate position between the parental species *P. nigra* and *P. laurifolia*, but differs from them in certain features of the structure of variability. All this taken together indicates the predominance of F_1 hybrids in the populations of *P. jrtyschensis*, which, possibly, is combined with the effect of stabilizing natural selection. Despite the predominance of F_1 hybrids in the of *P. jrtyschensis* composition, in comparison with the parental species, it is still characterized by a higher level of overall variability arising due to the large contribution of the individual (intrapopulation) component of dispersion. This indicates the genetic heterogeneity of the hybrid taxon, which can be created by the occurrence of recombinant genotypes from the crossing of 1st generation hybrids with each other and with parental species. Along with this, in the foci of hybridization of *P. nigra*, a significant increase in leaf size is observed in comparison with its populations outside the foci. The simplest explanation of this phenomenon is the introgressive accumulation of large-leaved genes by this species from the donor *P. laurifolia*.

Keywords: *Populus*, hybrids, hybridisation, morphometric characteristics, variability.

Acknowledgements: The study has been conducted within the framework of base projects of Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the RAS" (№AAAA-A17-117101820003-0) and Novosibirsk State Agricultural University (№AAAA-A17-117112470021-9).

REFERENCES

- Bakulin V.T., *Topol' chernyi v Zapadnoi Sibiri* (Black poplar in Western Siberia), Novosibirsk: Geo, 2007, 121 p.
- Dragavtsev V.A., Dragavtseva E.V., Mechanisms sustaining displacements of quantitative trait dominance in spring wheat of various geographical regions, *Russian Journal of Genetics*, 2011, Vol. 47, No. 5, pp. 610–614.
- Efimov V.M., Tarakanov V.V., Naumova N.B., Kovaleva V.Y., Kutsenogiy K.P., Highly inheritable variables-components in the clonal plantation of Scots Pine, *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*, 2019, Vol. 6, pp. 82–88, DOI: 10.15372/SJFS20190609.
- Glass D., Stenli D., *Statisticheskie metody v pedagogike i psikhologii* (Statistical methods in pedagogy and psychology), Moscow: Progress, 1976, 496 p.
- Glotov N.V., Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations, *Acta Zoologica Fennica*, 1992, Vol. 5, pp. 45–53.
- Glotov N.V., Otsenka geneticheskoi geterogennosti prirodnykh populyatsii: kolichestvennye priznaki (Assessment of genetic heterogeneity of natural populations: quantitative traits), *Ekologiya*, 1983, No. 1, pp. 3–10.
- Guet J., Fabbrini F., Fichot R., Sabatti M., Bastien C., Brignolas F., Thomas S., Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination: European populations of black poplar (*Populus nigra* L.), *Tree Physiology*, 2015, Vol. 35, No. 8, pp. 850–863, DOI: 10.1093/treephys/tpv056.
<http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592>
<https://www.zeiss.com/microscopy/int/products/microscope-software/axiovision.html>
- Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J., Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species, *Plant Biology*, 2016, Vol. 16(1), pp. 88–99, DOI: 10.1186/s12870-016-0776-6.
- Klimov A.V., Proshkin B.V., Identification of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. jrtyschensis* by leaf petiole anatomy, *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*, 2019, Vol. 6, pp. 89–99, DOI: 10.15372/SJFS20190610.
- Klimov A.V., Proshkin B.V., Fenotipicheskoe raznoobrazie kachestvennykh priznakov *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. i *P. jrtyschensis* Ch. Y. Yang. v zone estestvennoi gibrizatsii (Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. jrtyschensis* in natural hybridization zone), *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2018, Vol. 22, No. 4, pp. 468–475, DOI: 410.18699/VJ18618.18384.
- Klimov A.V., Proshkin B.V., Ispol'zovanie morfo-anatomicheskikh priznakov dlya vyyavleniya gibriznykh rastenii v zone estestvennoi gibrizatsii *Populus laurifolia* i *P. nigra* v Sibiri, Rossiya (Using morphological and anatomical characteristics to identify hybrid plants in the area of *Populus laurifolia* and *P. nigra* natural hybridization in Siberia, Russia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2019, No. 46, pp. 64–81, DOI: 10.17223/19988591/19988546/19988594.
- Klimov A.V., Proshkin B.V.S., Morfologicheskaya identifikatsiya estestvennykh gibrizov *P. nigra* × *P. laurifolia* v poime r. Tomi (Morphological identification of *Populus nigra* × *P. laurifolia* natural hybrids in the flood-plain of Tom' river), *Sibirskij lesnoj zhurnal*, 2016, No. 5, pp. 55–62, DOI: 10.15372/SJFS20160506.
- Koropachinskii I.Y., Milyutin L.I., *Estestvennaya gibrizatsiya drevesnykh rastenii* (Natural hybridization of woody plants), Novosibirsk: Geo, 2006, 223 p.
- Korosov A.V., Printsip emergentnosti v ekologii (An emergent principle in ecology), *Printsipy ekologii*, 2012, No. 3, pp. 48–66, DOI: 10.15393/j15391.art.12012.11481.
- Levontin R., *Geneticheskie osnovy evolyutsii* (The genetic basis of evolutionary change), Moscow: Mir, 1978, 352 p.
- Rokitskii P.F., *Vvedenie v statisticheskuyu genetiku* (Introduction to statistical genetics), Minsk: Vysheishaya shkola, 1978, 448 p.
- Semerikov L.F., *Populyatsionnaya struktura drevesnykh rastenii* (Population structure of wooden plants), Moscow: Nauka, 1986, 140 p.
- Yang C.Y., Shen K.M., Mao Z.M., *Flora Xinjiangensis. Populus* L., Urumqi: Technology & Hygiene Publishing House, 1992, Vol. 2, pp. 122–158.
- Zeng Y.F., Zhang J.G., Duan A.G., Abuduhamiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastid-nuclear incompatibility, *Scientific Reports*, 2016, Vol. 6, pp. 377–389, DOI: 10.1038/srep28043.

УДК 630*165.3

ВНУТРИСЕМЕЙНЫЙ ОТБОР В ЛЕСНОЙ СЕЛЕКЦИИ

© 2021 г. А. Л. Федорков*

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

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

Поступила в редакцию 24.10.2018 г.

После доработки 16.06.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Проанализированы отечественные и зарубежные работы, посвященные внутрисемейному отбору плюсовых деревьев в лесной селекции. По результатам исследования испытательных культур сосны обыкновенной проведен меж- и внутрисемейный отбор кандидатов в плюсовые деревья, рассчитаны значения селекционного дифференциала. На основе литературных и собственных данных сделан вывод о возможности использования внутрисемейного отбора в лесной селекции.

Ключевые слова: внутрисемейный отбор, испытательные культуры, лесосеменные плантации, межсемейный отбор, отбор по фенотипу, плюсовые деревья.

DOI: 10.31857/S0024114821030050

В соответствии с “Правилами создания...” (2015) для древесных пород, размножаемых преимущественно семенным путем, основными объектами лесного семеноводства, продуцирующими семена, являются лесосеменные плантации (ЛСП). ЛСП могут создаваться потомствами плюсовых деревьев, не прошедших генетическую оценку по потомству (ЛСП 1-го порядка), и клонами плюсовых деревьев, прошедших предварительную или окончательную генетическую оценку по потомству (ЛСП повышенной генетической ценности (ПГЦ) и 2-го порядка).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН, тема “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском северо-востоке России” (АААА-А17-117122090014-8).

Для создания ЛСП ПГЦ (в зарубежной литературе их называют ЛСП 1.5-го порядка) и 2-го порядка плюсовые деревья отбираются по результатам оценки их семенных потомств в испытательных культурах (межсемейный отбор). В англоязычной литературе используется несколько терминов, определяющих межсемейный отбор и являющихся синонимами: *among family selection*, *among-parent selection* или *backward selection* (Ruotsalainen, Lindgren, 1998; Lindgren et al., 2008; Eriksson et al., 2013). Такой подход реализуется в Финляндии, где с 1997 г. действует программа замещения ЛСП 1-го порядка на ЛСП 1.5-го порядка, основанная на результатах межсемейного отбора (Naaranen et al., 2015). При межсемейном отборе обычно реко-

мендуется отбирать примерно 20% лучших деревьев (Eriksson et al., 2013), например, в финской селекционной программе из 5800 испытываемых плюсовых деревьев сосны для создания ЛСП 1.5-го порядка планируется отобрать 1600, то есть 17%.

При создании ЛСП в Швеции также используется межсемейный отбор, хотя отмечается, что он может быть, скорее всего, только однократным (Eriksson et al., 2013), поскольку после окончания срока эксплуатации ЛСП 1.5-го или 2-го порядков потребуются снова проводить межсемейный отбор. Если при этом использовать те же плюсовые деревья или отбирать новые деревья в естественных, “неулучшенных” насаждениях, то эффект селекции, полученный в результате предыдущего отбора, будет потерян. Не случайно дальнейшее развитие лесной селекции, как в Финляндии, так и Швеции, предусматривает проведение внутрисемейного отбора в испытательных культурах, созданных семенными потомствами плюсовых деревьев различных категорий (Rosvall et al., 2011; Ruotsalainen, Persson, 2013; Царёв, 2014). Внутрисемейный отбор (*within family selection*, *within-parent selection* или *forward selection*) означает отбор в качестве плюсовых лучших деревьев в полусибсовых или сибсовых семьях (Ruotsalainen, Lindgren, 1998; Lindgren et al., 2008; Eriksson et al., 2013).

Цель данной работы — исследовать испытательные культуры плюсовых деревьев сосны обыкновенной и провести сравнительный межсемейный и внутрисемейный отбор кандидатов в плюсовые деревья.

Таблица 1. Результаты межсемейного и внутрисемейного отбора в испытательных культурах плюсовых деревьев сосны обыкновенной

Межсемейный отбор				Внутрисемейный отбор			
ранг семьи	номер семьи	высота семьи, м	<i>S</i> , %	ранг дерева	высота дерева, м	номер семьи	<i>S</i> , %
1	288	9.1	25	1	11.0	190	51
2	101	9.0	23	2	10.5	101	44
3	185	8.2	12	3	10.4	199	42
4	197	8.2	12	4	10.2	180	40
5	285	7.9	8	5	10.0	197	37
6	330	7.9	8	6	10.0	288	37
7	207	7.8	7	7	9.6	201	32

Примечание. Номер семьи соответствует номеру плюсового дерева по предприятию. Жирным шрифтом выделены ранги деревьев-полусибсов, чьи материнские деревья уже отобраны в результате межсемейного отбора.

ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования выбраны испытательные культуры сосны обыкновенной, заложенные в Сыктывкарском лесничестве Республики Коми на территории бывшего лесного питомника под методическим руководством Сыктывкарской лесной производственной семеноводческой станции. Посадка 2-летних сеянцев производилась весной 1997 г. вручную под меч Колесова с размещением 5×0.5 м, площадь участка 2.1 га. В опыте представлена 61 полусибсовая семья плюсовых деревьев сосны, отобранных по фенотипу в этом же лесничестве. Делянки 20-деревные, рядовые, размещены рендомизированно в 1–11-кратной повторности. Для исследования отобрали 37 семей (по 4 повторности) и весной 2017 г. в каждой делянке (повторности) измерили высоту и диаметр у 5 наиболее высоких деревьев (740 шт.). Оценка согласия между эмпирическим и нормальным распределением, проведенная по критерию Колмогорова–Смирнова λ , показала соответствие нормальному распределению ($\lambda = 0.631$; $P < 0.01$), что позволяет использовать параметрические методы анализа. Рассчитаны средние посемейные высоты и средняя высота культур. На основании ранжирования полусибсовых семей по средней высоте и ранжирования всех деревьев по индивидуальной высоте проведен межсемейный (примерно 20% лучших семей) и внутрисемейный (примерно 1% лучших деревьев) отбор. Рассчитан селекционный дифференциал (*S*), то есть разница между высотой семьи (при межсемейном отборе) и дерева (при внутрисемейном отборе) и средней высотой культур (Царёв и др., 2013). Для вычислений использован пакет программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В целом сохранность растений в испытательных культурах к 19-летнему возрасту составила 42%, средняя высота – 7.3 м. В результате межсе-

мейного отбора примерно 20% лучших семей отобрано 7 семей, в результате внутрисемейного отбора 1% лучших полусибсов отобрано 7 деревьев (табл. 1). Для получения большего эффекта селекции рекомендуется при создании ЛСП сочетание межсемейного и внутрисемейного отбора (Ruotsalainen, Lindgren, 1998), однако в нашем случае оказалось, что при внутрисемейном отборе три дерева относятся к семьям, уже отобранным при межсемейном отборе. Во избежание близкородственных скрещиваний такие деревья не следует использовать при создании ЛСП вместе со своими “матерями” (табл. 1).

В среднем селекционный дифференциал при межсемейном отборе составил около 14%, внутрисемейном – 40% (табл. 1), что объясняется большей изменчивостью индивидуальных высот по сравнению с высотами семей. Считается что внутрисемейный отбор менее точный, чем межсемейный (Rosvall et al., 2011), но его точность можно повысить, клонируя отобранные деревья методом прививки для полевых испытаний (Andersson Gull, Mullin, 2013). Хотя имеющиеся данные не позволяют рассчитать значение коэффициента наследуемости при внутрисемейном отборе, более высокие оценки селекционного дифференциала в целом соответствуют литературным данным о более высоком генетическом улучшении при внутрисемейном отборе по сравнению с межсемейным (Hannrup et al., 2007; Lindgren et al., 2008; Dapusevičius, Lindgren, 2010). Кроме того, при внутрисемейном отборе селекционный цикл сокращается, что приводит к увеличению генетического улучшения на единицу времени (Ruotsalainen, Lindgren, 1998). Также сообщается, что отбор среди семей с высокими рангами дает большее генетическое улучшение, чем внутрисемейный отбор в семьях от свободного опыления, тогда как для семей с более низкими рангами справедливо обратное (Ruotsalainen, 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в тех регионах Российской Федерации, где имеются испытательные культуры, для создания новых ЛСП наряду с межсеме́йным можно проводить и внутрисеме́йный отбор. Сочетание межсеме́йного и внутрисеме́йного отбора при создании ЛСП может быть даже более экономически оправданным, чем использование этих двух видов искусственного отбора по отдельности (Ruotsalainen, Lindgren, 1998). ЛСП такого типа следует называть ЛСП 2-го цикла, в отличие от ЛСП 1.5-го и 2-го порядков, создаваемых по результатам межсеме́йного отбора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Правила создания и выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов). Утверждены приказом Минприроды России от 20.10.2015 № 438 (документ предоставлен правовой системой "КонсультантПлюс", дата обращения 09.01.2017).

Царёв А.П. Программы лесной селекции: зарубежный и отечественный опыт (обзор) // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2014. № 3. С. 71–75.

Царёв А.П., Погиба С.П., Лаур Н.В. Селекция лесных и декоративных древесных растений. М.: Изд-во МГУЛ, 2013. 543 с.

Andersson Gull B., Mullin T.J. Extension of best practice to other species in Europe (Best practice for tree breeding in Europe). 2013. Uppsala: SkogForsk, P. 77–90.

Danusevičius D., Lindgren D. Efficiency of breeding strategy where grandparents – but not parents – contribute equally to the breeding population // *Annals of Forest Science*. 2010. V. 67. № 4. P. 404.

Eriksson G., Ekberg I., Clapham D. Genetics applied to forestry. An introduction. 3rd ed. Uppsala: Swedish University of Agricultural sciences, 2013. 208 p.

Haapanen M., Jansson G., Nielsen U.B., Steffenrem A., Stener L.-G. The status of tree breeding and its potential for improving biomass production – a review of breeding activities and genetic gain in Scandinavia and Finland. Uppsala: SkogForsk, 2015. 55 p.

Hannrup B., Jansson G., Danell Ö. Comparing gain and optimum test size from progeny testing and phenotypic selection in *Pinus sylvestris* // *Canadian J. Forest Research*. 2007. V. 37. № 7. P. 1227–1235.

Lindgren D., Danusevičius D., Rosvall O. Balanced forest tree improvement can be enhanced by selecting among many parents but maintaining balance among grandparents // *Canadian J. Forest Research*. 2008. V. 38. № 11. P. 2797–2803.

Rosvall O., Almqvist C., Lindgren D., Mullin T. Alternative breeding strategies (Review of the Swedish tree breeding programme). 2011. Uppsala: SkogForsk, P. 55–66.

Ruotsalainen S. Managing breeding stock in the initiation of a long-term tree breeding program. Thesis. Finnish Forest Research Institute, Research Papers. 2002. № 875. 95 p.

Ruotsalainen S., Lindgren D. Predicting genetic gain of backward and forward selection in forest tree breeding // *Silvae Genetica*. 1998. V. 47. № 1. P. 42–50.

Ruotsalainen S., Persson T. Scots pine – *Pinus sylvestris* L. (Best practice for tree breeding in Europe). Uppsala: SkogForsk, 2013. P. 49–64.

Intrafamily Selection in Forest Breeding

A. L. Fedorkov*

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

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

Both Russian and foreign works on a subject of the intrafamily selection of plus trees in forest breeding have been analyzed. Based on the results of the study of Scots pine test crops, an inter- and intra-family selection of plus trees candidates was carried out, the values of the selection differential were calculated. Based on the literature and our own data, a conclusion was made about the possibility of using intrafamily selection in forest breeding.

Keywords: intrafamily selection, test crops, forest seed plantations, interfamily selection, selection by phenotype, plus trees.

REFERENCES

Andersson Gull B., Mullin T.J., *Extension of best practice to other species in Europe (Best practice for tree breeding in Europe)*, 2013, Uppsala: SkogForsk, pp. 77–90.

Danusevičius D., Lindgren D., Efficiency of breeding strategy where grandparents – but not parents – contribute equally to the breeding population, *Annals of Forest Science*, 2010, Vol. 67, No. 4, pp. 404.

Eriksson G., Ekberg I., Clapham D., Genetics applied to forestry. An introduction. Uppsala: Swedish University of Agricultural sciences, 2013, 208 p.

Haapanen M., Jansson G., Nielsen U.B., Steffenrem A., Stener L.-G. The status of tree breeding and its potential for improving biomass production – a review of breeding activities and genetic gain in Scandinavia and Finland. Uppsala: SkogForsk, 2015. 55 p.

Hannrup B., Jansson G., Danell Ö., Comparing gain and optimum test size from progeny testing and phenotypic selection in *Pinus sylvestris*, *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, Vol. 37, No. 7, pp. 1227–1235.

Lindgren D., Danusevičius D., Rosvall O., Balanced forest tree improvement can be enhanced by selecting among ma-

ny parents but maintaining balance among grandparents, *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, Vol. 38, No. 11, pp. 2797–2803.

Pravila sozdaniya i vydeleniya ob'ektov lesnogo semenovodstva (lesosemennykh plantatsii, postoyannykh lesosemennykh uchastkov i podobnykh ob'ektov) (Rules for the creation and allocation of forest seed-growing objects (forest seed plantations, permanent forest seed plots and similar objects), available at <http://www.consultant.ru/> (January 09, 2017).

Rosvall O., Almqvist C., Lindgren D., Mullin T., *Alternative breeding strategies (Review of the Swedish tree breeding programme)*, 2011, Uppsala: SkogForsk, pp. 55–66.

Ruotsalainen S., Lindgren D., Predicting genetic gain of backward and forward selection in forest tree breeding, *Silvae Genetica*, 1998, Vol. 47, No. 1, pp. 42–50.

Ruotsalainen S., *Managing breeding stock in the initiation of a long-term tree breeding program*, Thesis. Finnish Forest Research Institute, Research Papers, 2002, No. 875, 95 p.

Ruotsalainen S., Persson T., *Scots pine – Pinus sylvestris L. (Best practice for tree breeding in Europe)*, Uppsala: SkogForsk, 2013, pp. 49–64.

Tsarev A.P., Pogiba S.P., Laur N.V., *Seleksiya lesnykh i dekorativnykh drevesnykh rastenii* (Selection of forest and ornamental woody plants), Moscow: Izd-vo MGUL, 2013, 543 p.

Tsarev A.P., Programmy lesnoi seleksii: zarubezhnyi i otechestvennyi opyt (obzor) (Programs of forest tree breeding: foreign and home experience (review)), *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2014, No. 3, pp. 71–75.

УДК 582.475.2:581.52:571.1

ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В КОНТРАСТНЫХ ЭКОТОПАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. Т. С. Седельникова^а, * А. С. Аверьянов^а, А. В. Пименов^а^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН», Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

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

Поступила в редакцию 29.01.2020 г.

После доработки 30.03.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

В естественных популяциях и искусственных насаждениях лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), произрастающих в экологически контрастных условиях Южной Сибири, проведено исследование морфологических признаков пыльцы и аномалий ее развития у внутривидовых форм и морфотипов деревьев, дифференцированных по окраске и размерам женских шишек, с учетом типа половой конституции, возраста, наличия поврежденности лиственничной почковой галлицей, по сравнению с типичными особями. Выявлено, что у красношишечных форм деревьев (f. *rubriflora*, f. *rosea*) формируются достоверно более крупные пыльцевые зерна и образуется меньшее количество тератоморфной пыльцы, чем у зеленошишечной формы (f. *viridiflora*). Специфика крупношишечных форм деревьев по сравнению с мелкошишечными проявляется в продуцировании достоверно более крупной пыльцы. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев пыльцевые зерна с аномалиями развития встречаются чаще, чем у типичных особей. Молодые 30-летние деревья характеризуются достоверно более мелкой пылью, чем особи старших возрастов, не отличаясь от них по количеству тератоморфных пыльцевых зерен. Образование более мелких пыльцевых зерен у молодых деревьев может быть связано не только с возрастом, но и с мужским типом их сексуализации. Заселение деревьев лиственничной почковой галлицей не оказывает влияния на размер пыльцевых зерен и число аномалий их развития, но влияет на изменение соотношения классов формы пыльцы. Морфометрические показатели пыльцы изменяются в соответствии с контрастными различиями эколого-климатических условий произрастания деревьев в подтаежном, предгорном, болотном и степном происхождении. В условиях неблагоприятного температурного режима корнеобитаемого слоя торфяных криоземов на болоте и засушливого климата со значительными колебаниями температур в степи деревья продуцируют пыльцу более мелких размеров с высоким числом аномалий ее развития.

Ключевые слова: лиственница сибирская, внутривидовой полиморфизм, Южная Сибирь, морфология пыльцы.

DOI: 10.31857/S0024114821030104

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – вид хвойных растений из рода лиственница (*Larix* Mill.) семейства сосновые (Pinaceae (Spreng. Ex F. Rudolphi) – имеет обширный ареал, простирающийся с севера на юг от тундры (71° с.ш.) до горных районов Алтая и Саян (46° с.ш.) и с запада на восток – от Урала (62° в.д.) до Забайкалья (123° в.д.). В пределах области своего распространения лиственница сибирская образует широкий спектр морфологической изменчивости, проявляющийся в наличии внутривидовых форм и морфотипов деревьев, адаптированных к разнообразным условиям произрастания (Биоразнообразие ..., 2010).

Половая репродукция *L. sibirica* тесно связана с процессом микроспорогенеза, который определяет формирование и развитие мужского гаметофита. Вопросам пыльцевой продуктивности и

физиологии пыления, цитозембриологии, биохимии, физиологии и морфологии пыльцевого зерна у лиственницы сибирской и близкородственных видов – лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.), лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis) и гибридного комплекса – лиственницы Чекановского (*L. sibirica* × *L. gmelinii* = *Larix czekanowskii* Szaf.) посвящен ряд работ (Круклис, 1974; Круклис, Милютин, 1977; Некрасова, 1983; Тренин, 1986; Slobodnik, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaya, Domakhina, 2018). Однако сведения об особенностях морфологии пыльцы у различных форм деревьев, являющихся собственно компонентами биоразнообразия природных популяций и искусственных насаждений лиственницы сибирской, отсутствуют. Между тем, данные о раз-

мерах и форме пыльцевых зерен успешно используются для диагностики и экологической дифференциации видов, межвидовых гибридов и внутривидовых форм древесных, в том числе хвойных, растений из родов береза (*Betula* L.), дуб (*Quercus* L.), ель (*Picea* A. Dietr.), кипарис (*Cupressus* L.), сосна (*Pinus* L.) (Захаренко, 2006; Пименов и др., 2011; Горячина, Седаева, 2012; Wronska-Pilarek et al., 2016; Темботова и др., 2017; Derciuch et al., 2018).

Известно, что морфологические параметры пыльцы как интегральные критерии обладают высокой степенью информативности. Вариабельность размера пыльцы определяется влиянием естественного отбора в зависимости от стратегии ее распространения, в совокупности со многими другими факторами (Knight et al., 2010). У видов хвойных из родов ель, кедр (*Cedrus* Trew), кипарис, сосна размер пыльцы связан с некоторыми биологическими признаками – строением оболочки пыльцевого зерна, плоидностью клеток, уровнем гетерозиготности гено типа, размером генома (Chira, 1973; Danti et al., 2010; Макогон, Коршиков, 2012; Bell et al., 2018). Для хвойных, в том числе лиственницы сибирской, установлена связь размера пыльцы и встречаемости аномалий ее развития с температурными и почвенно-гидрологическими условиями местопроизрастаний, атмосферным загрязнением, заболеваниями деревьев (Некрасова, 1983; Седельникова и др., 2004; Третьякова, Носкова, 2004; Бажина, 2005; Романова, Третьякова, 2005; Varis et al., 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaia, Domakhina, 2018; Sedelnikova et al., 2018).

Настоящая работа посвящена исследованию морфологических признаков пыльцы и выявлению факторов их изменчивости у внутривидовых форм и морфотипов лиственницы сибирской в экологически контрастных условиях произрастания юга Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследования послужили естественные популяции и искусственные насаждения *L. sibirica*, произрастающие на ключевых участках (происхождениях) в Ширинском районе Республики Хакасия и районе Академгородка г. Красноярска (табл. 1). Сбор образцов пыльцы производился в 2017 г. в третьей декаде апреля в искусственных посадках *L. sibirica*, представляющих собой дендроценоз на урбанизированной территории в городской черте г. Красноярска, в происхождении “Академгородок”, территориально приуроченном к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. В первой – второй декадах мая 2017 г. пыльца данного вида отбиралась в естественных популяциях Июско-Ширинской

горностепной ландшафтной системы в 4 происхождениях: “Туим” – редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на остепненных склонах юго-западной экспозиции; “Марчелгаш” – редкостойный лиственничник злаково-разнотравный на предгорной равнине восточного макросклона Кузнецкого Алатау; “Тунгужуль/суходол” – редкостойный лиственничник кустарниково-разнотравный на первой надпойменной террасе р. Тунгужуль в Бело-Июсской системе межгорных долин восточного макросклона Кузнецкого Алатау; “Тунгужуль/болото” – елово-лиственничное редколесье разнотравно-кустарничково-зеленомошное на криогенном торфянике в пойме р. Тунгужуль в Бело-Июсской системе межгорных долин восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Данные ключевые участки (происхождения) отобраны в соответствии с их эколого-климатической контрастностью и подразделяются на подтаежный (“Академгородок”), степной (“Туим”), предгорные (“Тунгужуль/суходол”, “Марчелгаш”) и предгорный болотный (“Тунгужуль/болото”).

При сборе образцов пыльцы *L. sibirica* были сформированы следующие выборки: деревья типичной формы; внутривидовые формы деревьев, дифференцированные по окраске кроющих чешуй женских шишек (макростробилов) – зеленошишечная (f. *viridiflora* Szaf.), красношишечная (f. *rubriflora* Szaf.) и ее вариации – розовошишечная (f. *rosea* Szaf.), а также обнаруженная нами уникальная фиолетовошишечная (f. *purpura*); формы, выделенные по размерам макростробилов – мелкошишечная, крупношишечная. В перечисленных выборках при выделении форм деревьев учитывались их возраст; тип сексуализации; наличие повреждений, вызванных лиственничной почковой галлицей (*Dasyneura rozkovi* Mam. et Nik. (Diptera, Cecidomyiidae)).

Отбор образцов пыльцы проводили в сухую солнечную погоду из естественно раскрывшихся макростробилов путем стряхивания в пакетики из кальки с последующим помещением их в эксикатор с CaCl₂. Из каждой выборки пыльцы было сделано по 3 временных неокрашенных водных препаратов, из популяционной выборки – 10 препаратов, в которых было исследовано по 10 полей зрения (*n*). Морфометрические параметры пыльцевых зерен измерялись при помощи окуляр-микрометра стереоскопического микроскопа МБС-10. Число измеренных в каждой выборке пыльцевых зерен приведено в табл. 2. Измерение параметров элементов пыльцы и определение размера и формы пыльцевого зерна проводились по общепринятым методам (Erdtman, 1945, 1952; Моносзон-Смолина, 1949; Halbritter et al., 2018).

При измерении пыльцевого зерна наиболее широкая его часть идентифицировалась как дли-

Таблица 1. Характеристика объектов исследования и выборок деревьев

Наименование ключевого участка/“происхождения”	Географические координаты	Выборки <i>Larix sibirica</i>	
		внутривидовые формы и морфотипы	число деревьев, шт./возраст деревьев, лет
Микрорайон Академгородок, г. Красноярск/“Академгородок”	55°59'04" с.ш., 92°45'09" в.д.	Зеленошишечная	3/50
		Красношишечная	5/50
		Розовошишечная	1/50
Окрестности с. Туим, Ширинский район, Республика Хакасия/“Туим”	54°24'03" с.ш., 89°58'15" в.д.	Типичная	2/125
		Мелкошишечная, молодое дерево	1/30
		Крупношишечная, мужской тип сексуализации	1/95
		Фиолетовошишечная	1/110
Окрестности пос. Марчелгаш, Ширинский район, Республика Хакасия/“Марчелгаш”	54°30'52" с.ш., 89°47'02" в.д.	Типичная	2/120
		Крупношишечная	2/30
		Мужской тип сексуализации, молодые деревья	5/30
Первая надпойменная терраса в долине р. Тунгужуль, Ширинский район, Республика Хакасия/“Тунгужуль/суходол”	54°19'48" с.ш., 89°43'37" в.д.	Типичная	6/80–90
		Мелкошишечная	1/100
		Крупношишечная	1/105
		Пораженная галлицей	1/90
Криогенный торфяник в долине р. Тунгужуль, Ширинский район, Республика Хакасия/“Тунгужуль/болото”	54°16'30" с.ш., 89°38'56" в.д.	Типичная	10/90–110

на, наиболее узкая – как высота. Для определения класса пыльцы по размеру использовался ее наибольший морфометрический параметр – длина (Erdtman, 1945). По классификации G. Erdtman (1945), в соответствии со значением длины диагностируются 6 классов размера пыльцевых зерен: <10 μm – очень мелкие (“very small grains”), 10–25 μm – мелкие (“small grains”), 25–50 μm – средние (“medium sized grains”), 50–100 – крупные (“large grains”), 100–200 μm – очень крупные (“very large grains”), >200 μm – гигантские (“gigantic grains”). Классы формы пыльцы определялись на основе соотношения высоты и длины, умноженного на 100 (Erdtman, 1952). По этому соотношению выделяются 9 классов формы пыльцы: <50 – сверх-сплюснутая (“per-oblate”), 50–75 – сплюснутая (“oblate”), 75–88 – почти-сплюснутая (“sub-oblate”), 88–99 – сплюснуто-сфероидальная (“oblate-spheroidal”), 100 – сфероидальная (“spheroidal”), 101–114 – вытянуто-сфероидальная (“prolate-spheroidal”), 114–133 – почти-вытянутая (“sub-prolate”), 133–200 – вытянутая (“prolate”), >200 – сверх-вытянутая (“per-prolate”) (Erdtman, 1952). Подсчет встречаемости и определение типов аномалий пыльцы проводились с использованием методики М.В. Сурсо с соавт. (2012).

Морфометрические параметры пыльцы анализировались с использованием общепринятых

статистических методов. Для оценки достоверности различий размера пыльцевых зерен применялся *t*-критерий Стьюдента (t_{st}) на 5%-м уровне точности по каждой из сравниваемых пар значений (t_{ϕ}). Для использованных в работе объемов выборок по всем сравниваемым парам критическое значение t_{st} составляет 1.96.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пыльца всех видов лиственницы является сложным объектом, поскольку имеет ограниченное число таксономически значимых признаков и высокий уровень индивидуальной изменчивости. Пыльца лиственницы на искусственных средах и при разных условиях инкубирования *in vitro* не прорастает (Сурсо и др., 2012), поэтому оценить ее качество можно только косвенными методами. Пыльцевые зерна видов рода *Larix* имеют следующие морфологические характеристики: единица рассеивания – монада, размер – крупные (51–100 мкм), класс – безапертурный, число апертур – 0, тип апертуры – апертура отсутствует, полярность – гетерополярная, контур в полярном положении (пыльца в гидратированном состоянии) – эллиптический, контур в полярном положении (сухая пыльца) – неправильный, форма (сухая пыльца) – неправильная, складки

Таблица 2. Морфометрическая характеристика пыльцевых зерен в изученных происхождениях *Larix sibirica*

Внутривидовая форма и морфотип деревьев	Статистические показатели					
	параметр пыльцевого зерна	<i>n</i> , шт.	Limit, μm	$x \pm Mx$, μm	σ	<i>C.V.</i> , %
“Академгородок”						
Зеленошишечная	Высота	120	57–107	73.83 ± 0.86	9.42	12.76
	Длина	120	64–114	85.72 ± 0.73	8.01	9.34
Красношишечная	Высота	120	57–100	78.33 ± 0.99	10.86	13.86
	Длина	120	71–107	88.17 ± 0.86	9.44	10.71
Розовошишечная	Высота	120	57–100	78.70 ± 0.99	10.86	13.80
	Длина	120	57–114	88.89 ± 0.89	9.73	10.93
“Туим”						
Типичная	Высота	120	57–94	73.60 ± 0.77	8.43	11.45
	Длина	120	57–100	85.17 ± 0.69	7.51	8.82
Мелкошишечная, молодое дерево	Высота	120	57–100	70.37 ± 0.97	10.64	15.12
	Длина	120	64–114	85.35 ± 0.92	10.13	11.87
Крупношишечная, мужской тип сексуализации	Высота	120	57–100	71.38 ± 0.88	9.63	13.49
	Длина	120	57–107	85.72 ± 0.83	9.05	10.56
Фиолетовошишечная	Высота	120	57–100	77.22 ± 0.77	8.41	10.89
	Длина	120	71–100	89.37 ± 0.54	5.95	6.66
“Марчелгаш”						
Типичная	Высота	240	57–100	75.46 ± 0.66	10.29	14.87
	Длина	240	71–114	87.28 ± 0.53	8.19	13.56
Крупношишечная	Высота	240	57–114	77.32 ± 0.74	11.5	10.20
	Длина	240	64–121	89.93 ± 0.79	12.19	6.98
Мужской тип сексуализации, молодые деревья	Высота	120	57–94	71.23 ± 0.66	7.27	10.20
	Длина	120	71–100	84.17 ± 0.54	5.88	6.98
“Тунгужуль/суходол”						
Типичная	Высота	600	57–114	74.11 ± 0.39	9.46	12.77
	Длина	600	64–114	85.82 ± 0.36	8.7	10.14
Мелкошишечная	Высота	240	57–100	71.95 ± 0.57	8.88	12.34
	Длина	240	71–114	83.13 ± 0.52	8.08	9.72
Крупношишечная	Высота	240	57–100	73.57 ± 0.56	8.66	11.77
	Длина	240	71–107	86.02 ± 0.48	7.43	8.63
Пораженная галлицей	Высота	120	57–94	74.60 ± 0.86	9.44	12.65
	Длина	120	71–100	84.39 ± 0.78	8.56	10.14
“Тунгужуль/болото”						
Типичная	Высота	120	57–100	70.88 ± 0.64	7.03	9.92
	Длина	120	71–100	83.53 ± 0.56	6.10	7.30

Примечание. *n* – объем выборки, Limit – предельные значения, $x \pm Mx$ – среднее и ошибка среднего, σ – среднее квадратичное отклонение, *C.V.* – коэффициент вариации.

(сухая пыльца) – неравномерно сформированные, форма (пыльца в гидратированном состоянии) – от яйцевидной до сфероидальной (Halbritter, 2016).

Пыльца лиственницы не имеет воздушных мешков, спородерма состоит из зернистой эктэ-

зины, ламеллярной эндэксины и интины. Исходным типом апертуры – части поверхности пыльцевого зерна, являющейся местом выхода пыльцевой трубки – у хвойных является дистальная борозда, которая в процессе эволюции сильно редуцировалась, а у видов рода *Larix* полностью ис-

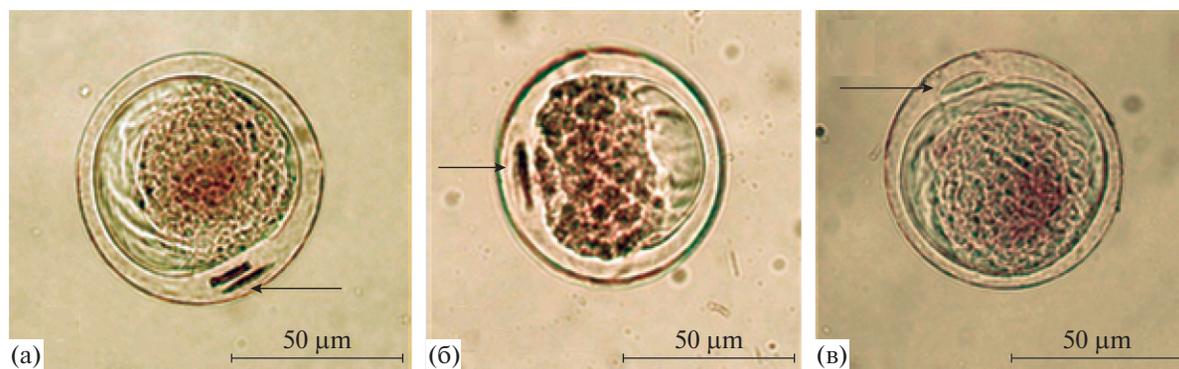


Рис. 1. Зрелые пыльцевые зерна *L. sibirica*: а – происхождение “Академгородок”, зеленошишечная форма; б – происхождение “Туим”, типичная форма; в – происхождение “Тунгужуль/суходол”, крупношишечная форма. Стрелками указаны проталиальные клетки.

чезла. Сфероидальная форма пыльцевого зерна, сглаживание рисунка поверхности экзины, редукция апертур являются признаками специализации под действием анемофилии (Мейер-Меликян, Токарев, 2004; Токарев, 2004). Относительно тяжелая пыльца *L. sibirica* обладает невысокими аэродинамическими качествами, однако достаточно низкая удельная плотность обеспечивает ее способность к переносу на большие расстояния (Сурсо, 2009; Головкин и др., 2011).

Сведения о размере пыльцы лиственницы сибирской крайне немногочисленны и приводятся для популяционных выборок деревьев или отдельных особей без учета особенностей их габитуса и морфологии. В связи с представлениями о том, что пыльца *L. sibirica* имеет близкую к сфероидальной форму, при исследованиях определялись значения только одного показателя – длины пыльцевого зерна. По имеющимся данным, длина пыльцевого зерна *L. sibirica* в северной подзоне тайги (Архангельская область) составляет 83–86 µm, в Карелии и Мурманской области – 77–79 µm, в районах Восточной Сибири – 76–87 µm, в Южной Сибири (Республика Хакасия) – 78–79 µm. Коэффициент вариации (*C.V.*) длины пыльцевого зерна лиственницы сибирской определяется как низкий – 4–8% (Круклис, Милютин, 1977; Тренин, 1986; Баранчиков и др., 2009; Сурсо и др., 2012).

На рисунке 1 приведены микрофотографии зрелых пыльцевых зерен лиственницы сибирской в образцах пыльцы, использованных нами для анализа. Для более объективной оценки изменчивости размера пыльцы *L. sibirica* измерялись параметры длины и высоты пыльцевого зерна. По данным, приведенным в табл. 2, в образцах пыльцы *L. sibirica* средние параметры длины пыльцевых зерен варьируют от 83.1 ± 0.52 до 89.9 ± 0.79 µm, высоты – от 70.4 ± 0.97 до 78.7 ± 0.99 µm. В образцах пыльцы из всех происхождений высота пыльцевых зерен оказалась более вариабельным параметром по сравнению с их длиной, при этом значения

коэффициентов вариации соответствуют низкому и среднему уровням изменчивости (табл. 2). По классификации G. Erdtman (1945), в образцах *L. sibirica* в соответствии со значениями длины идентифицируется пыльца двух классов размера: крупные пыльцевые зерна (“large grains”), длина которых варьирует в диапазоне 50–100 µm, и очень крупные пыльцевые зерна (“very large grains”), длина которых составляет 100–200 µm. Во всех образцах лиственницы преобладает крупная пыльца, однако в некоторых из них встречаются очень крупные пыльцевые зерна (табл. 3).

Пыльца красношишечных форм деревьев (*f. rubriflora*, *f. rosea*, *f. purpurea*) из происхождений “Академгородок” и “Туим” достоверно крупнее по сравнению с зеленошишечной формой (*f. viridiflora*) по параметрам длины ($t_{\Phi} = 3.07, 3.90, 5.67$, соответственно) и высоты ($t_{\Phi} = 4.85, 5.25, 4.16$, соответственно) (табл. 2). Возможно, это обусловливается наличием большого количества пыльцы очень крупного размера, длина которой варьирует от 100 до 114 µm у форм *f. rubriflora* и *f. rosea* (5.0 и 5.8% соответственно), хотя у формы *f. purpurea* имеется только крупная пыльца и отсутствует очень крупная. Для отдельных видов древесных растений, например, из рода эвкалипт (*Eucalyptus* L’Hér), показано, что более крупные пыльцевые зерна имеют преимущественные шансы на успех в процессе оплодотворения, так как их размер определяет скорость роста пыльцевых трубок (Gore et al., 1990). Поскольку в сибирских популяциях *L. sibirica* зеленошишечные особи встречаются редко, а преобладают красношишечные деревья, встречаемость которых по мере продвижения на северо-восток в более холодные районы возрастает до 90% и выше (Круклис, Милютин, 1977; Биоразнообразие ..., 2010), можно предположить, что одной из вероятных причин их устойчивости в суровых условиях произрастания является продуцирование более крупной пыльцы.

Таблица 3. Встречаемость пыльцы различного класса размера в изученных происхождениях *Larix sibirica*, %

Внутривидовая форма и морфотип деревьев	Класс размера пыльцевых зерен	
	крупные	очень крупные
“Академгородок”		
Зеленошишечная	98.3	1.7
Красношишечная	95.0	5.0
Розовошишечная	94.2	5.8
“Туим”		
Типичная	100.0	0.0
Мелкошишечная, молодое дерево	97.5	2.5
Крупношишечная, мужской тип сексуализации	95.0	5.0
Фиолетовошишечная	100.0	0.0
“Марчелгаш”		
Типичная	99.6	0.4
Крупношишечная	87.5	12.5
Мужской тип сексуализации, молодые деревья	100.0	0.0
“Тунгужуль/суходол”		
Типичная	98.2	1.8
Мелкошишечная	99.6	0.4
Крупношишечная	99.6	0.4
Пораженная галлицей	100.0	0.0
“Тунгужуль/болото”		
Типичная	100.0	0.0

Примечание. Число анализируемых пыльцевых зерен (*n*) по каждой из выборок деревьев представлено в табл. 2.

Хвойные деревья с красной окраской кроющих чешуй женских и мужских репродуктивных органов содержат антоцианы, активация биосинтеза которых происходит в стрессовых условиях произрастания. У представителей семейства Pinaceae выявлено 4 антоцианидина, один из которых (3-глюкозид пеонидин) обнаружен в женских шишках лиственницы (Anderson, 1992; Griesbach, Santamour, 2003). Показано, что формы деревьев, содержащие антоциан в мужских и женских шишках, более часто встречаются в условиях низких температур. Так, пыльца краснопыльничковой формы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L. f. (var.) *erythranthera* Sanio) при низких температурах лучше прорастает, характеризуется более крупными и менее изменчивыми размерами, а ее вылет происходит раньше по сравнению с желтопыльничковой формой (f. (var.) *sulfuranthera* Kozubov) (Некрасова, 1983; Пименов и др., 2011; Темботова и др., 2017). У красношишечных форм лиственницы сибирской выход семян из шишек выше, чем у зелено-

шишечных, что может свидетельствовать о более успешных процессах опыления у таких деревьев (Ковылина и др., 2008). Дифференциация форм деревьев по окраске шишек, связанная с параметрами пыльцы, вероятно, обеспечивает эффективность репродукции хвойных в широком диапазоне температурных условий.

По данным табл. 2, среди проанализированных образцов наиболее мелкие пыльцевые зерна сформировались у деревьев *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото”, наиболее контрастного по условиям температурного режима почвы по отношению к остальным происхождениям. Различия между типичными деревьями из происхождения “Тунгужуль/болото” и тремя другими участками – “Тунгужуль/суходол”, “Туим” и “Марчелгаш” – достоверны как по длине пыльцы ($t_{\phi} = 2.64-4.15$), так и по ее высоте ($t_{\phi} = 3.55-4.47$). Примечательно, что в выборке “Тунгужуль/болото” отсутствует пыльца очень крупного размера (табл. 3). Вероятно, уменьше-

ние размера пыльцы у *L. sibirica* из происхождения “Тунгужуль/болото” связано с произрастанием деревьев в условиях экстремальной экологической обстановки при низкой температуре корнеобитаемого слоя торфяных криоземов.

Пыльцевые зерна *L. sibirica* крупношишечной формы из происхождений “Тунгужуль/суходол” и “Марчелгаш” достоверно крупнее по сравнению с мелкошишечной формой из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол” по высоте ($t_{\phi} = 2.84-8.14$) и длине ($t_{\phi} = 3.55-10.15$). Различия недостоверны ($t_{\phi} = 0.71$) лишь по высоте пыльцы крупно- и мелкошишечной форм из происхождения “Тунгужуль/суходол” (табл. 2). Выявленные различия могут определяться большим количеством пыльцевых зерен очень крупного размера в рассматриваемых образцах пыльцы крупношишечных деревьев, но, вероятно, не только этим фактором. Так, по данным табл. 3, доля очень крупной пыльцы у трех крупношишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Марчелгаш” довольно высокая (5.0 и 12.5% соответственно). В то же время, у крупношишечного дерева из происхождения “Тунгужуль/суходол” она незначительная (0.4%). У двух мелкошишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Тунгужуль/суходол” встречаемость пыльцевых зерен очень крупного размера так же различна (2.5 и 0.4% соответственно) (табл. 3). Пыльца указанных крупношишечных деревьев из происхождений “Туим”, “Тунгужуль/суходол” и “Марчелгаш” несколько крупнее по длине по сравнению не только с мелкошишечными, но и обычными особями из этих происхождений, характеризующимися средними по размерам шишками (табл. 2). По некоторым данным, у крупношишечных форм лиственницы сибирской формируются семена с более высокой массой (Зеленяк и др., 2018).

Необходимо отметить, что в происхождении “Марчелгаш” молодые 30-летние деревья отличаются достоверно более мелкими размерами пыльцевых зерен относительно деревьев старших возрастов, произрастающих на этом участке, как по высоте ($t_{\phi} = 5.30; 4.03$, соответственно), так и по длине ($t_{\phi} = 4.89; 3.70$, соответственно) (табл. 2). Для хвойных, в частности, *P. sylvestris*, показано формирование более мелкой пыльцы у деревьев молодого возраста (Некрасова, 1983). Однако возможно, что продуцирование более мелкой пыльцы у молодых деревьев из происхождения “Марчелгаш” связано не только с возрастом этих особей, но и с их половой конституцией, представляющей мужской тип сексуализации. В происхождении “Марчелгаш” деревья мужского типа сексуализации характеризуются наличием многочисленных микростробиллов в кроне и продуцированием большого количества пыльцы, что, по всей вероятности, не может обеспечить ее

крупные размеры. В то же время дерево мужского типа сексуализации и молодое 30-летнее дерево из происхождения “Туим” достоверно не отличаются по размеру пыльцы от остальных деревьев, произрастающих на этом участке (табл. 2).

Пыльцевые зерна с дерева, пораженного лиственничной почковой галлицей, из образца “Тунгужуль/суходол” не отличаются по размерам от пыльцы остальных шести типичных деревьев из данного пункта сбора и происхождений “Туим” и “Марчелгаш” (табл. 2). Сходные результаты получены Ю.Н. Баранчиковым с соавт. (2009): по данным, приведенным в их работе, у лиственницы в Хакасии заражение деревьев галлицей не оказало влияния на размеры пыльцы и содержание в ней крахмала, жиров и пероксидазы.

Разнообразие форм пыльцевых зерен в исследованных образцах пыльцы лиственницы сибирской, по классификации G. Erdtman (1952), соответствует 4 классам: сплюснутая (“oblate”), почти-сплюснутая (“sub-oblate”), сплюснуто-сфероидальная (“oblate-spheroidal”), сфероидальная (“spheroidal”). Данные, приведенные на рис. 2, дают представление о встречаемости пыльцевых зерен различных классов формы в конкретных выборках и происхождениях *L. sibirica*. Оказалось, что у деревьев из всех происхождений преобладает пыльца почти-сплюснутой формы, хотя встречаемость ее неодинакова и варьирует от 40.8 до 62.1%. Дерево, пораженное лиственничной почковой галлицей из происхождения “Тунгужуль/суходол”, отличается минимальной долей пыльцевых зерен почти-сплюснутой формы (40.8%) с одновременным возрастанием доли сфероидальной формы пыльцы (32.5%) в образце.

Во всех образцах пыльцы *L. sibirica* наряду с нормально сформированными пыльцевыми зернами обнаружена пыльца с аномалиями развития (тератоморфная). К категории нормальных относились пыльцевые зерна без видимых нарушений размера и формы (рис. 1). Данные, характеризующие соотношение нормальных и тератоморфных пыльцевых зерен в образцах и встречаемость типов аномалий пыльцы в различных происхождениях лиственницы сибирской, приводятся на рис. 3. Очевидно, что основную массу тератоморфной пыльцы составляют пыльцевые зерна с признаками плазмолиза цитоплазмы. В некоторых случаях наблюдались недоразвитие и деформация пыльцевых зерен, разрывы эскины (рис. 4). Единично отмечены двойные микрогаметофиты и аномально крупные, очевидно, диплоидные, пыльцевые зерна.

По данным, представленным на рис. 3, в происхождении “Академгородок” красношишечные формы деревьев (*f. rubriflora*, *f. rosea*) содержат меньшее количество аномальной пыльцы, составляющее 7.8–8.3%, чем зеленошишечная форма (*f. viridiflora*), у которой доля тератоморфных

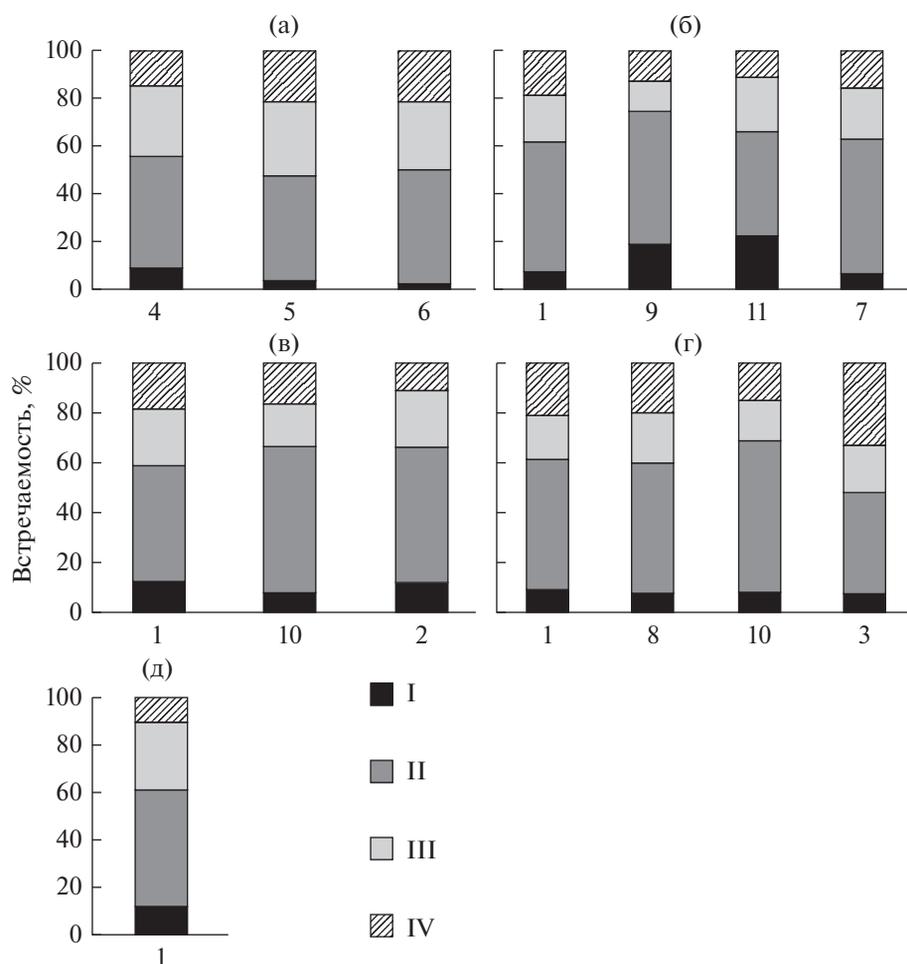


Рис. 2. Встречаемость форм пыльцы *L. sibirica*: Происхождения: а – “Академгородок”, б – “Туим”, в – “Марчелгаш”, г – “Тунгжуволь/суходол”, д – “Тунгжуволь/болото”. Форма пыльцевых зерен: I – сплюснутая, II – почти сплюснутая, III – сплюснуто-сфероидальная, IV – сфероидальная. Выборки *L. sibirica*: 1 – обычная форма; 2 – обычная форма, молодые деревья мужского типа сексуализации; 3 – обычная форма, пораженная галлицей; 4 – зеленошишечная; 5 – красношишечная; 6 – розовошишечная; 7 – фиолетовошишечная; 8 – мелкошишечная; 9 – мелкошишечная, молодое дерево; 10 – крупношишечная; 11 – крупношишечная, мужского типа сексуализации.

пыльцевых зерен достигает 11.8%. Почти у всех особей, отличающихся морфологическим своеобразием женских шишек (за исключением одной крупношишечной формы из происхождения “Тунгжуволь/суходол”), – двух мелкошишечных деревьев из происхождений “Туим” и “Тунгжуволь/суходол”, фиолетовошишечной формы (*f. purpurea*) из происхождения “Туим”, двух крупношишечных деревьев из происхождения “Марчелгаш” – тератоморфная пыльца встречается с высокой частотой (10.5–16.6%), в то время как у типичных деревьев из этих происхождений – с более низкой (2.2–6.6%). Установлено (Седельникова, Пименов, 2017), что в проростках семян с мелкошишечных и других отклоняющихся от типичной формы деревьев *L. sibirica* из Ширинско-Июсской степи выявлены нарушения числа хромосом и хромосомные перестройки, что может быть связано с наличием аномалий пыльцы, вли-

яющих на качество семенного потомства, у таких особей. Зависимости между встречаемостью аномалий пыльцевых зерен и возрастом деревьев, их половой конституцией, а также наличием повреждений, вызванных листовенничной почковой галлицей, не выявлено (рис. 3).

Максимальным числом тератоморфных пыльцевых зерен (73.1%) отличаются деревья из происхождения “Тунгжуволь/болото”, что, вероятно, связано с экстремальными температурными факторами их произрастания на мерзлотных почвах – торфяных криоземах (рис. 3). Высокая доля аномальной пыльцы (13–16%) отмечается у деревьев из ключевого участка “Туим”, характеризующегося наиболее засушливыми условиями произрастания и резкими перепадами суточных и сезонных температур среди всех исследованных происхождений.

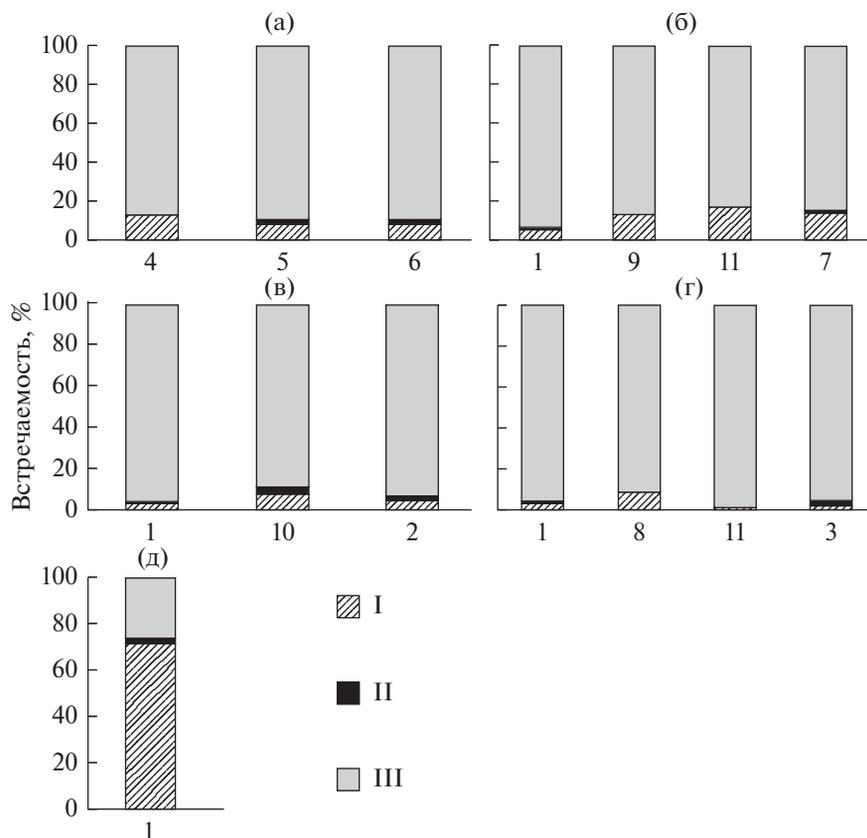


Рис. 3. Встречаемость нормально развитой и тератоморфной пыльцы и спектр аномалий пыльцевых зерен *L. sibirica*: Происхождения: а – “Академгородок”, б – “Туим”, в – “Марчелгаш”, г – “Тунгужуль/суходол”, д – “Тунгужуль/болото”. Категория пыльцевых зерен: I – плазмолит, II – прочие аномалии, III – нормальные. Выборки *L. sibirica*: 1 – обычная форма; 2 – обычная форма, молодые деревья мужского типа сексуализации; 3 – обычная форма, пораженная галлицей; 4 – зеленошишечная; 5 – красношишечная; 6 – розовошишечная; 7 – фиолетовошишечная; 8 – мелкошишечная; 9 – мелкошишечная, молодое дерево; 10 – крупношишечная; 11 – крупношишечная, мужского типа сексуализации.

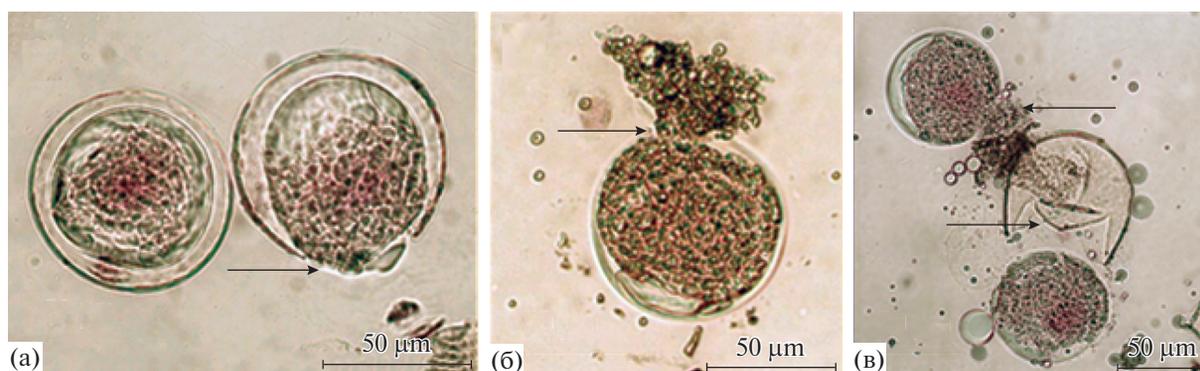


Рис. 4. Аномалии пыльцевых зерен *L. sibirica*: а – разрыв экзины (указано стрелкой), происхождение “Марчелгаш”, крупношишечная форма; б – разрыв экзины с вытеканием цитоплазмы (указано стрелкой), происхождение “Тунгужуль/болото”; в – разрыв экзины с вытеканием цитоплазмы (вверху, указано стрелкой) и сбрасывание экзины (внизу, указано стрелкой), происхождение “Тунгужуль/суходол”, фиолетовошишечная форма.

По литературным данным (Тренин, 1986; Slobođnik, 2002; Романова, Третьякова, 2005; Калашник, 2011; Сурсо и др., 2012; Vasilevskaia, Domakhina, 2018), у *L. sibirica* и близкородственных видов *L. decidua* и *L. sukazewii* выявлены сходные типы аномалий пыльцы – пыльцевые зерна без

содержимого, с редуцированным содержимым и признаками полной или частичной деградации ядра и цитоплазмы, нарушениями экзины, недоразвитые, мелкие, деформированные, гигантские, двойной микрогаметофит, полиспория. При этом отмечается, что тератологические изме-

нения пыльцевых зерен и стерильность пыльцы *L. sibirica* могут быть вызваны нарушениями в процессе микроспорогенеза, неблагоприятными экологическими условиями, резкими изменениями погоды, а также техногенными выбросами различной природы.

ВЫВОДЫ

В естественных популяциях и искусственных насаждениях лиственницы сибирской, произрастающих в контрастных экологических условиях Южной Сибири, у внутривидовых форм и морфотипов деревьев, дифференцированных по окраске и размерам макростробилов с учетом их половой конституции, возраста, наличия пораженности лиственничной почковой галлицей, по сравнению с особями типичной формы, выявлен ряд особенностей морфологии пыльцы и аномалий ее развития:

1. У красношишечных форм деревьев *L. sibirica* (f. *rubriflora*, f. *rosea*) формируются достоверно более крупные пыльцевые зерна и образуется меньшее количество тератоморфной пыльцы, чем у зеленошишечной формы (f. *viridiflora*).

2. Специфика крупношишечных форм деревьев *L. sibirica* проявляется в продуцировании достоверно более крупной пыльцы по сравнению с особями с мелкими по размеру шишками. У крупношишечных и мелкошишечных форм деревьев пыльцевые зерна с аномалиями развития встречаются чаще, чем у типичных особей.

3. Молодые 30-летние деревья *L. sibirica* характеризуются достоверно более мелкой пыльцой, чем особи старших возрастов, не отличаясь от них по количеству тератоморфных пыльцевых зерен. Образование более мелких пыльцевых зерен у молодых деревьев может быть связано не только с возрастом, но и с мужским типом их сексуализации, обуславливающей наличие многочисленных микростробилов и продуцирование большого количества пыльцы, что не обеспечивает ее крупные размеры.

4. Заселение *L. sibirica* лиственничной почковой галлицей не оказывает влияния на размер пыльцевых зерен и число аномалий их развития, однако у пораженного дерева выявлено изменение соотношения классов формы пыльцы.

5. Морфометрические показатели пыльцы *L. sibirica* изменяются в соответствии с контрастными различиями эколого-климатических факторов подтаежного, предгорного, болотного и степного происхождения. Неблагоприятный температурный режим корнеобитаемого слоя торфяных криоземов в болотном экотопе, по всей вероятности, определяет уменьшение размера пыльцы лиственницы и возрастание числа аномалий ее развития. В степном экотопе условия засушливо-

го климата и значительные колебания сезонных и суточных температур могут обуславливать увеличение количества тератоморфной пыльцы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов *Abies sibirica*, пораженных ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) // Ботанический журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 696–702.
- Баранчиков Ю.Н., Третьякова И.Н., Буглова Л.В. Генеративный потенциал деревьев лиственницы сибирской, пораженных почковой галлицей // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2009. Т. 68. № 5. С. 134–137.
- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / Отв. ред. Ефремов С.П., Милютин Л.И. Новосибирск: Гео, 2010. 159 с.
- Головки В.В., Куценогий К.П., Истомин В.Л. Использование конфокальной сканирующей микроскопии для определения объема и плотности пыльцевых зёрен сибирских растений // Труды VII международной выставки и Научного конгресса ГЕО-СИБИРЬ-2011. Дистанционные методы зондирования земли и фотограмметрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология. Новосибирск: Изд-во СГГА, 2011. Т. 4. С. 249–253.
- Горячкина О.В., Седаева М.И. Морфология и качество пыльцы у видов рода *Picea* (Pinaceae) из коллекции дендрария Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН // Растительный мир Азиатской России. 2012. Т. 10. № 2. С. 27–32.
- Захаренко Г.С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). Киев: Аграрна наука, 2006. 256 с.
- Зеленяк А.К., Морозова Е.В., Иоус А.П. Качество семян лиственницы сибирской на клоновой лесосеменной плантации // Успехи современного естествознания. 2018. № 1. С. 13–17.
- Калашник Н.А. Аномалии пыльцы у лиственницы Сукачева в различных экологических условиях // Известия Самарского НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 1(14). С. 835–838.
- Ковылина О.П., Ковылин Н.В., Познахирко П.Ш. Изменчивость генеративных органов и посевные качества семян лиственницы сибирской в защитных насаждениях оз. Шири // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV. № 3–4. С. 309–315.
- Круклис М.В. Мейоз и формирование пыльцы у лиственницы Чекановского (*Larix Czekanowskii* Cz) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Институт леса и древесины Сибирского отделения Академии наук СССР, 1974. С. 20–34.
- Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 212 с.
- Макогон И.В., Коршиков И.И. Качество пыльцы в связи с генетическими особенностями *Picea abies* (L.) Karst. в интродукционном насаждении // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2012. Вып. 105. С. 107–112.

- Мейер-Меликян Н.Р., Токарев П.И. Особенности строения пыльцевых зерен некоторых представителей Pinaceae по данным электронной микроскопии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 19–21.
- Монозон-Смолина М.Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* // Ботанический журнал. 1949. Т. 34. № 4. С. 352–380.
- Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 169 с.
- Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) // Ботанический журн. 2011. Т. 96. № 3. С. 367–376.
- Романова Л.И., Третьякова И.Н. Особенности микроспорогенеза у лиственницы сибирской, растущей в условиях техногенной нагрузки // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 2. С. 128–133.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В. Числа хромосом форм *Larix sibirica* (Pinaceae) в Ширинской степи Республики Хакасия // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 5. С. 693–697.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004. № 6. С. 1–5.
- Сурсо М.В. Пыльцевой режим в хвойных насаждениях Севера // Лесной вестник. 2009. № 3. С. 33–37.
- Сурсо М.В., Барабин А.И., Болотов И.Н., Филиппов Б.Ю. Весеннее развитие пыльцы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2012. № 6. С. 7–15.
- Темботова Ф.А., Моллаева М.З., Пшегусов Р.Х. Изменчивость пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории национального парка “Приэльбрусье” (Центральный Кавказ) // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2017. Т. 11. С. 55–61.
- Токарев П.И. Палинология древесных растений, произрастающих на территории России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук (03.00.05) М.: МГУ, 2004. 55 с.
- Тренин В.В. Цитоэмбриология лиственницы. Л.: Наука, 1986. 88 с.
- Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26–33.
- Anderson Ø.M. Anthocyanins from reproductive structures in Pinaceae // Biochemical Systematics & Ecology. 1992. V. 20. P. 145–148.
- Bell B.A., Bishop T.H., Fletcher W.J., Ryan P., Ilmen R. *Cedrus atlantica* pollen morphology and investigation of grain size variability using laser diffraction granulometry // Palynology. 2018. V. 42. N 3. P. 339–353.
- Chira E. The development of pollen with more than the haploid chromosome number in *Pinus sylvestris* // Biologia. 1973. V. 28. № 7. P. 515–527.
- Danti R., Della Rocca G., Mori B., Torraca G., Calamassi R., Mariotti Lippi M. Old world and new world *Cupressus* pollen: morphological and cytological remarks // Plant Systematics & Evolution. 2010. V. 287. № 3. P. 167–177.
- Depciuch J., Kasprzyk I., Drzymała E., Parlinska-Wojtan M. Identification of birch pollen species using FTIR spectroscopy // Aerobiologia. 2018. V. 34. Iss. 4. P. 525–538.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L., with an addition on pollen-morphological terminology // Svensk Botanisk Tidskrift. 1945. V. 39. P. 279–285.
- Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palynology. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. 539 p.
- Gore P.L., Potts B.M., Volker P.W., Megalos J. Unilateral cross incompatibility in Eucalyptus: the case of hybridisation between *E. globulus* and *E. nitens* // Australian Journal of Botany. 1990. V. 38. P. 383–394.
- Griesbach R., Santamour F.S. Anthocyanins in cones of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* and *Tsuga* (Pinaceae) // Biochemical Systematics & Ecology. 2003. V. 31. № 3. P. 261–268.
- Halbritter H. *Larix decidua* // PalDat – A palynological database. 2016. https://www.paldat.org/pub/Larix_decidua/302356;jsessionid=0EB4C4A42EB60B4844E5E61032605C90; accessed 2018-12-19.
- Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. Illustrated pollen terminology. Vienna: Springer, 2018. 483 p.
- Knight Ch.A., Clancy R.B., Gotzenberger L., Dann L., Beau-lieu J.M. On the relationship between pollen size and genome size // Journal of Botany. 2010. Article ID 612017. P. 1–7.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Muratova E.N. Peculiarities of the male generative sphere in *Pinus sibirica* from forest bog ecotopes of Western Siberia // Biology Bulletin. 2018. V. 45. № 1. P. 23–30.
- Slobodník B. The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.) // Forest Genetics. 2002. V. 9. № 4. P. 309–314.
- Varis S., Reiniharju J., Santanen A., Ranta H., Pulkkinen P. The size and germinability of Scots pine pollen in different temperatures *in vitro* // Grana. 2011. V. 50. № 2. P. 129–135.
- Vasilevskaya N.V., Domakhina A.D. Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (Pinaceae Lindl.) in the Arctic urbanized territory // Czech Polar Reports. 2018. V. 8. № 1. P. 24–36.
- Wrońska-Pilarek D., Danielewicz W., Bocianowski J., Maliński T., Janyszek M. Comparative pollen morphological analysis and its systematic implications on three European oak (*Quercus* L., Fagaceae) species and their spontaneous hybrids // PLoS One. 2016. V. 11. № 8: e0161762. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161762>

Pollen Specialities of Intraspecies Forms of the Siberian Larch in Southern Siberia's Contrasting Ecotopes

T. S. Sedel'nikova^{1,*}, A. S. Aver'yanov¹, and A. V. Pimenov¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (FI SB RAS), Academgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

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

In natural populations and artificial stands of Siberian larch (*Larix sibirica*), growing in ecologically contrasting conditions of Southern Siberia a study of pollen morphology and its development anomalies has been conducted in intraspecies forms and morphotypes of larch trees, differentiated by sizes and forms of female cones, taking into account the sexual constitution, age and damage sustained from the larch midge infestation. It was found that the red-cone forms (f. *rubriflora*, f. *rosea*) form distinctly larger pollen grains and lesser amount of teratomorphic pollen than the green-cone form (f. *viridiflora*). Tree forms with larger cones have also been found to produce larger-sized pollen grains. However, forms with larger cones, as well as the ones with smaller cones were found to form a larger rate of anomalous pollen than the typical specimens. Younger 30-year old trees produce distinctly smaller-sized pollen with the same rate of teratomorphs as their older analogues. The formation of smaller pollen grains may be occurring not only due to their age but also to the male type of their sexualization. Colonisation by larch midges doesn't contribute to the rate of teratomorphic pollen formation, however it does affect the pollen shape classes ratio. Morphometric parameters of pollen change in accord with the contrasting differences of ecological and climatic growth conditions in sub-taiga, foothills, swamps and steppes. Under the unfavourable temperature conditions in the soils' root layer of peat cryosols, as well as in the arid climate of steppes with its significant temperature fluctuations, the larch trees produce smaller-sized pollen grains with large number of development anomalies.

Keywords: Siberian larch, intraspecies polymorphism, Southern Siberia, pollen morphology.

REFERENCES

- Anderson Ø.M., Anthocyanins from reproductive structures in Pinaceae, *Biochemical Systematics & Ecology*, 1992, Vol. 20, pp. 145–148.
- Baranchikov Y.N., Tret'yakova I.N., Buglova L.V., Generativnyi potentsial derev'ev listvennitsy sibirskoi, porazhennykh pochkovoii gallitsei (Generative potential of siberian larch trees, infested by bud gall midge), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2009, Vol. 68, No. 5, pp. 134–137.
- Bazhina E.V., Zhiznesposobnost' pyl'tsy i izmenchivost' priznakov pobegov *Abies sibirica*, porazhennykh rzhavchinnym rakom (*Melampsorella cerastii*) (Pollen viability and shoot variability of *Abies sibirica* trees damaged by *Melampsorella cerastii*), *Botanicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 90, No. 5, pp. 696–702.
- Bell B.A., Bishop T.H., Fletcher W.J., Ryan P., Ilmen R. *Cedrus atlantica* pollen morphology and investigation of grain size variability using laser diffraction granulometry, *Palynology*, 2018, Vol. 42, No 3, pp. 339–353.
- Bioraznoobrazie listvennits Aziatskoi Rossii*, (Biodiversity of larch trees in Asian Russia), Novosibirsk: Geo, 2010, 159 p.
- Chira E., The development of pollen with more than the haploid chromosome number in *Pinus sylvestris*, *Biologia*, 1973, Vol. 28, No. 7, pp. 515–527.
- Danti R., Della Rocca G., Mori B., Torraca G., Calamassi R., Mariotti Lippi M., Old world and new world *Cupressus* pollen: morphological and cytological remarks, *Plant Systematics & Evolution*, 2010, Vol. 287, No 3, pp. 167–177.
- Depciuch J., Kasprzyk I., Drzymała E., Parlinska-Wojtan M., Identification of birch pollen species using FTIR spectroscopy, *Aerobiologia*, 2018, Vol. 34, No. 4, pp. 525–538.
- Erdtman G., Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L., with an addition on pollen-morphological terminology, *Svensk Botanisk Tidskrift*, 1945, Vol. 39, pp. 279–285.
- Erdtman G., *Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. An introduction to palynology*, Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 p.
- Golovko V.V., Kutsenogii K.P., Istomin V.L., Ispol'zovanie konfokal'noi skaniruyushchei mikroskopii dlya opredeleniya ob'ema i plotnosti pyl'tsevykh zeren sibirskikh rastenii (Using confocal scanning microscopy to determine the volume and density of pollen grains of Siberian plants), *GEO-SIBIR'-2011, Remote sensing techniques and photogrammetry, environmental monitoring, geocology*, Proc. VII International Exhibition and Scientific Congress, Novosibirsk: Izd-vo SGA, Vol. 4, pp. 249–253.
- Gore P.L., Potts B.M., Volker P.W., Megalos J., Unilateral cross incompatibility in Eucalyptus: the case of hybridisation between *E. globulus* and *E. nitens*, *Australian Journal of Botany*, 1990, Vol. 38, pp. 383–394.
- Goryachkina O.V., Sedaeva M.I., Morfologiya i kachestvo pyl'tsy u vidov roda *Picea* (Pinaceae) iz kollektzii dendrariya Instituta lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN (Pollen morphology and quality in *Picea* (Pinaceae) species from collection of V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS), *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii*, 2012, Vol. 10, No. 2, pp. 27–32.
- Griesbach R., Santamour F.S., Anthocyanins in cones of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* and *Tsuga* (Pinaceae), *Biochemical Systematics & Ecology*, 2003, Vol. 31, No 3, pp. 261–268.
- Halbritter H., Ulrich S., Grimsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. *Illustrated pollen terminology*, Vienna: Springer, 2018, 483 p. https://www.palдат.org/pub/Larix_decidua/302356;jses-

- sionid=0EB4C4A42EB60B4844E5E61032605C90 (December 19, 2018).
- Kalashnik N.A., Anomalii pyl'tsy u listvennitsy Sukacheva v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh (Pollen anomalies of Sukachyov's larch in various ecological conditions), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2011, Vol. 13, No. 1–4, pp. 835–838.
- Knight Ch.A., Clancy R.B., Gotzenberger L., Dann L., Beaulieu J.M., On the relationship between pollen size and genome size, *Journal of Botany*, 2010, Article ID 612017, pp. 1–7.
- Kovylyna O.P., Kovylin N.V., Poznakhirko P.S., Izmenchivost' generativnykh organov i posevnye kachestva semyan listvennitsy sibirskoi v zashchitnykh nasazhdeniyakh oz. Shira (Variability of generative organs and sowing qualities of Siberian larch seeds in the protective plantations of Lake Shira), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. XXV, No. 3–4, pp. 309–315.
- Krukliis M.V., Meioz i formirovanie pyl'tsy u listvennitsy Chekanovskogo (*Larix Czekanowskii* Cz) (Meiosis and pollen formation in Chekanovsky larch (*Larix Czekanowskii* Cz)), In: *Izmenchivost' drevesnykh rastenii Sibiri (Variability of woody plants in Siberia)* Krasnoyarsk: nstitut lesa i drevesiny Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR, 1974, pp. 20–34.
- Krukliis M.V., Milyutin L.I., *Listvennitsa Chekanovskogo (Larix Czekanowskii)*, Moscow: Nauka, 1977, 210 p.
- Makogon I.V., Korshikov I.I., Kachestvo pyl'tsy v svyazi s geneticheskimi osobennostyami *Picea abies* (L.) Karst. v introduktsionnom nasazhdenii (Pollen quality in connection with genetic peculiarities of *Picea abies* (L.) Karst. plants in the introduction plantation), *Byulleten' gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2012, No. 105, pp. 107–112.
- Meier-Melikyan N.R., Tokarev P.I., Osobennosti stroeniya pyl'tsevykh zeren nekotorykh predstavitelei *Pinaceae* po dannym elektronnoi mikroskopii (Peculiarities of pollen grain structure of some *Pinaceae* on the base of electron microscopy investigations), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2004, Vol. 109, No. 1, pp. 19–21.
- Monoszon-Smolina M.K., K voprosu o morfologii pyl'tsy nekotorykh vidov roda *Pinus* (Revisiting the pollen morphology of some species of the genus *Pinus*), *Botanicheskii zhurnal*, 1949, Vol. 34, No. 4, pp. 352–380.
- Nekrasova T.P., *Pyl'tsa i pyl'tsevoi rezhim khvoinykh Sibiri* (Pollen and the pollen regime of Siberian conifers), Novosibirsk: Nauka, 1983, 169 p.
- Pimenov A.V., Sedel'nikova T.S., Efremov S.P., Morfologiya i kachestvo pyl'tsy zhelto- i krasnopyl'nikovoi form *Pinus sylvestris* v bolotnykh i sukhodol'nykh usloviyakh proizrastaniya (Tomskaya oblast') (Morphology and quality of pollen grains of the forms of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) with yellow- and red-colored male cones in bogs and dry valleys in the Tomsk Region), *Botanicheskii zhurnal*, 2011, Vol. 96, No. 3, pp. 367–375.
- Romanova L.I., Tret'yakova I.N., Specific features of microsporogenesis in the Siberian larch growing under the conditions of technogenic load, *Russian Journal of Developmental Biology*, 2005, Vol. 36, No. 2, pp. 99–104.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Muratova E.N., Peculiarities of the male generative sphere in *Pinus sibirica* from forest bog ecotopes of Western Siberia, *Biology Bulletin*, 2018, Vol. 45, No. 1, pp. 23–30.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Chisla khromosom form *Larix sibirica* (*Pinaceae*) v Shirinskoi stepi Respubliki Khakasiya (Chromosome numbers of *Larix sibirica* (*Pinaceae*) forms in the Shira steppe of the Republic of Khakassia), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 5, pp. 693–697.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Morfologiya pyl'tsy sosny obyknovЕННОi na bolotakh i sukhodolakh (Morphology of pollen in Scots pine trees growing in bogs and dry valleys), *Lesovedenie*, 2004, No. 6, pp. 58–75.
- Slobodnik B., The early-spring development of male generative organs and abnormalities in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill.), *Forest Genetics*, 2002, Vol. 9, No. 4, pp. 309–314.
- Surso M.V., Barabin A.I., Bolotov I.N., Filippov B.Y., Vesennее razvitie pyl'tsy u listvennitsy sibirskoi (*Larix sibirica* Ledeb.) v severnoi podzone taigi (Spring development of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) pollen in the northern taiga subzone), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2012, No. 6, pp. 7–15.
- Surso M.V., Pyl'tsevoi rezhim v khvoinykh nasazhdeniyakh Severa (The pollen cloud dynamics in the North European conifer stands), *Lesnoi vestnik*, 2009, No. 3, pp. 33–37.
- Tembotova F.A., Mollaeva M.Z., Pshegusov R.K., Izmenchivost' pyl'tsy zhelto- i krasnopyl'nikovoi form sosny obyknovЕННОi (*Pinus sylvestris* L.) na territorii natsional'nogo parka "Priel'brus'e" (Tsentral'nyi Kavkaz) (The pollen variability of red-anther and yellow-anther forms of the Scots pine (*Pinus Sylvestris* L.) in the territory of the national park "Prielbrusye" (Central Caucasus)), *Izvestiya Dagestanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Estestvennye i tochnye nauki*, 2017, Vol. 11, No. 4, pp. 55–61.
- Tokarev P.I., *Palinologiya drevesnykh rastenii, proizrastayushchikh na territorii Rossii. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* (Palynology of woody plants growing on the territory of Russia. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Moscow: MGU, 2004, 55 p.
- Trenin V.V., *Tsitoembriologiya listvennitsy* (Cytoembryology of larch), Leningrad: Nauka, 1986, 88 p.
- Tret'yakova I.N., Noskova N.E., Scotch pine pollen under conditions of environmental stress, *Russian Journal of Ecology*, 2004, Vol. 35, No. 1, pp. 20–26.
- Varis S., Reiniharju J., Santanen A., Ranta H., Pulkkinen P., The size and germinability of Scots pine pollen in different temperatures *in vitro*, *Grana*, 2011, Vol. 50, No. 2, pp. 129–135.
- Vasilevskaya N.V., Domakhina A.D., Teratomorphism of pollen of *Larix sibirica* Ledeb. (*Pinaceae* Lindl.) in the Arctic urbanized territory, *Czech Polar Reports*, 2018, Vol. 8, No. 1, pp. 24–36.
- Wrońska-Pilarek D., Danielewicz W., Bocianowski J., Maliński T., Janyszek M., Comparative pollen morphological analysis and its systematic implications on three European oak (*Quercus* L., *Fagaceae*) species and their spontaneous hybrids, *PLoS One*, 2016, Vol. 11, No. 8: e0161762, doi:10.1371/journal.pone.0161762.
- Zakharenko G.S., *Biologicheskie osnovy introduksii i kul'tury vidov roda kiparis (Cupressus L.)* (Biological bases of introduction and plantation of the genus cypress species (*Cupressus* L.)), Kiev: Agrarna nauka, 2006, 256 p.
- Zelenyak A.K., Morozova E.V., Iozov A.P., Kachestvo semyan listvennitsy sibirskoi na klonovoi leseosemennoi plantatsii (Seed quality of Siberian larch on clonal forest-seed plantation), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2018, No. 1, pp. 13–17.

УДК 574.34:630*182.21(571.512)593.11

СОПРЯЖЕННАЯ ДИНАМИКА ВОССТАНОВЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ НА ГАРЯХ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ¹

© 2021 г. О. М. Шабалина^а, *, А. В. Гренадерова^а, И. Н. Безкоровайная^а,
А. А. Красильникова^а, А. В. Кошкарлова^а

^аСибирский федеральный университет, просп. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

*E-mail: oshabalina@sfu-kras.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 13.02.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

В статье рассматриваются основные этапы восстановления растительного покрова и сообществ раковинных амёб на лиственничных горях разного возраста в условиях северной тайги Центральной Эвенкии. Показано, что после сильных устойчивых низовых пожаров, полностью уничтоживших древостой и напочвенный покров, наблюдается сопряженная динамика растительности и сообществ раковинных амёб, сопровождающаяся сменой видов-эксплерентов видами с преимущественно патиентной и виолентной стратегиями. Развитие растительного покрова и подстилки на горях, сопровождающееся улучшением гидротермического режима, в ценозах раковинных амёб вызывает расширение спектра морфо-экологических групп и появление более влаголюбивых форм. Естественное возобновление лиственницы на “черных горях” начинается уже на следующий год после пожара, однако, максимума достигает на второй-третий год. В дальнейшем процесс существенно замедляется, но не прекращается вплоть до седьмого-восьмого года, а в отдельных случаях может длиться до 20 и более лет.

Ключевые слова: горя, Центральная Эвенкия, сукцессии, напочвенный покров, раковинные амёбы, лиственница Гмелина, естественное возобновление.

DOI: 10.31857/S0024114821030116

Лесные пожары являются одним из основных периодических повторяющихся экзогенных факторов, изменяющих экологические функции экосистем. Совместно с климатом пирогенный фактор контролирует возрастную структуру и мозаичность растительного покрова, потоки вещества и энергии (Абаимов et al., 2000; Auclair, Carter, 1993; Schultze et al., 2012; Fultz et al., 2016).

В лесах Центральной Эвенкии основной лесобразующей породой является лиственница *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., формирующая в этих условиях монодоминантные древостои. Ее ареал почти полностью совпадает с зоной сплошного распространения многолетней мерзлоты в Средней и Восточной Сибири, где она занимает 81.3% лесо-

покрытой площади (Абаимов и др., 1997; Прокушкин, Абаимов, 2008).

Тренд повышения активности пожаров и горимости лесов Сибири подтверждается данными разных лет (Kharuk et al., 2005; Loupian et al., 2006; Пономарев, Харук, 2016). Северотаежные лиственничные леса отличаются повышенной горимостью, которая обусловлена слабой пожарной расчлененностью территории, своеобразным температурным и гидрологическим режимом мерзлотных почв, разреженностью древесного полога и замедленными процессами разложения органического вещества (Софронов, Волокитина, 1996; Зурыанова et al., 2010). Повторяемость пожаров в лиственничниках Центральной Эвенкии составляет 60–100 лет, и большая часть современных лесных ландшафтов исследуемой территории представляет собой разные стадии послепожарных сукцессий (Абаимов и др., 1997).

Устойчивые низовые пожары, характерные для данной территории (Харук, Пономарев, 2017), способны полностью уничтожить растительный

¹ Работа проводилась при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00796А “Отклик почвенной биоты лесных экосистем Средней Сибири на суммарное воздействие климата и пирогенного фактора в условиях многолетней мерзлоты”), а также частично в рамках проекта “SUNRAISE”, финансируемого по программе Erasmus+(586335-EPP-1-2017-1-DE-EPPKA2-SBHE-JP).

покров и верхние горизонты почвы, после чего образуются так называемые “черные гари”, для которых характерен весьма неблагоприятный термический режим (Абаимов и др., 2001; Прокушкин и др., 2000). И это существенно затрудняет восстановление растительного покрова на первых этапах постпирогенной сукцессии.

Изучению процессов восстановительной динамики растительности на гаях в Центральной Эвенкии посвящена обширная литература (Цветков, 1990; Цветков и др., 2001; Цветков, Цветкова, 1995; Зырянова и др., 2008; Zyryanova et al., 2010; Прокушкин и др., 2010), однако подробное описание первых этапов развития всех компонентов растительного покрова до настоящего времени не проводилось.

Обязательными участниками детритных пищевых цепей наземных экосистем являются раковинные амебы – представители нанофауны, имеющие раковинки размером от 10 до 300 мкм. Виды раковинных амеб имеют различные экологические предпочтения по условиям увлажнения и характеризуются чуткой реакцией на их изменение, а благодаря наличию устойчивой к разложению раковинки, используются в качестве биоиндикаторов (Количественные ..., 1987; Гельцер и др., 1995).

В данной работе сделана попытка проследить динамику восстановления растительности и сообществ раковинных амеб на листовенничных гаях разного возраста в условиях северной тайги Центральной Эвенкии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследований относится к Нижне-Тунгусскому округу Ангаро-Тунгусской лесорастительной провинции Средне-Сибирской плоскогорной лесорастительной области (Коротков, 1994). Исследования проводили на базе Эвенкийского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН в окрестностях пос. Тура Эвенкийского муниципального района Красноярского края в период 2016–2018 гг.

Объектами исследования служили листовенничные гари различного возраста, образовавшиеся в результате воздействия сильных устойчивых низовых пожаров, уничтоживших древостой и живой напочвенный покров полностью (Г15, Г13, Г09) или почти полностью (Г93). Характеристика объектов исследования приведена в таблице 1, в названии гарей использованы даты последнего пожара. К 2018-у году гарь Г15 была трехлетней, Г13 – пятилетней, Г09 – девятилетней, Г93 – 25-летней. К моменту начала наблюдений (2016 г.). Гари Г15 и Г13 представляли собой “черные гари”, микрорельеф которых сформировался в результате делювиального смыва и пред-

ставляет собой чередование бугров-микрорельефов и эрозионных борозд-микрорельефов глубиной 15–20 см. 9-летняя гарь (Г09) отличается своеобразным микрорельефом, поскольку сформировалась на крупнообломочных продуктах выветривания туфогенных пород с размерами отдельных глыб до 2 м. Поверхность глыб обнажена в местах временных водотоков, а в остальных местах перекрыта слоем формирующейся почвы. 25-летняя гарь (Г93) в отличие от рассмотренных выше, пройдена, по-видимому, более слабым низовым пожаром (Абаимов и др., 1996) и характеризуется наличием допозарной генерации древостоя, представленной единичными довольно крупными плодоносящими листовенницами диаметром до 15–18 см. Микрорельеф выражен слабо, почвы более легкого гранулометрического состава.

Основной почвенный фон исследуемой территории составляют подбуры, они занимают не только склоновые позиции, но и междуречья, перекрытые трапповой формацией. Характеризуются хорошим дренажом и оттаиванием мерзлоты в конце вегетационного периода на всю глубину почвенного профиля (Безкоровайная и др., 2017).

На каждой гари закладывались пробные площади размером 400 м², на которых проводилось полное геоботаническое описание растительного покрова (Методы ..., 2002). Характеристика подраста, подлеска и живого напочвенного покрова проводилась на двух учетных профилях 2 × 20 м, заложенных в пределах пробной площади. Учетные профили разбивались на площадки 2 × 2 м, на каждой проводился сплошной перебор подроста, к которому относили растения высотой менее 2 м. Возраст подроста листовенницы определялся по муткам. Латинские названия сосудистых растений приведены согласно работе (Флора Сибири, 1988–1997), мхов – по (Игнатов, Игнатова, 2003).

В составе естественного возобновления выделяли всходы (проростки) – растения первого года жизни, характеризующиеся наличием зародышевых структур, имеющие главный корень, гипокотиль, семядоли и верхушечную почку, и собственно подрост – молодые растения, находящиеся в ювенильном и прематурном состоянии (простота организации, несформированность признаков, присущих взрослому растению, или наличие переходных признаков) (Восточноевропейские ..., 2004).

Непосредственные наблюдения за послепожарным восстановлением растительности проводились на гаях Г15 и Г13 в период с 2016 по 2018 гг. Для реконструкции динамики естественного возобновления листовенницы на гаях Г09 и Г93 ис-

Таблица 1. Общая характеристика объектов исследования

Гарь	Координаты	Экспозиция склона	Крутизна, °	Абсолютная высота, м	Микрорельеф	Ассоциация
Г15	64°17'14.7" с.ш., 100°18'51.2" в.д.	Юго-западная	4–5	397	Эрозионные борозды глубиной 15–20 см	<i>Chamerion angustifolium</i> (<i>Calamagrostis lapponica</i>) – <i>Ceratodon purpureus</i>
Г13	64°19'31.1" с.ш., 100°15'26.2" в.д.	Западная	4–5	199	Эрозионные борозды глубиной 5–15 см	<i>Chamerion angustifolium</i> (<i>Calamagrostis lapponica</i>) – <i>Ceratodon purpureus</i> – <i>Peltigera aphthosa</i>
Г09	64°14'41.2" с.ш., 100°09'47.7" в.д.	Северо-западная	4–5	205	Курумник	<i>Duscheckia fruticosa</i> (<i>Larix gmelinii</i>) – <i>Ledum palustre</i> (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) – <i>Ceratodon purpureus</i>
Г93	64°19'45.6" с.ш., 100°13'53.4" в.д.	Юго-восточная	3–4	218	Слабовыраженный	<i>Larix gmelinii</i> (<i>Betula pendula</i>) – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> (<i>Ledum palustre</i> , <i>V. uliginosum</i>) – <i>Polytrichum piliferum</i> – <i>Cladonia cornuta</i>

пользовали показатели возрастной структуры подроста лиственницы.

Определение типов жизненных стратегий растений живого напочвенного покрова проводилось по классификации Л.Г. Раменского (1938; цит. по Миркин, Наумова, 2012) с уточнениями для мхов по (Сакович, Рыковский, 2012).

Для изучения процесса восстановления сообществ раковинных амёб после пожара на гарях отбиралось по 4–6 проб подстилки с площади 20 × 20 см каждая, по 2–3 на каждом элементе микрорельефа. Для каждой точки отбора проведено измерение температуры подстилки во время отбора проб. Естественная влажность субстрата определена путем взвешивания проб в сыром виде и после высушивания до воздушно-сухого состояния в лаборатории. Подготовка проб к ризоподному анализу проводилась по стандартной методике: 10 г влажного образца помещали в колбу на 100–150 мл, заливали произвольным количеством воды и оставляли на сутки, далее хорошо встряхивали и пропускали через сито с размером ячейки 0.25 мм для отделения крупных растительных остатков. Фильтрат отстаивали сутки, затем надосадочную жидкость сливали, доводили объем осадка до 10 мл (Гельцер и др., 1985). Пробы водной суспензии просматривали под микроскопом “Микромед 2” при увеличении ×200 и ×400. Определение видов раковинных амёб осуществлялось при помощи практических руководств (Гельцер и др., 1985; Мазей, Цыганов, 2006). В каждой пробе было идентифицировано не менее 300 экземпляров раковинок (за исключением свежей гари – Г15, год отбора – 2016, отличающейся наименьшей относительной плотностью раковинных амёб, где было идентифицировано

100 амёб). Полученные величины пересчитаны на 1 г воздушно-сухого вещества (экз г⁻¹ в.с.в.).

Статистическая обработка данных проводилась с помощью стандартного статистического пакета Excel. Для оценки достоверности различий между средними значениями использовался однофакторный дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На лиственничных гарях в Центральной Эвенкии режим увлажнения и температурный режим в микропонижениях более благоприятен для растений, чем на микроповышениях (Пряушкин и др., 2000; Абаимов и др., 2001; Зырянова и др., 2008), поэтому на гари Г15 именно эрозионные борозды послужили инициальными местообитаниями, в которых происходило наиболее активное развитие пионерных видов растений.

На следующий год после пожара растительный покров гари был чрезвычайно разрежен (общее проективное покрытие (ОПП) <1%). В бороздах отмечалось развитие пиропитных пионерных видов-эксплерентов – печеночника маршанции многообразной (*Marchancia polymorpha* L.), слоевища которого местами сплошь покрывали их дно, хохлатки сибирской (*Corydalis sibirica* (L. f.) Pers.), малины сахалинской (*Rubus sachalinensis* Levl.), шиповника (*Rosa acicularis* Lindley). Всходы иван-чая (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub.), а также вейник (*Calamagrostis lapponica* (Wahlb.) Hartm.), отрастающий от сохранившихся после пожара корневых, не имели приуроченности к конкретным элементам нанорельефа, встречаясь как по бороздам, так и вне их. Малина сахалинская, по-видимому, возобновлялась из почвенно-

го банка семян. Действительно, близкий вид малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), известна своей способностью формировать долговременные почвенные банки семян, что обуславливает активное заселение ею гарей в зоне хвойных бореальных лесов (Марков, 2012). Густота всходов малины была в 4 раза больше, чем шиповника, и составляла 4.2 тыс. шт. га⁻¹, однако из-за небольших размеров растений общее проективное покрытие составляло менее 1%.

На второй год после пожара общее проективное покрытие растений достигло 50–55%. Началось зарастание бугров-микроповышений за счет развития плотных куртин пиропитного листоватого мха *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (проективное покрытие (ПП) = 5–10%), а также иван-чая (ПП = 15–20%) и вейника (ПП = 10–15%). К концу третьего года эти виды сохранили доминирующие позиции, общее проективное покрытие растений увеличилось до 60–70%, сформировалась вейниково-кипрейная гарь. К этому моменту сформировалась рыхлая подстилка мощностью до 2 см, состоящая преимущественно из опавших сухих коробочек иван-чая, выполняющая роль мульчи.

Ольховник (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), который является важнейшим компонентом зрелых листовенников, в первый год единично отращал от сохранившихся жизнеспособности корневищ, однако, побеги были слабыми и в дальнейшем погибли. Черная смородина (*Ribes nigrum* L.) зафиксирована единично на второй послепожарный год. К третьему году видовой состав подлесочных пород на гари не изменился, но проективное покрытие шиповника и малины увеличилось до 5 и 10% соответственно. Оба вида плодоносили.

Размещение всходов и подростов древесных пород на гари крайне неравномерно, значения коэффициентов вариации достигают 130–150%, поэтому статистически достоверные различия густоты подростов по годам отсутствуют. Всходы *Larix gmelinii* как в первый послепожарный год, так и в дальнейшем обнаруживались исключительно в бороздах-микропонижениях. В первый год были зафиксированы только всходы густотой 1.75 тыс. шт. га⁻¹ (рис. 1). На второй год появилась категория подростов (1.5 тыс. шт. га⁻¹), а количество всходов составило 7 тыс. шт. га⁻¹. На третий год было обнаружено около 6 тыс. шт. га⁻¹ подростов, однако, всходы листовенницы полностью отсутствовали. Таким образом, в третьем послепожарном году на гари 2015 года абсолютно доминировало (92%) поколение листовенничного подростов, появившееся через два года после пожара.

Одновременно с листовенницей наблюдалось и семенное возобновление березы, всходы которой обнаруживались тоже только в бороздах. В первый послепожарный год густота всходов березы

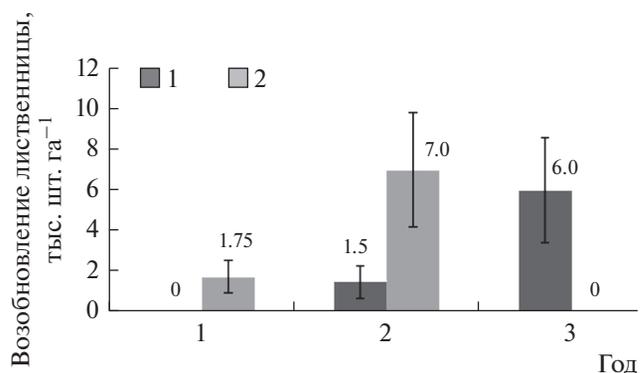


Рис. 1. Динамика естественного возобновления лиственницы на гари Г15 (1–3-й годы после пожара). На рис. 1 – подрост 2 – всходы.

была такой же, как и у лиственницы, и составляла 1.75 тыс. шт. га⁻¹. Однако на второй год практически все однолетние растения погибли, и вновь появились всходы – около 750 шт. га⁻¹. На третий год процесс естественного возобновления березы протекал слабо – количество всходов и подростов было менее 1 тыс. шт. га⁻¹.

Параллельно с восстановлением растительности шел процесс заселения гари раковинными амебами. В первый послепожарный год комплекс раковинных амеб в субстрате из озоленной подстилки включал всего 5 видов, относительная плотность тоже была очень низкой – 50–52 экз г⁻¹ в.с.в. (рис. 2). Численно доминировали эврибионты с мелкими (менее 45 мкм) филозными раковинками (рис. 3): *Trinema lineare* (64%) и *Corythion dubium* (21%), *Corythion orbicularis* (7.5%), единично отмечен мелкий педобионт *Schoenbornia humicola* (1.6%) и один гидрофильный сфагно-бриобионт с крупной раковинкой *Placocista glabra* (5.9%). Присутствие мелких форм в целом типично для горевших биотопов (Turner, Swindles, 2012; Малышева и др., 2014; Курьина, Климова, 2016; Смолянинова, Гренадерова, 2018), так как на “черных гаях” в результате резкого уменьшения альбедо происходит сильное прогревание и иссушение субстрата. Это способствует развитию преимущественно мелких, быстро размножающихся ксерофилов, довольствующихся мельчайшими запасами влаги, раковинки которых легко разносятся ветром и не требуют морфологических адаптаций к условиям среды (Lousier, 1974; Корганова, 1977), что в целом характерно для эксплерентов. Кроме того, известно, что *Trinema lineare* и *Schoenbornia humicola* широко распространены в ландшафтах высоких широт северного полушария (Bobrov, Wetterich, 2012).

Присутствие вида *Placocista glabra* – крупной гидрофильной амебы – может быть связано с пятнами маршанции, слоевища которой удержи-

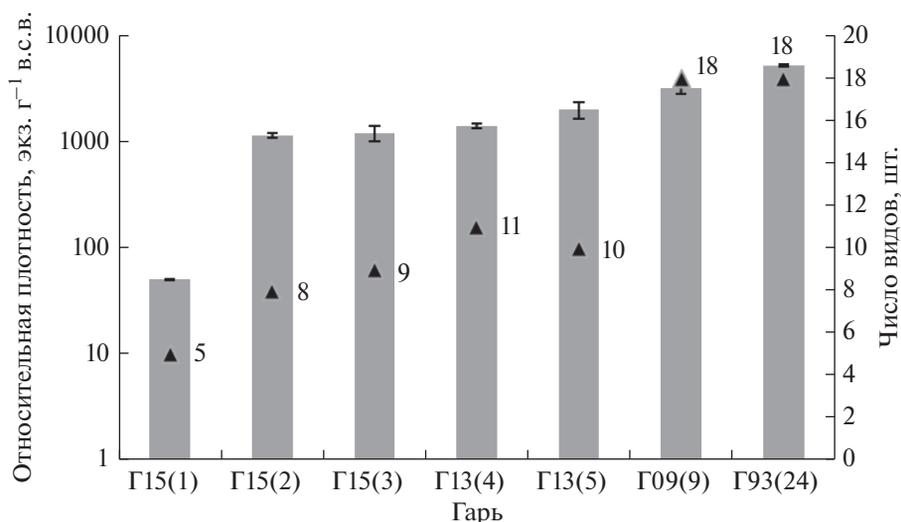


Рис. 2. Относительная плотность и число видов раковинных амёб на гарях разного возраста. На рис. 2–3 в скобках указано число лет после пожара.

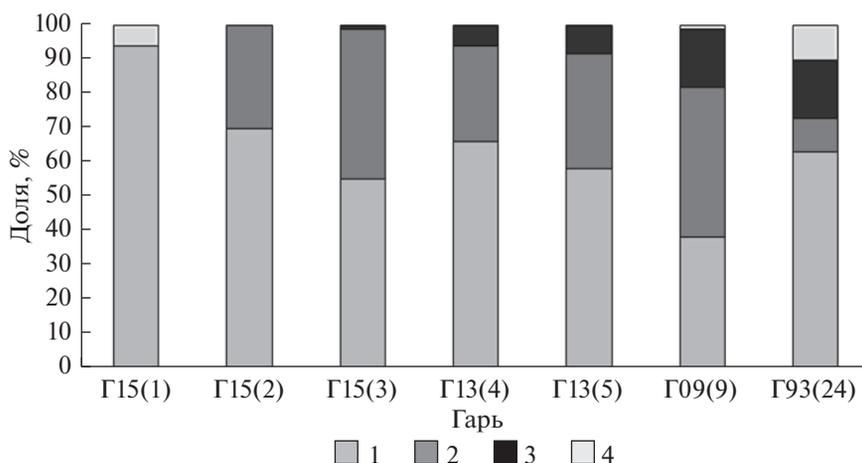


Рис. 3. Соотношение экологических групп раковинных амёб на гарях разного возраста. На рис. 1 – филзные, эврибионты, 2 – лобозные, эврибионты, 3 – мезофильные, 4 – гигрофильные.

вают влагу и местами сплошь покрывают дно эрозионных борозд.

На второй год после пожара число видов раковинных амёб возросло до 8, а относительная плотность увеличилась более чем в 20 раз и составила в среднем 1160 экз г⁻¹ в.с.в. В этот год также доминировали мелкие виды, их доля составила 70%. Однако резко увеличилось (до 30%) относительное обилие более крупных (лобозных) форм (*Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila*), относящихся к эврибионтам, способным переживать периоды иссушения в почве (Гельцер и др., 1985; Мазей, Цыганов, 2006).

На третий год после пожара видовое богатство сообществ раковинных амёб увеличилось незна-

чительно и составило 9 видов, однако, существенно изменилась видовая структура. Мелкие эврибионтные формы сохранили доминирующие позиции, но их доля сократилась до 55%, зато участие лобозных форм увеличилось до 45%, в том числе единично встречены ксеро-мезофильные *Padaungiella lageniformis* (бриобионт) и *Cyclopyxis kahli* (брио-педобионт).

Известно, что среди абиотических факторов, влияющих на распределение раковинных амёб, ведущее значение принадлежит влажности (Louisier, 1974). Предполагалось, что более высокое видовое разнообразие и плотность будут наблюдаться именно в микропонижениях - эрозионных бороздах, где фиксировалось повышенное значе-

ние естественной влажности субстрата (66% против 45% на буграх). Однако анализ распределения амеб по элементам микрорельефа показал, что максимальная плотность (1340 экз г⁻¹ в.с.в.) была отмечена на поверхности бугра, где наблюдалось и максимальное видовое богатство (8 видов). В эрозионных бороздах плотность составила в среднем 1140 экз г⁻¹ в.с.в. и было обнаружено всего 5–6 видов. Статистически достоверные различия отсутствуют. Ранее (Абаимов и др., 2001) указывалось, что на буграх в подстилке температура на 3–5°C выше, чем в понижениях. Действительно, различия температур в день отбора проб на поверхности бугра и борозды составили 4°C (27°C и 23°C соответственно), а на границе с органо-минеральным слоем – 2.1°C (16.3°C и 14.2°C). Таким образом, несмотря на повышенную влажность, периодический вынос субстрата и более низкие температуры в борозде, возможно, не способствуют созданию благоприятных трофических условий для амеб.

Гарь Г13 в 2016 году была трехлетней и имела типичный для этой стадии вейниково-кипрейный живой напочвенный покров (ОПП = 85–90%) со значительным участием *Ceratodon purpureus* (ПП = 40–45%). В последующие 2 года происходило внедрение новых видов травянистых растений с более патиентной стратегией (*Carex media* R. Br., *Equisetum scirpoides* Michx.), появился первый представитель листоватых лишайников – *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.), проективное покрытие которого было весьма значительным – до 5–10%. Представители рода *Peltigera* наряду с трубчатymi и бокальчатыми лишайниками отмечают в качестве индикаторов начальных стадий постпирогенных сукцессий в лиственничниках лесотундры Западной Сибири (Морозова и др., 2007; Замараева, 2012). При этом *Peltigera* преимущественно осваивает куртинки цератодона, где задерживается влага. Кустарнички (*Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.) – типичные доминанты напочвенного покрова развитых лиственничников – последовательно увеличивали обилие, и к 2018 году их суммарное проективное покрытие составило 10–15%, доминировала брусника.

Видовой состав подлесочных пород на гарь Г13 включает единичные особи ольховника вегетативного происхождения из допожарной генерации, малину, шиповник, а также иву (*Salix phylicifolia* Pall.), проективное покрытие которой к пятому послепожарному году составило 5–7%.

Естественное возобновление лиственницы на гарь Г13 протекало весьма успешно. Густота ее подроста к моменту начала наблюдений составляла около 15 тыс. шт. га⁻¹ (рис. 4). Однако сложные гидротермические условия, характерные для первых стадий зарастания “черных гарей” (Зыря-

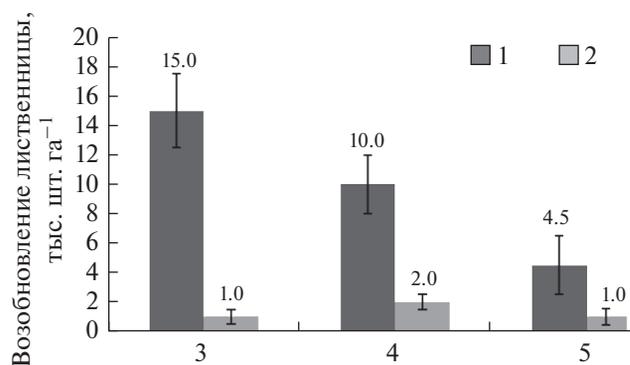


Рис. 4. Динамика естественного возобновления лиственницы на гарь Г13 (3–5-й год после пожара). См. пояснения к рис. 1.

нова и др., 2008), приводят к гибели части молодых растений. Так, густота подроста лиственницы в течение последующих двух лет снижалась на 5–6 тыс. шт. га⁻¹ ежегодно и к пятому послепожарному году составляла всего около 4.5 тыс. шт. га⁻¹ (различия статистически достоверны, $F_{ф} > F_{крит}$). При этом процесс естественного возобновления не прекращался – ежегодно на пробной площади фиксировалось 1–2 тыс. шт. га⁻¹ всходов лиственницы.

Возрастная структура лиственничного подроста отражает динамику его появления на гарь. В составе подроста на пятилетней гарь (Г13) преобладают особи 3-летнего (31%) и 4-летнего (56%) возраста. Это поколения, появившиеся в течение первых двух послепожарных лет. В дальнейшем условия для сохранения подроста на гарь, по-видимому, ухудшились – доля 1–2-летних растений в совокупности составляет лишь 12%. Береза возобновляется слабо, ее подрост единичен.

Процесс послепожарного восстановления растительного покрова сопровождается увеличением мощности (до 2 см) и степени разложения подстилки, которая на этой стадии еще не дифференцирована на подгоризонты, однако улучшает условия влагообеспеченности для нанофауны. Спустя 4–5 лет после пожара на гарь Г13 видовое богатство раковинных амеб увеличилось до 10–11 видов, а относительная плотность превысила 2000 экз. г⁻¹ в.с.в. (рис. 2). На этой стадии отмечается стабильное (6–8%) участие мезофильных видов (например, *Nebela tincta*, *Padaungiella lageniformis*) в составе сообществ (рис. 3).

В живом напочвенном покрове 9-летней гарь (Г09) еще сохранились виды, свидетельствующие о пирогенном происхождении сообществ: довольно обильны *Rubus sachalinensis*, *Ceratodon purpureus*, *Chamerion angustifolium*. Однако доминирующую роль играют кустарнички (особенно *Ledum palustre*), что свидетельствует о начале восстановления характерных для данного региона кустар-

ничково-зеленомошных лиственничников. В составе моховой синузиды доминируют пирофитные *Ceratodon purpureus* и *Polytrichum juniperinum* Hedw., однако в небольшом обилии (ПП = 1–2%) появляются виды, характерные для зрелых сообществ — *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *A. turgidum* (Wahlenb.) Schwägr., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr. При этом типичные для зрелых лиственничников доминанты, например, бриовиолент *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., еще отсутствуют. Лишайники немногочисленны и представлены преимущественно листоватыми и бокальчатыми формами.

Видовой состав подлеска включает те же виды, что и на пятилетней гари, но доминирующая роль переходит к ольховнику (проективное покрытие около 5%).

Послепожарное возобновление лиственницы приурочено к участкам между камнями, микропонижениям. Густота подроста составила 28 тыс. шт. га⁻¹, при этом всходы зафиксированы не были. Анализ возрастной структуры подроста показал, что особи, появившиеся на гари в первый-второй послепожарные годы, единичны и на данный момент уже вышли из категории подроста, сформировав молодой древостой высотой около 3 м. В структуре естественного возобновления на данной гари преобладают 3–4-летние особи, появившиеся на пятый и шестой послепожарные годы, после чего естественное возобновление резко пошло на спад — доля поколений седьмого-восьмого послепожарных лет составляет менее 10%. Береза в составе естественного возобновления занимает незначительное место — около 1 тыс. шт. га⁻¹ при средней высоте 0.7 м.

В ходе пирогенной сукцессии на Г09 в микропонижениях увеличилась мощность подстилки (до 3 см) и стал заметным подгоризонт F. В сообществе раковинных амёб общее число видов достигло 18, среди них *Euglypha rotunda*, *E. strigosa glabra*, *E. tuberculata*, *Alabasta militaris*, *Nebela wailei*, *Trigonopyxis arcuata*, средняя относительная плотность тоже существенно увеличилась и достигла 3228 ± 380 экз. г⁻¹. в.с.в. Значительная доля мезо- и гигрофильных видов (рис. 3) может быть обусловлена не только накоплением органики, но и большей влажностью субстрата, характерной для склонов северных экспозиций.

Растительный покров 25-летней гари (Г93) отличается мозаичностью. В живом напочвенном покрове доминируют типичные для зрелых северо-таежных лиственничников кустарнички, однако восстановления типичного мохово-лишайникового яруса еще не произошло, сообщество находится на стадии пирофитных мхов и шиловидных и бокальчатых лишайников. На сильно прогоревших участках развиты микроассоциации из пирофитных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperi-*

num Hedw.) и лишайников (*Peltigera aphthosa*, *Cladonia cornuta* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr.), на сохранившихся лучше — зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* Sw.) с *Empetrum nigrum* L. и кустистыми лишайниками (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell). Характерно полное отсутствие типичного для лиственничников подлеска из ольховника.

Большинство авторов (Цветков, Цветкова, 1995; Прокушкин и др., 2000; Зырянова и др., 2008) отмечают, что возобновительный процесс в послепожарных лиственничниках продолжается в первые 7–10 лет и затем затухает, что обуславливается преимущественно восстановлением на гари зеленомошно-кустарничкового растительного покрова. Однако на гари Г93 процесс естественного возобновления продолжался значительно дольше. Густота подростка лиственницы в момент учета составила около 2 тыс. шт. га⁻¹. В составе подростка обнаружены особи от 4-летнего до 11-летнего возраста, представленные приблизительно в равных долях (около 15%). Таким образом, в настоящее время на этой гари в составе естественного возобновления присутствуют поколения лиственницы, появившиеся в период с 14 по 21-й послепожарные годы, причем по площади он распределен крайне неравномерно.

В сообществе раковинных амёб на гари Г93 спустя 24 года после пожара общее число видов составило 18, а средняя относительная плотность достигла 5320 ± 110 экз. г⁻¹. в.с.в. (рис. 2).

Мозаичность растительного покрова обуславливает своеобразие комплекса доминантов сообщества раковинных амёб, включающего наряду с преимущественно ксерофильными *Corythion dubium*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema complanatum*, и ксеро-мезофильные *Nebela tinctoria*, *Assulina seminulum*. В микробиотопах с преобладанием плевроциума, брусники и багульника отмечается участие влаголюбивых видов *Arcella vulgaris*, *A. jurassica*, *Euglypha strigosa glabra*. Тем не менее доминантами (63%) по-прежнему являются ксерофильные виды, что можно объяснить летним иссушением мохово-лишайникового яруса и подстилки северных редколесий (Софронов, Волокитина, 1996).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На начальных этапах заселения “черных гарей” в сообществах растений и раковинных амёб абсолютно доминируют виды-эксплеренты. Это бриоэксплеренты *Marchancia polymorpha*, *Ceratodon purpureus*, травы *Corydalis sibirica*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis lapponica*, кустарник *Rubus sachalinensis*. В сообществах раковинных амёб отмечены мелкие филозные эврибионты: *Trinema lineare*, *Corythion dubium*.

При заселении свежих гарей с выраженным микрорельефом инициальными местообитаниями для большинства видов растений служат эрозионные борозды, тогда как пионерные сообщества раковинных амёб могут интенсивнее заселять бугры-микрорповышения.

Интенсивность и характер естественного возобновления лиственницы Гмелина зависят не только от возраста гари, но и от комплекса складывающихся на ней эдафо-ценотических условий. Наиболее интенсивно возобновительный процесс протекает в первые 2–3 года после пожара. В дальнейшем интенсивность естественного возобновления резко снижается, но оно может продолжаться до 7–8 и даже до 20 лет.

В ходе восстановительной постпирогенной сукцессии в живом напочвенном покрове пионерные растения-эксплеренты постепенно вытесняются видами с патиентной и виолентной стратегиями, способными длительно удерживать свои позиции в сообществах. Через промежуточную стадию брусники, пирогенных долгомошников (*Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*), листоватых (*Peltigera aphthosa*), шиловидных и бокальчатых (*Cladonia cornuta*, *C. fimbriata*) лишайников восстанавливается господство типичных для зрелых северотаежных лиственничников зеленых мхов-бриовиолентов (*Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre* и др.) и кустарничков (*Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*).

Развитие растительного покрова и подстилки на гарях, сопровождающееся улучшением гидро-термического режима, вызывает изменения в структуре сообществ раковинных амёб, выражающееся в появлении более влаголюбивых форм. На старых гарях мозаичность растительного покрова обуславливает существование широкого спектра морфо-экологических групп амёб – от мелких ксерофильных до крупных влаголюбивых форм.

Авторы благодарят доцента кафедры водных и наземных экосистем Сибирского федерального университета (г. Красноярск), канд. биол. наук И.П. Филиппову за помощь в определении мхов и лишайников, научного сотрудника Лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск), канд. биол. наук И.В. Курьину за консультации при выполнении ризоподного анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А. Эколого-фитоценотическая оценка воздействия пожаров на леса криолитозоны Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. 1996. № 1. С. 51–60.

Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каверзина Л.Н. Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997. № 5. С. 13–23.

Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А., Каназава Ю., Такахаши К. Экологическая и лесообразующая роль пожаров в криолитозоне Сибири // Там же. 2001. № 5. С. 50–59.

Безкорвайная И.Н., Борисова И.В., Климченко А.В., Шабалина О.М., Захарченко Л.П., Ильин А.А., Бескровный А.К. Влияние пирогенного фактора на биологическую активность почв в условиях многолетней мерзлоты (Центральная Эвенкия) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 9. С. 181–189.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Практическое руководство по идентификации почвенных тестаций. М.: Изд-во МГУ, 1985. 84 с.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Определитель почвообитающих раковинных амёб (практическое руководство). М.: Изд-во МГУ, 1995. 88 с.

Замараева Т.А. Возобновление шиловидных и бокальчатых лишайников после пожаров в лиственничных лесах лесотундры Западной Сибири // Вестник Тюменского государственного университета. 2012. № 6. С. 104–108.

Зырянова О.А., Абаимов А.П., Чихачёва Т.Л. Влияние пожаров на лесообразовательный процесс в лиственничных лесах севера Сибири // Лесоведение. 2008. № 1. С. 3–10.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. Т. 1. С. 1–608; Т. 2. С. 611–960.

Количественные методы в почвенной зоологии / Отв. ред. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. М.: Наука, 1987. 290 с.

Корганова Г.А. Адаптационные особенности почвообитающих раковинных амёб (Protozoa, Testacida) // Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977. С. 82–102.

Коротков И.А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. Алексеева В.А., Бердси Р.А. – Красноярск: Изд-во Института леса СО РАН, 1994. С. 29–47.

Курьина И.В., Климова Н.В. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири) // Вестник Томского государственного университета. 2016. Серия Биология. С. 161–181.

Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 300 с.

Мальшева Е.А., Цыганов А.Н., Бабешко К.В., Новенко Е.Ю., Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в болотных экоси-

- стемах Мордовского государственного природного заповедника // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. Саранск: Пушта, 2014. Вып. 12. С. 330–336.
- Марков М.В. Популяционная биология растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 387 с.
- Методы изучения лесных сообществ / Отв. ред. Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургский государственный университет, 2002. 240 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
- Морозова Л.М., Эктова С.Н., Рябцева Н.Ю. Восстановление растительного покрова на гарях в зоне лесотундры // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Салехард. 2007. Вып. 6(50). Ч. 1. С. 17–32.
- Пономарев Е. И., Харук В.И. Горимость лесов Алтае-Саянского региона в условиях наблюдаемых изменений климата // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 38–46.
- Прокушкин С.Г., Абаимов А.П. Толерантность лиственницы Гмелина к гипотермии // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 196–202.
- Прокушкин С.Г., Сорокин Н.Д., Цветков П.А. Экологические последствия пожаров в лиственничниках северной тайги Красноярского края // Лесоведение. 2000. № 4. С. 9–15.
- Прокушкин С.Г., Бугаенко Т.Н., Прокушкин А.С., Шкикунов В.Г. Сукцессионная трансформация растительного и почвенного покрова на солифлюкционных площадях в криолитозоне Центральной Эвенкии // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 1. С. 95–104.
- Сакович А.А., Рыковский Г.Ф. Анализ жизненных стратегий мохообразных в составе бриофлоры фортификаций линии Молотова (Гродненский район) // Актуальные проблемы экологии: Матер. VIII междунар. науч.-практич. конф. (Гродно, 24–26 октября 2012 г.). Гродно: Гродненский гос. университет, 2012. Ч. 1. С. 63–65.
- Смолянинова С.Э., Гренадерова А.В. Сообщества раковинных амеб в подстилке сосняков Юкеевского лесничества после воздействия пожара // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2018. № 5. С. 307–313.
- Софронов М.А., Волокитина А.В. Пожары растительности в зоне северных редколесий // Сибирский экологический журнал. 1996. № 1. С. 43–49.
- Флора Сибири. Новосибирск: Наука. 1988. Т. 1. С. 200; 1990. Т. 2. С. 361; 1990. Т. 3. С. 280; 1987. Т. 4. С. 250; 1992. Т. 5. С. 312; 1993. Т. 6. С. 310; 1994. Т. 7. С. 312; 1988. Т. 8. С. 200; 1994. Т. 9. С. 280; 1996. Т. 10. С. 254; 1997. Т. 11. С. 296; 1996. Т. 12. С. 208; 1997. Т. 13. С. 472; 2003. Т. 14. С. 188.
- Харук В.И., Пономарев Е.И. Пространственно-временная горимость лиственничников Центральной Сибири // Экология. 2017. № 6. С. 413–419.
- Цветков П.А. Возобновление на гарях в лиственничниках Центральной Эвенкии // Лесоведение. 1990. № 1. С. 62–67.
- Цветков П.А., Сорокин Н.Д., Прокушкин С.Г., Каверзина Л.Н., Сорокина О.А., Цветкова Г.М. Эдафические условия и лесовосстановление после пожаров в лиственничниках Эвенкии // Там же. 2001. № 2. С. 16–21.
- Цветков П.А., Цветкова Г.М. Послепожарное возобновление в северотаежных лиственничниках // Лесн. хоз-во. 1995. № 6. С. 44–47.
- Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T., Matsuura Y. Forest Ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features: mechanisms of stability and pyrogenic changes // Eurasian Journal of Biosciences Foundation for Environmental Protection and Research. 2000. № 1. P. 1–10.
- Auclair A.N. D., Carter T.B. Forest wildfires as a recent source of CO₂ at northern latitudes // Canadian Journal of Forest Research. 1993. V. 23. № 8. P. 1528–1536.
- Bobrov A.A., Wetterich S. Testate amoebae of arctic tundra landscapes // Protistology. 2012. V. 7. № 1. P. 51–58.
- Fultz L.M., Moore-Kucera J., Dathe J., Davinic M., Perry G., Wester D. & Rideout-Hanzak S. Forest wildfire and grassland prescribed fire effects on soil biogeochemical processes and microbial communities: Two case studies in the semi-arid Southwest // Applied Soil Ecology. 2016. V. 99. P. 118–128.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J. The spatiotemporal pattern of fires in northern taiga larch forests of Central Siberia // Russian J. Ecology. 2005. V. 36. № 5. P. 302–311.
- Loupian E.A., Mazurov A.A., Flitman E.V., Ershov D.V., Korovin G.N., Novik V.P., Abushenko N.A., Altyntsev D.A., Koshchelev V.V., Tashchilin S.A., Tatarnikov A.V., Csiszar I., Sukhinin A.I., Ponomarev E.I., Afonin S.V., Belov V.V., Matvienko G.G., Loboda T. Satellite Monitoring of Forest Fires in Russia at Federal and Regional Levels // Mitigation & Adaptation Strategies for Global Change. 2006. V. 11. P. 113–145.
- Lousier J.D. Responce of soil testacea to soil moisture fluctuations // Soil Biology and Biochemistry. 1974. V. 6. № 4. P. 235–239.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D., N. von Lüpke, Ziegler W., Achard F., Mund M., Prokushkin A., Scherbina S. Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers // Biogeosciences, 2012. V. 9. P. 1–17.
- Turner T.E., Swindles G.T. Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management // Protist. 2012. V. 163. P. 844–855.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Bugaenko T.N., Bugaenko N.N. Recovery of Forest Vegetation After Fire Disturbance // Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests. Springer Dordrecht Heidelberg London New York. Springer Science+Business Media B.V., 2010. P. 83–94.

Conjugated Dynamics of Vegetation and Testate Amoebae Associations Restoration on Burned-Out Areas in Central Evenkia Forests

O. M. Shabalina^{1, *}, A. V. Grenaderova¹, I. N. Bezkorovaynaya¹,
A. A. Krasilnikova¹, and A. V. Koshkarova¹

¹Siberian Federal University, Svobodny ave. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*E-mail: oshabalina@sfu-kras.ru

The article discusses the main stages of the vegetation cover and communities of testate amoebae restoration on differently aged burned-out areas of larch forests in the northern taiga of Central Evenkia. It was shown that after strong persistent ground fires that completely destroyed the forest stand and the ground cover, a conjugated dynamics of vegetation and communities of testate amoebae can be observed, accompanied by a succession of exuberant species with predominantly patient and violent strategy species. The development of a vegetation cover and a litter layer on burnt-out areas, accompanied by an improvement in the hydrothermal regime, causes an expansion of the spectrum of morpho-ecological groups and the emerging of more moisture-loving forms in the cenoses of testate amoebae. The natural larch regeneration on “black burned-out areas” begins as early as the next year after the fire, however, it reaches its maximum in the second or third year. In the future, the process slows down significantly, but does not stop until the seventh or eighth year, and in some cases it can last up to 20 years or more.

Keywords: burned-out areas, Central Evenkia, successions, ground cover, testate amoebae, Dahurian larch, natural regeneration.

Acknowledgements: The work has been carried out within the financial support of RFBR (16-04-00796A “A response of the Central Siberia’s ecosystems’ soil biota on a total impact of climate change and the pyrogenic factor in permafrost conditions”), as well as partially within the framework of the “SUNRAISE” project financed within the Erasmus+ programme (586335-EPP-1-2017-1-DE-EPPKA2-CBHE-JP).

REFERENCES

- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Ekologo-fitotsenoticheskaya otsenka vozdeistviya pozharov na lesa kriolitozony Srednei Sibiri (Ecological and phytocenotic assessment of the impact of fires on forests in the permafrost zone of Central Siberia), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1996, No. 1, pp. 51–60.
- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Kanazava Y., Takakhashi K., Ekologicheskaya i lesobrazuyushchaya rol' pozharov v kriolitozone Sibiri (Ecological and forest-forming role of fires in Siberia permafrost zone), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 50–59.
- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Kaverzina L.N., Osobennosti formirovaniya i funktsionirovaniya listvennichnykh lesov na merzlotnykh pochvakh (Features of formation and functioning of larch forest in permafrost soils), *Lesovedenie*, 1997, No. 5, pp. 13–23.
- Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T., Matsuura Y., Forest Ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features: mechanisms of stability and pyrogenic changes, *Eurasian Journal of Biosciences Foundation for Environmental Protection and Research*, 2000, No. 1, pp. 1–10.
- Auclair A.N. D., Carter T.B., Forest wildfires as a recent source of CO₂ at northern latitudes, *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, Vol. 23, No. 8, pp. 1528–1536.
- Beskrovnyi A.K., Vliyaniye pirogenogo faktora na biologicheskuyu aktivnost' pochv v usloviyakh mnogoletnei merzloty (Tsentral'naya Evenkiya) (The influence of pyrogenic factor on biological activity of soils under conditions of permafrost (Central Evenkia)), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 9, pp. 181–189.
- Bobrov A.A., Wetterich S., Testate amoebae of arctic tundra landscapes, *Protistology*, 2012, Vol. 7, No. 1, pp. 51–58.
- Flora Sibiri* (Flora of Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1988, Vol. 1, p. 200; 1990, Vol. 2, p. 361; 1990, Vol. 3, p. 280; 1987, Vol. 4, p. 250; 1992, Vol. 5, p. 312; 1993, Vol. 6, p. 310; 1994, Vol. 7, p. 312; 1988, Vol. 8, p. 200; 1994, Vol. 9, p. 280; 1996, Vol. 10, p. 254; 1997, Vol. 11, p. 296; 1996, Vol. 12, p. 208; 1997, Vol. 13, p. 472; 2003, Vol. 14, p. 188.
- Fultz L.M., Moore-Kucera J., Dathe J., Davinic M., Perry G., Wester D. & Rideout-Hanzak S., Forest wildfire and grassland prescribed fire effects on soil biogeochemical processes and microbial communities: Two case studies in the semi-arid Southwest, *Applied Soil Ecology*, 2016, Vol. 99, pp. 118–128.
- Gel'tser Y.G., Korganova G.A., Alekseev D.A., *Opredelitel' pochvoobitayushchikh rakovinnnykh ameb (prakticheskoe rukovodstvo)* (Key to soil-living testate amoebas (practical guide)), Moscow: Izd-vo MGU, 1995, 88 p.
- Gel'tser Y.G., Korganova G.A., Alekseev D.A., *Prakticheskoe rukovodstvo po identifikatsii pochvennykh testatsii* (A practical guide to identifying soil testate amoebae), Moscow: Izd-vo MGU, 1985, 84 p.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., *Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii* (The mosses flora in Central Russia), Moscow: KMK, 2003, Vol. 1, pp. 1–608, Vol. 2, pp. 611–960.

- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., The spatiotemporal pattern of fires in northern taiga larch forests of Central Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2005, Vol. 36, No. 5, pp. 302–311.
- Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Spatiotemporal characteristics of wildfire frequency and relative area burned in larch-dominated forests of Central Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2017, Vol. 48, No. 6, pp. 507–512.
- Kolichestvennye metody v pochvennoi zoologii* (Quantitative methods in soil zoology), Moscow: Nauka, 1987, 290 p.
- Korganova G.A., Adaptatsionnye osobennosti pochvoobitayushchikh rakovinykh ameb (Protozoa, Testacida) (Adaptive features of soil-living testate amoebas (Protozoa, Testacida)), In: *Adaptatsiya pochvennykh zhivotnykh k usloviyam sredy* (Adaptation of soil animals for environmental conditions), Moscow: Nauka, 1977, pp. 82–102.
- Korotkov I.A., Lesorastitel'noe raionirovanie Rossii i republik byvshego SSSR (Forest site regionalization of Russia and the former republics of the USSR), In: *Uglerod v ekosistemakh lesov i bolot Rossii* (Carbon in ecosystems of forests and peatlands of Russia), Krasnoyarsk: Izd-vo IL SO RAN, Northeastern research station USFS, 1994, pp. 29–47.
- Kur'ina I.V., Klimova N.V., Soobshchestva rakovinykh ameb (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) v bolotnykh mestoobitaniyakh posle vozdeistviya pozharov (yug Zapadnoi Sibiri) (Testate amoebae assemblages (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) in bog habitats after effects of wild fires (south of Western Siberia)), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2016, No. 3, pp. 161–181.
- Loupian E.A., Mazurov A.A., Flitman E.V., Ershov D.V., Korovin G.N., Novik V.P., Abushenko N.A., Altyntsev D.A., Koshelev V.V., Tashchilin S.A., Tatarnikov A.V., Csiszar I., Sukhinin A.I., Ponomarev E.I., Afonin S.V., Belov V.V., Matvienko G.G., Loboda T., Satellite Monitoring of Forest Fires in Russia at Federal and Regional Levels, *Mitigation & Adaptation Strategies for Global Change*, 2006, Vol. 11, pp. 113–145.
- Lousier J.D., Responce of soil testacea to soil moisture fluctuations, *Soil Biology and Biochemistry*, 1974, Vol. 6, No. 4, pp. 235–239.
- Malysheva E.A., Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Novenko E.Y., Mazei Y.A., Vidovoi sostav i struktura soobshchestv sfagnobiontnykh rakovinykh ameb v bolotnykh ekosistemakh Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika (Species composition and structure of communities of sphagnobiont testate amoebas in bog ecosystems of the Mordovia State Nature Reserve), *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. P.G. Smidovi-cha.*, 2014, Vol. 12, pp. 330–336.
- Markov M.V., *Populyatsionnaya biologiya rastenii* (Population biology of plants), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 387 p.
- Mazei Y.A., Tsyganov A.N., *Presnovodnye rakovinye ameb* (Freshwater testate amoebas), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 300 p.
- Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation), Ufa: ANRB, 2012, 488 p.
- Morozova L.M., Ektova S.N., Ryabitseva N.Y., Vosstanovlenie rastitel'nogo pokrova na garyakh v zone lesotundry (Vegetation cover restoration on burnt-out areas in the forest-tundra zone), *Ekosistemy Subarktiki: struktura, dinamika, problemy okhrany*, 2007, Vol. 6 (50), No. 1, pp. 17–32.
- Ponomarev E.I., Kharuk V.I., Wildfire Occurrence in Forests of the Altai–Sayan Region under Current Climate Changes, *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, Vol. 9, No. 1, pp. 29–36.
- Prokushkin S.G., Abaimov A.P., Tolerantnost' listvennitsy Gmelina k gipotermii (*Larix gmelinii* tolerance to hypothermia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 196–202.
- Prokushkin S.G., Bugaenko T.N., Prokushkin A.S., Shikunov V.G., Succession-driven transformation of plant and soil cover on solifluction sites in the permafrost zone of Central Evenkia, *Biology Bulletin*, 2010, Vol. 37, No. 1, pp. 80–88.
- Prokushkin S.G., Sorokin N.D., Tsvetkov P.A., Ekologicheskie posledstviya pozharov v listvennichnikakh severnoi taigi Krasnoyarskogo kraya (Environmental consequences of fires in larch forests of the northern taiga of the Krasnoyarsk Region), *Lesovedenie*, 2000, No. 4, pp. 9–15.
- Sakovich A.A., Rykovskii G.F., Analiz zhiznennykh strategii mokhoobraznykh v sostave brioflory fortifikatsii linii Molotova (Grodnskii raion) (Analysis of life strategies of bryophytes in the bryoflora of fortifications of the Molotov line (Grodno district)), *Actual problems of ecology*, Proc. of VIII International Research-to-Practice Conf., Grodno, October 24–26, 2012, Grodno: Grodnskii gos. universitet, Part 1, pp. 63–65.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D., N. von Lupke, Ziegler W., Achard F., Mund M., Prokushkin A., Scherbina S., Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers, *Biogeosciences*, 2012, Vol. 9, pp. 1–17.
- Smolyaninova S.E., Grenaderova A.V., Soobshchestva rakovinykh ameb v podstilke sosnyakov Yukseevskogo lesnichestva posle vozdeistviya pozhara (Community structure of testate amoebae in the Yukseevo pine forests litter after wild fires (Krasnoyarsk region, Siberia)), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2018, No. 5, pp. 307–313.
- Sofronov M.A., Volokitina A.V., Pozhary rastitel'nosti v zone severnykh redkolesii (Vegetation fires in the northern sparse forests), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1996, No. 1, pp. 43–49.
- Tsvetkov P.A., Sorokin N.D., Prokushkin S.G., Kaverzina L.N., Sorokina O.A., Tsvetkova G.M., Edaficheskie usloviya i lesovosstanovlenie posle pozharov v listvennichnikakh Evenkii (Edaphic conditions and reforestation after

- fires in larch forests of Evenkia), *Lesovedenie*, 2001, No. 2, pp. 16–21.
- Tsvetkov P.A., Tsvetkova G.M., Poslepozharnoe vozobnovlenie v severotaezhnykh listvennichnikakh (Post-fire renewal in northern taiga larch forests), *Lesn. khoz-vo*, 1995, No. 6, pp. 44–47.
- Tsvetkov P.A., Vozobnovlenie na garyakh v listvennichnikakh Tsentral'noi Evenkii (Renewal on burnt areas in larch forests of Central Evenkia), *Lesovedenie*, 1990, No. 1, pp. 62–67.
- Turner T.E., Swindles G.T., Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management, *Protist*, 2012, Vol. 163, pp. 844–855.
- Vostochnoevropейskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Zamaraeva T.A., Vozobnovlenie shilovidnykh i bokal'chatykh lishainikov posle pozharov v listvennichnykh lesakh lesotundry Zapadnoi Sibiri (Renewal of subulate and cup-shaped lichen after fires in the larch forests of the forest-tundra of Western Siberia), *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2012, No. 6, pp. 104–108.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Bugaenko T.N., Bugaenko N.N., Recovery of Forest Vegetation After Fire Disturbance, In: *Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests*, Springer Netherlands: Springer Science+Business Media B.V., 2010, pp. 83–94.
- Zyryanova O.A., Abaimov A.P., Chikhacheva T.L., Vliyaniye pozharov na lesoobrazovatel'nyi protsess v listvennichnykh lesakh severa Sibiri (The influence of fire on soil-formation in larch forests of Northern Siberia), *Lesovedenie*, 2008, No. 1, pp. 3–10.

УДК 635.925:631.42

ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ МЕРЗЛОТНЫХ ЛУГОВО-ЧЕРНОЗЕМНЫХ ПОЧВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ КУЛЬТУР ЕЛИ¹

© 2021 г. А. П. Чевычелов^а, Л. П. Габышева^а, А. П. Исаев^а, Т. С. Коробкова^а, А. А. Алексеев^а, *^аИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН, просп. Ленина 41, Якутск, 677980 Россия

*E-mail: chev.soil@list.ru

Поступила в редакцию 20.04.2020 г.

После доработки 19.06.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Изучено влияние еловых насаждений (*Picea obovata* Ledeb.) на изменение морфологических характеристик, состава и свойств мерзлотной лугово-черноземной почвы Центральной Якутии, формирующейся в условиях криоаридного климата, под лугово-степной растительностью, в окрестностях г. Якутска. Показано, что за 45-летний период воздействия исходный морфологический профиль первичной почвы, который имел вид: Wca–AUca–ABca–BCa–VScа–Cca трансформировался в профиль лесной перегнойно-карбонатной почвы, характеризующейся следующим строением: O–OH–AJ–ABca–BCa–BC–Cca. Отмечено, что изменение морфологического строения целинной почвы произошло посредством формирования горизонтов лесной подстилки O и подстильно-перегнойного OH, а также уменьшение мощности сезонно-талого слоя со 123 до 102 см и опускание глубины вскипания от 10-й % HCl до 26 см от поверхности, идентифицирующей наличие в почве подвижных карбонатов CaCO₃ и MgCO₃. Также выявлено, что помимо морфологии существенно изменились состав и свойства перегнойно-карбонатной по сравнению с таковыми лугово-черноземной почвы. Так, в гор. AJ и ABca данной почвы значения pH водной вытяжки уменьшились соответственно на 1.0–0.7. В почвенной толще (0–100 см) лесной почвы по сравнению с лугово-степной в целом увеличилось общее количество обменных оснований Ca⁺² и Mg⁺² в 1.2 раза, сумма солей – в 1.5 раза, содержание общего N и органического C в 3.2 и 1.7 раза соответственно, но при этом уменьшилось количество подвижных карбонатов в 2.9 раза. Помимо этого изменились строение магнитного и солевого профилей изучаемых почв, их степень и химизм засоления, а также тип водного режима с криогенно-выпотного на мерзлотный периодически-промывной в связи со сменой растительности, произрастающей на данных почвах.

Ключевые слова: криолитозона, еловые насаждения, трансформация свойств и состава мерзлотных почв.

DOI: 10.31857/S0024114821030037

Влиянию лесной растительности на формирование, а также изменение свойств и состава почв посвящено значительное число публикаций (Зонн, 1954; Карпачевский, 1981, 1996; Беляев, 2007; Карпачевский и др., 2007; Мошкина, 2008; Анциферова, 2010; Лукина и др., 2010; Егунова, Бескорвайная, 2015; Ведрова и др., 2018; Benkley, Giardina, 1998; Kourtev et al., 1998; Phillips, Firtz Patrick, 1999; Raich, Tufekciogul, 2000; Ganuza, Al-mendros, 2003; Rech et al., 2005; Chang et al., 2011; Wu et al., 2015; Bargali et al., 2018; Lukina et al., 2019 и др.). Но, к сожалению, большая часть данных исследований в географическом отношении относится к немерзлотным регионам России и За-рубежья. Наши же исследования проводились на

территории Центральной Якутии, где леса произрастают на криогенных почвах, которые формируются на многолетнемерзлых почвообразующих породах в условиях криоаридного климата (Поздняков, 1975; Щербаков, 1975; Уткин, 2006).

Одним из способов комплексного изучения влияния древесной породы на почву является закладка пробных площадей на однотипных соседних участках с посадкой разных древесных культур. Главное достоинство такого подхода – возможность отделить влияние древостоя от других почвообразующих факторов (Солодовников, Рожков, 2019). В частности подобные эксперименты, где до последнего времени проводятся почвенные и лесоводственные мониторинговые исследования, были заложены в 1928–1930 гг. на территории лесостепи Европейской России (Шатиловский лес) на выщелоченных черноземах (Беляев, 2007) и в 1968 г. в южной тайге Средней

¹ Статья подготовлена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 0297-2021-0027, ЕГИСУ НИОКТР № АААА-А21-121012190033-5).

Сибири на старопашотных темно-серых почвах (Евгунова, Бескоровайная, 2015; Ведрова и др., 2018). Аналогичные работы по изучению влияния различных древесных пород на свойства почв в условиях лесостепи Алтайского края, были проведены также на территории дендрария НИИС им. М.А. Лисавенко (Макарычев, Лебедева, 2016, 2017).

В условиях мерзлотной области на территории Якутии такие исследования проведены впервые. По нашему мнению их научная значимость существенно возрастает, если учесть то обстоятельство, что еловые древостои в естественном состоянии на водоразделах Центральной Якутии не произрастают, вследствие высокой горимости лесов данного региона криолитозоны (Чугунов, 1965; Исаев, 2011).

Целью настоящей статьи являлась оценка влияния еловых насаждений на изменение свойств и состава мерзлотных лугово-черноземных почв в криоаридных условиях Центральной Якутии за 45-летний период воздействия.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Наши исследования проводились на территории Центрально-Якутской равнины в окрестностях г. Якутска. Климат района работ характеризуется как криоаридный и резко континентальный, при этом среднемесячная температура июля составляет 18.7° , января — (-43.2°) , среднегодовая $t - (-10.3^{\circ})$, среднегодовое количество осадков — 234 мм, количество осадков за вегетационный период — 158 мм, испаряемость — 502 мм, коэффициент увлажнения — 0.3, коэффициент континентальности — 302, сумма активных температур ($\Sigma t > 10^{\circ}\text{C}$) — 1565°C (Чевычелов и др., 2009).

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) — это стабильный эдификатор или субэдификатор темнохвойных лесов лишь по ключам, руслам рек и речек. На большей части территории встречается в виде незначительной примеси в лесах, образуемых пихтой сибирской и кедром сибирским, иногда в речных поймах совместно с лиственницей и лиственными породами. Мезофит, мезотроф, теневынослива, несолеустойчива, характеризуется медленным ростом (Коропачинский, Встовская, 2002). В Якутии ель сибирская образует чистые и смешанные леса в долинах крупных рек таких, как Лена, Алдан, Вилюй и др. (Конспект ..., 2012).

В условиях Центральной Якутии ель сибирская для интродукции и озеленения является ценным и перспективным видом древесных растений. При этом по суммарному показателю жизнеспособности (95 баллов) ель сибирская не уступает лиственнице даурской (95 баллов) и лишь чуть уступает сосне обыкновенной (98 баллов)

(Петрова, 1987). Также ель сибирская, будучи более требовательной породой к почвенной среде по сравнению с сосной и лиственницей, при создании ей в культуре хороших условий влажности и питательности, значительно ускоряет рост (Чугунова, 1965).

Якутский ботанический сад (ЯБС) был образован 2 марта 1962 г. (Чугунова, 1965), а началом работы по созданию участка ельника на территории ЯБС являлись посевы ели сибирской, осуществленные З.Е. Чугуновой в 1963 г. на суглинистом пологом приозерном склоне. При этом семена ели, предварительно собранные в долине р. Алдан на территории Южной Якутии, высаживали в бороздки глубиной 3–5 см, поливали и удобряли. Пятилетние растения ели имели высоту около 25 см. В возрасте 9 лет, то есть в 1972 г. сеянцы пересадили на постоянное место в приозерной части ЯБС, которое именовалось как групповые посадки ели. Для этого закладывались специальные траншеи шириной 1.0 м и глубиной 1.5 м, заполненные снизу дренажом (галька и песок) и послойно сверху — плодородным слоем почв в смеси с грунтом (незасоленная почва, песок и перегной). Саженцы также удобряли, мульчировали с поверхности и обильно поливали в период вегетации, а в возрасте 15 лет провели формирующую обрезку крон. Примерно в это же время на местах посадки ели сибирской в ЯБС стал формироваться моховой покров.

Полевые исследования, включающие описание почв и растительности, а также отбор почвенных образцов, были проведены в 2018–2019 гг. на участках 1 и 2. При этом почвенный разрез 1 был заложен примерно в центре участка 1 на почве, не подверженной ранее антропогенному воздействию. В качестве объекта сравнения использовали почву разреза 2, который был заложен в 10 м от края участка 2 на разнотравно-злаковом лугу. Таким образом, два данных почвенных разреза были заложены на ровной поверхности одного высотного уровня и примерно в 60 м друг от друга (рис. 1). Для соблюдения принципа идентичности почвенные образцы из этих разрезов отбирались для анализов по генетическим горизонтам с одних и тех же глубин с 10 см от поверхности.

Приведем описания растительности и почв, которые рассматриваются в качестве объектов исследования. При этом проведено таксационное описание лесных культур ели. Всего в древесном пологе было учтено 43 ствола. В исследованных культурах средний возраст ели на 2019 г. составлял 45 лет, максимальный — 57 лет, т.е. они были посажены в период с 1963 по 1975 гг. Ели были высажены в 5 рядов: первые 3 ряда ровные, размер посадок 3 м × 2 м. Пространственно посадки разделены на 2 участка, отличающихся также составом растительного покрова (рис. 1).

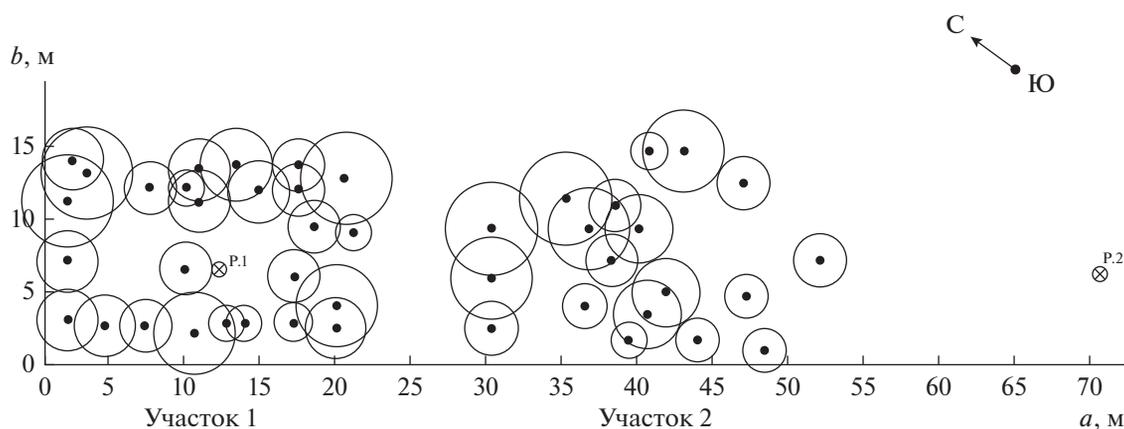


Рис. 1. Проекция крон еловых насаждений и места заложения почвенных разрезов 1 и 2 на территории Якутского ботанического сада.

Участок 1. Еловое сообщество разнотравно-зеленомошное. Дата обследования 17.08.2018, размер участка – 25 м × 15 м. Под пологом древостоя идет естественное возобновление ели на более открытом пространстве – в окнах леса с моховым покровом. Средняя высота подроста 25 см, максимальная – 32 см. Подрост здоровый, единично встречаются засыхающие всходы. На 1 га насчитывается 48.9 тыс. экз. подроста и всходов ели, из них всходов до 10 см – 6.3 тыс. экз. на га. Из кустарников единично отмечены *Salix bebbiana* высотой 50 см, а также культуры яблони (*Malus baccata*).

Растительность еловых культур имеет уже сформированную структуру и состав, похожие на естественный разнотравно-зеленомошный еловый лес, но с присутствием некоторых рудеральных видов – пырея ползучего (*Elytrigia repens*), люцерны серповидной (*Medicago falcata*). Травяной покров развит, проективное покрытие 40%. Доминантами выступают сорный вид пырей ползучий, из бобовых – астрагал сходный (*Astragal propinquus*), встречаются сосурия горькая (*Saussurea amara*), бодяк щетинистый (*Bidens tripartita*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), единично произрастают солонечник даурский (*Galatella dahurica*), мышиный горошек (*Vicia cracca*), клевер люпиновидный (*Lupinaster pentaphyllus*), одуванчик рогатый (*Taraxacum ceratophorum*), люцерна серповидная, полынь пижмолистная (*Artemisia tanacetifolia*). Моховой покров густой, проективное покрытие составляет 90%, образован в основном из мха *Rhytidium rugosum*, рассеянно встречается лишайник *Peltigera canina* (рис. 2).

Участок 2. Еловое сообщество пырейно-разнотравное, обследовано 17.08.2018, размер участка – 25 м × 15 м.

В “окнах” древесного полога произрастает самосев березы повислой (*Betula pendula*), ивы Бебба, ивы грушанколистной (*Salix pyrolifolia*) и ели

сибирской высотой до 50 см. На 1 га насчитывается 14.4 тыс. экз. подроста и всходов ели, из них 2.6 тыс. экз. – всходы до 10 см. Также в окнах неплохо себя чувствуют культуры смородины (*Ribes pauciflorum*, высота – 30 см), ели сибирской голубой (высота 49–61 см), акации желтой (*Caragana arborescens*, 110 см) и сосны сибирской (*Pinus sibirica*, 200 см). Травяной покров хорошо развит, представлен в основном рудеральными видами, проективное покрытие яруса 70%. Господствующие виды – пырей ползучий, люцерна серповидная, подорожник средний (*Plantago media*), хрен гулявниковый (*Armoracia sysimbrioides*). Рассеянно встречаются кровохлебка аптечная (*Sanguisorba officinalis*), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare*), бодяк щетинистый, единично произрастают астрагал сходный, девясил британский (*Inula britannica*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), герань псевдосибирская (*Geranium pseudosibiricum*), герань луговая (*Geranium pratense*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), одуванчик рогатый, мышиный горошек. Отличается от предыдущего отсутствием мохово-лишайникового покрова, который как ярус не сформирован.

По основным таксационным показателям сформированные древостои обоих участков близки, в связи с чем приводим их обобщенные характеристики (табл. 1).

Почвенный разрез 1 заложен 26.07.2018 на территории ЯБС, в контуре ельника разнотравно-зеленомошного. Географические координаты: 62°01'20.5" с.ш., 129°37'15.7" в.д., абсолютная высота – 98.5 м. Морфологическое строение профиля почв: О(0–5)–ОН(5–8)–АЖ(8–26)–АВса(26–37)–ВСа(37–72)–ВС(72–86)–Сса(86–102 см).

О, 0–5 см. Бурая, рыхлая, влажная лесная подстилка, состоящая в основном из мохового опада, к низу среднеразложившегося, переход заметный.



Рис. 2. Участок 1 еловых насаждений на территории Якутского ботанического сада.

ОН, 5–8 см. Темно-бурый, органогенный, подстильно-перегнойный, слабо увлажнен, переход в следующий горизонт ясный.

АJ, 8–26 см. Серый с коричневатым оттенком, непрочно-мелкокомковатый, легкий суглинок, средне увлажнен, с включением мелких черных древесных углей по всей массе горизонта, переход постепенный.

АВса, 26–37 см. Буровато-серый, непрочно-мелкокомковатый, легкий суглинок, влажный, вскипает от 10-й % HCl, вскипание слабое, переход в следующий горизонт ясный.

ВСА, 37–72 см. Светло-бурый с белесоватым оттенком, непрочно-мелкокомковатый, легкий суглинок, влажный, вскипает от HCl, вскипание среднее, переход заметный.

Таблица 1. Основные таксационные характеристики елового древостоя

№	Таксационный показатель	<i>M</i>	$\pm m$	C.V., %
1	Количество стволов, экз. га ⁻¹	2150	—	—
2	Сомкнутость крон	0.8	—	—
3	Средний диаметр ствола, см	18.5	0.74	25.4
4	Средняя высота ствола, м	14.2	0.39	19.5
5	Максимальный диаметр ствола, см	30.6	—	—
6	Максимальная высота ствола, м	17.8	—	—
7	Сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	16.3	—	—
8	Средний возраст, лет	45.0	1.81	26.4
9	Максимальный возраст, лет	57.0	—	—
10	Общий запас древесины, м ³ га ⁻¹	128.8	—	—
11	Средний прирост в высоту, см в год	31.6	—	—
12	Средний прирост в толщину, см в год	0.4	—	—
13	Средний прирост по запасу, м ³ га ⁻¹ в год	2.87	—	—

Примечание. *M* – среднее значение, *m* – ошибка среднего, C.V. – коэффициент вариации.

ВС, 72–86 см. Неоднородный по цвету и механическому составу, представляет чередование прослоек белесовато-светло-серого песка и расположенной по середине прослойки буровато-светло-серого легкого суглинка, с мелкими охристыми пятнами Fe^{+3} , бесструктурный, влажный, переход в следующий горизонт ясный.

Сса, 86–102 см. Белесовато-светло-серый мелкозернистый песок, бесструктурный, влажный, среднее вскипание от HCl, со 102 см мерзлый, льдистый.

Почва: мерзлотная перегнойно-карбонатная.

Почвенный разрез 2 заложен 24.09.2018 на ровной поверхности, географические координаты: 62°01'20.2" с.ш., 129°37'19.5" в.д., абсолютная высота – 98.2 м. Разнотравно-злаковый луг, травостой густой, высота травостоя 70–80 см. В травостое доминируют: пырей ползучий, мятлик луговой. Реже встречаются: одуванчик рогатый, незабудка подражающая (*Myosotis imitata*), ветреница лесная (*Anemone sylvestris*), герань луговая, тысячелистник обыкновенный, овсяница луговая (*Festuca pratensis*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), подорожник средний, подорожник большой (*Plantago major*), люцерна серповидная. Морфологическое строение профиля почв: Wca(0–2)–AUca(2–20)–ABca(20–41)–BCA(41–60)–BCsa(60–85)–Csa(85–123 см).

Wca, 0–2 см. Буровато-серый, рыхлый, влажный, супесчаный, вскипает от HCl, вскипание среднее, переход в следующий горизонт постепенный.

AUca, 2–20 см. Темно-серый, мелкокомковато-пылеватый, среднесуглинистый, пронизан сеткой мелких живых корней травянистых растений, влажный, с включением мелких черных древесных углей по всей массе горизонта, бурно вскипает от HCl, серыми гумусовыми затеками переходит в следующий горизонт, переход заметный.

ABca, 20–41 см. Светло-серый с белесоватым оттенком, комковато-мелкопылеватый, средний суглинок, влажный, вскипает от HCl, вскипание бурное, переход заметный.

BCA, 41–60 см. Буровато-белесоватый, непрочнo-мелкокомковатый с отдельными серыми пятнами и затеками гумуса, среднесуглинистый, влажный, бурно вскипает от HCl, переход в следующий горизонт заметный.

BCsa, 60–85 см. Белесовато-светло-бурый с серыми мелкими пятнами Mn^{+2} и охристыми пятнами Fe^{+3} , непрочнo-мелкокомковатый, средний суглинок, влажный, вскипает от HCl, вскипание бурное, переход постепенный.

Csa, 85–123 см. В основном бурый, непрочнo-мелкокомковатый, легкосуглинистый, с прослойками светло-серой супеси, с мелкими серыми пятнами Mn^{+2} и охристыми пятнами Fe^{+3} ,

бурно вскипает от HCl, влажный, со 123 см мерзлый, льдистый.

Почва: мерзлотная лугово-черноземная.

При проведении почвенных исследований использовали профильно-генетический (Розанов, 1983) и сравнительно-аналитический (Роде, 1971) методы, а также общепринятые методики лабораторных аналитических работ (Аринушкина, 1970; Воробьева, 1989). Индексацию генетических горизонтов проводили по классификации почв России (Классификация ..., 2004), а определение почв – по классификации почв Якутии (Еловская, 1987). При этом pH определялся потенциометрически на иономере “Мультист ИПЛ-101”, органический углерод – мокрым сжиганием по Тюрину, обменные катионы – по Шмуку, гранулометрический состав – по Качинскому (Качинский, 1958), CO_2 карбонатов – газоволюметрическим методом (Практикум ..., 1980). Объемная магнитная восприимчивость (OMB) определялась на малогабаритном измерителе магнитной восприимчивости KM-7, который является усовершенствованной версией каппаметра КТ-6. Величину удельной магнитной восприимчивости (УМВ) получали путем деления значения OMB на плотность почвы ρ (выраженную в $kg\ m^{-3}$), т.е. $\chi = OMB/\rho$. Размерность удельной магнитной восприимчивости – $10^{-8}\ m^3\ kg^{-1}$ (Вадюнина, Корчагина, 1973; Водяницкий, Шоба, 2015). Математическая обработка результатов анализов осуществлялась посредством методов математической статистики, принятых в почвоведении (Дмитриев, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика таксационных показателей ели сибирской в посадках свидетельствует о высоких темпах роста деревьев. В возрасте 45 (максимально 57) лет стволы достигают в среднем 14.2 м в высоту, 18.5 см в толщину, средний прирост в высоту составляет 31.6 см, по толщине – 0.4 см (табл. 1). Это говорит о сформировавшихся благоприятных условиях для данной древесной породы. При этом не отмечены видимые признаки заселения насекомыми, повреждения, усыхания.

Во всех горизонтах лугово-черноземной почвы отмечались свободные карбонаты ($CaCO_3$ и $MgCO_3$) с максимумом содержания в гор. BCA (табл. 2), т.е. данная почва вскипала от 10-й % HCl с поверхности, а многолетняя мерзлота отмечалась на глубине 123 см. Лесная перегнойно-карбонатная почва уже вскипала только с верхней границы гор. ABca или с 26 см, а многолетняя мерзлота была зафиксирована на глубине 102 см, т.е. на 21 см выше, чем в целинной почве. Последнее вполне объяснимо, если учесть, что на поверхности почвы разреза 1 за прошедшие 45 лет сформировался теплоизолирующий слой мощностью 13 см, состоящий

Таблица 2. Физико-химические свойства мерзлотных почв

Горизонт	Глубина, см	рН _{H₂O}	C _{орг} , %	N, %	C:N	Обменные катионы, смоль(экв) кг ⁻¹ почвы			CO ₂ , карбонатов, %
						Ca ⁺²	Mg ⁺²	Na ⁺	
Мерзлотная перегнойно-карбонатная, разрез 1									
О	0–5	6.0	–	0.82	–	68.2	39.6	–	–
ОН	5–8	6.4	27.21	1.04	26	60.0	34.1	–	Не.обн.
АJ	10–20	8.0	2.65	0.18	15	15.7	13.6	1.1	То же
АВса	26–36	8.6	2.22	0.11	20	12.3	11.3	1.0	2.3
ВСА	50–60	9.1	0.29	0.03	10	9.1	3.0	0.7	5.3
ВС	75–85	8.8	0.12	0.02	6	7.1	3.0	0.4	То же
Сса	90–100	9.1	0.06	0.01	6	5.0	2.0	0.1	2.5
Мерзлотная лугово-черноземная, разрез 2									
Wca	0–2	8.0	7.22	0.21	34	14.5	17.4	–	4.0
AUca	10–20	9.0	2.89	0.13	12	8.2	16.5	1.4	5.7
АВса	26–36	9.3	0.93	0.02	46	7.1	9.1	1.2	8.4
ВСА	50–60	9.2	0.21	0.02	10	7.1	6.1	0.3	9.2
ВСа	75–85	8.9	0.16	0.01	16	7.4	10.2	0.2	6.2
Сса	90–100	8.9	0.10	0.01	10	7.6	10.6	0.3	6.5

Примечание. Не.обн. – не обнаружено; “–” – значение не определено.

из горизонтов лесной подстилки О и подстильно-перегнойного ОН. Помимо морфологии также существенно изменились состав и свойства исследуемых почв (табл. 2–5). Так, в гор. АJ и АВса почвы разреза 1 значения рН водной вытяжки соответственно уменьшились на 1.0–0.7 от первоначальных, также значительно возросло содержание общего N в гор. ОН, АВса и ВСА и органического С – в гор. ОН и АВса. В гумусовой части профиля (гор. АJ + АВ) перегнойно-карбонатной почвы также увеличилось общее количество обменных оснований Ca⁺² и Mg⁺² соответственно до 30.4–24.6 смоль(экв) кг⁻¹ почвы, главным образом за счет катиона Ca⁺². В исследуемых почвах также значительно уменьшилось содержание подвижных карбонатов, что отмечается по снижению значений CO₂ карбонатов в целом в 1.7 раза с 4.0–9.2% (табл. 2, разрез 2) до 2.3–5.3% (разрез 1). Но при этом максимальное содержание свободных карбонатов в обеих почвах отмечается в аккумулятивно-карбонатном гор. ВСА.

Перегнойно-карбонатная почва (табл. 3, разрез 1) характеризуется более легким супесчано-легкосуглинистым, тогда как лугово-черноземная – в основном среднесуглинистым гранулометрическим составом (разрез 2) минеральных почвенных горизонтов. При этом нужно подчеркнуть, что почва разреза 1 развивается на песчаных, а почва разреза 2 – на легкосуглинистых аллювиальных отложениях II надпойменной террасы р. Лена, для которых весьма характерна сло-

истость и контрастность гранулометрического состава (Усков, 1985). Таким образом, нужно полагать, что существенные различия в гранулометрическом составе изучаемых почв, являются следствием, прежде всего неоднородности состава их почвообразующих пород, а не результатом педогенеза. Между тем нельзя не заметить сходство гранулометрического состава и содержания отдельных фракций механических элементов в гор. АJ (табл. 3, разрез 1) и гор. Wca (разрез 2) данных почв, а также различия в их количестве, отмечаемые в нижележащих горизонтах АВса и ВСА. Следовательно, необходимо также предполагать, что облегчение гранулометрического состава лесной перегнойно-карбонатной почвы по сравнению с целинной лугово-черноземной является также следствием влияния процесса выщелачивания. Латеральная миграция влаги, вероятно, происходила в периоды влагонасыщения почвенного профиля в условиях наличия мерзлотного влагонепроницаемого экрана, в связи со сменой водного режима данных почв с криогенно-выпотного на мерзлотный периодически промывной. Только этим можно объяснить уменьшение содержания фракции средней и мелкой пыли в гор. АВса и ВСА почвы разреза 1 (табл. 3), а также одновременное снижение в данных горизонтах количества подвижных карбонатов соответственно с 8.4 до 2.3% и с 9.2 до 5.3%. Подвижные карбонаты в изучаемых почвах обычно обнаруживаются во фракциях средней (0.01–0.005 мм)

Таблица 3. Гранулометрический состав мерзлотных почв

Горизонт	Глубина, см	Содержание частиц, %; размер, мм					Сумма частиц, %	
		1–0.25	0.25–0.05	0.05–0.01	0.01–0.005	0.005–0.001	<0.001 мм	<0.01 мм
Мерзлотная перегнойно-карбонатная, разрез 1								
AJ	10–20	12.0	51.6	15.7	4.7	7.5	8.5	20.7
ABca	26–36	11.2	51.6	14.8	4.9	7.0	10.5	22.4
BCA	50–60	11.8	55.0	8.6	4.5	7.3	12.8	24.6
BC	75–85	8.7	65.0	11.4	3.3	3.4	8.2	14.9
Cca	90–100	15.1	76.0	3.3	0.2	0.8	4.6	5.6
Мерзлотная лугово-черноземная, разрез 2								
Wca	0–2	12.6	48.3	19.7	4.8	7.1	7.5	19.4
AUca	10–20	5.4	42.5	19.9	5.3	9.5	17.4	32.2
ABca	26–36	4.2	40.1	17.2	5.8	12.5	20.2	38.5
BCA	50–60	4.9	39.5	18.3	7.3	13.4	16.6	37.3
BCca	75–85	0.8	35.9	24.7	8.0	14.4	16.2	38.6
Cca	90–100	0.3	43.5	30.1	5.5	8.3	12.3	26.1

и мелкой (0.005–0.001 мм) пыли, поэтому не случайно были получены коэффициенты корреляции для связей данных показателей с общим содержанием CO₂ карбонатов, которые оказались соответственно равны $r = 0.507$ и $r = 0.693$.

Исследуемые почвы также оказались довольно разными по строению солевых профилей, степени и химизму засоления (табл. 4). Так, целинная лугово-черноземная почва разреза 2 характеризовалась аккумулятивным типом солевого профиля с максимальным содержанием солей в поверхностном гор. AUca, в то время как максимум засоления в перегнойно-карбонатной почве отмечался в гор. ABca. Горизонты Cca в обеих почвах оказались незасоленными, также как и гор. BCca в целинной почве разреза 2. Наиболее засоленным оказался гор. ABca перегнойно-карбонатной почвы разреза 1, который согласно известным грациям (Еловская, 1987) диагностируется как хлоридно-сульфатный магниевый-натриевый солончак. Нижние горизонты BCA и BC данной почвы характеризуются соответственно как средне- и слабозасоленные сульфатно-содовые кальциево-магниевые и магниевый-кальциевые, а гор. AJ – как средnezасоленный с хлоридно-сульфатным кальциево-магниевым типом засоления. Таким образом, почва разреза 1 имела двучленный солевой профиль: верхний (гор. AJ + ABca) – средnezасоленный и солончаковый хлоридно-сульфатный магниевый-натриевый и нижний (гор. BCA + BC) – средне- и слабозасоленный сульфатно-содовый – соответственно кальциево-магниевый и магниевый-кальциевый. В целинной почве разреза 2 солевой профиль был более-менее однородный по химизму солей и степени засоления; условно его можно разделить на две части: верхнюю (гор. AUca), где

фиксируется среднее засоление хлоридное кальциево-магниевое, и нижнюю (гор. ABca + BCA), где отмечается слабое засоление – соответственно хлоридно-сульфатное магниевый-кальциевое и сульфатно-хлоридное кальциево-магниевое.

Также необходимо отметить, что солевой профиль перегнойно-карбонатной почвы не характерен для мерзлотных лесных почв с периодически промывным типом водного режима, такой профиль в большей степени типичен для лугово-степных почв с криогенно-выпотным типом водного режима. Данное обстоятельство объясняется тем, что лето 2018 г. по метеорологическим условиям характеризовалось как крайне сухое, когда в течение всего июля не выпало ни одного дождя. Вероятно, в это время в условиях резкого дефицита влаги в почве разреза 1 и сформировался подобный нетипичный для лесных почв Центральной Якутии тип солевого профиля.

С учетом данных по объемной массе, мощности отдельных горизонтов и содержания в них анализируемых химических показателей, мы также рассчитали их средневзвешенные значения и запасы послойно в 1 м³ почвы в расчете на 1 м² (табл. 5). Таким образом было выявлено, что в почвенной толще (0–100 см) перегнойно-карбонатной почвы за 45-летний период воздействия лесной растительности по сравнению с целинной лугово-черноземной в целом увеличилось общее количество обменных оснований Ca⁺² и Mg⁺² в 1.2 раза, сумма солей – в 1.5 раза, содержание общего N и органического C – в 3.2 и 1.7 раза соответственно, но при этом уменьшилось количество подвижных карбонатов в 2.9 раза. За рассматриваемый период средние скорости накопления растворимых солей, общего азота и органического углерода в

Таблица 4. Состав водной вытяжки мерзлотных почв

Горизонт	Глубина, см	Ионы							Сумма солей, %
		HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ⁻²	Ca ⁺²	Mg ⁺²	Na ⁺	K ⁺	
Мерзлотная перегнойно-карбонатная, разрез 1									
AJ	10–20	<u>0.085</u>	<u>0.078</u>	<u>0.168</u>	<u>0.045</u>	<u>0.030</u>	<u>0.054</u>	<u>0.0021</u>	0.463
		1.40	2.25	0.50	2.25	2.50	2.35	0.06	
ABca	26–36	<u>0.085</u>	<u>0.059</u>	<u>0.112</u>	<u>0.024</u>	<u>1.79</u>	<u>0.055</u>	<u>0.0009</u>	2.124
		1.40	1.67	2.34	1.20	1.80	2.39	0.02	
BCA	50–60	<u>0.055</u>	<u>0.069</u>	<u>0.063</u>	<u>0.009</u>	<u>0.014</u>	<u>0.028</u>	<u>0.0003</u>	0.258
		0.90	1.97	1.32	0.45	1.15	1.23	0.01	
BC	75–85	<u>0.037</u>	<u>0.033</u>	<u>0.038</u>	<u>0.009</u>	<u>0.014</u>	<u>0.017</u>	<u>0.0002</u>	0.147
		0.60	0.95	0.78	0.45	1.15	0.73	0.01	
Cca	90–100	<u>0.037</u>	<u>0.009</u>	<u>0.011</u>	<u>0.008</u>	<u>0.006</u>	<u>0.004</u>	<u>0.0001</u>	0.075
		0.60	0.25	0.24	0.40	0.50	0.18	0.005	
Мерзлотная лугово-черноземная, разрез 2									
AUca	10–20	<u>0.226</u>	<u>0.024</u>	<u>0.170</u>	<u>0.021</u>	<u>0.034</u>	<u>0.093</u>	<u>0.0011</u>	0.569
		3.70	0.70	3.54	1.05	2.80	4.06	0.03	
ABca	26–36	<u>0.101</u>	<u>0.024</u>	<u>0.133</u>	<u>0.005</u>	<u>0.019</u>	<u>0.075</u>	<u>0.0003</u>	0.357
		1.65	0.70	2.77	0.25	1.6	3.26	0.01	
BCA	50–60	<u>0.146</u>	<u>0.010</u>	<u>0.021</u>	<u>0.020</u>	<u>0.014</u>	<u>0.022</u>	<u>0.0001</u>	0.234
		2.40	0.30	0.44	1.00	1.15	0.98	0.005	
BCca	75–85	<u>0.110</u>	<u>0.007</u>	<u>0.020</u>	<u>0.017</u>	<u>0.009</u>	<u>0.019</u>	<u>0.0001</u>	0.181
		1.80	0.20	0.41	0.85	0.75	0.81	0.005	
Cca	90–100	<u>0.070</u>	<u>0.009</u>	<u>0.032</u>	<u>0.007</u>	<u>0.007</u>	<u>0.027</u>	<u>0.0002</u>	0.152
		1.15	0.25	0.68	0.35	0.55	1.17	0.006	

Примечание. Содержание: в числителе – %, в знаменателе – мг-экв.

Таблица 5. Изменение свойств мерзлотных почв в процессе залесения

Слой, см	Объемная масса, кг м ⁻³	Сорг, %*	Общий N, %*	Сумма обменных оснований, смоль(экв) кг ⁻¹ почвы	Сумма солей, %	CO ₂ карбонатов, %
Мерзлотная лугово-черноземная, разрез 2						
0–50	1250	<u>1.76</u>	<u>0.07</u>	20.4	<u>0.397</u>	<u>7.4</u>
		11.00	0.44		2.48	46.25
50–100	1290	<u>0.15</u>	<u>0.01</u>	17.1	<u>0.183</u>	<u>6.9</u>
		0.97	0.06		1.18	44.50
0–100	–	<u>0.95</u>	<u>0.04</u>	18.8	<u>0.290</u>	<u>7.1</u>
		11.97	0.50		3.66	90.75
Мерзлотная перегнойно-карбонатная, разрез 1						
0–50	1070	<u>3.15</u>	<u>0.24</u>	36.1	<u>0.701</u>	<u>1.9</u>
		16.85	1.28		3.75	10.16
50–100	1410	<u>0.18</u>	<u>0.02</u>	10.6	<u>0.176</u>	<u>3.0</u>
		1.27	0.14		1.24	21.15
0–100	–	<u>1.66</u>	<u>0.13</u>	23.3	<u>0.438</u>	<u>2.4</u>
		18.12	1.42		4.99	31.31

* В знаменателе приведено содержание, кг м⁻²; “–” – значение не определено.

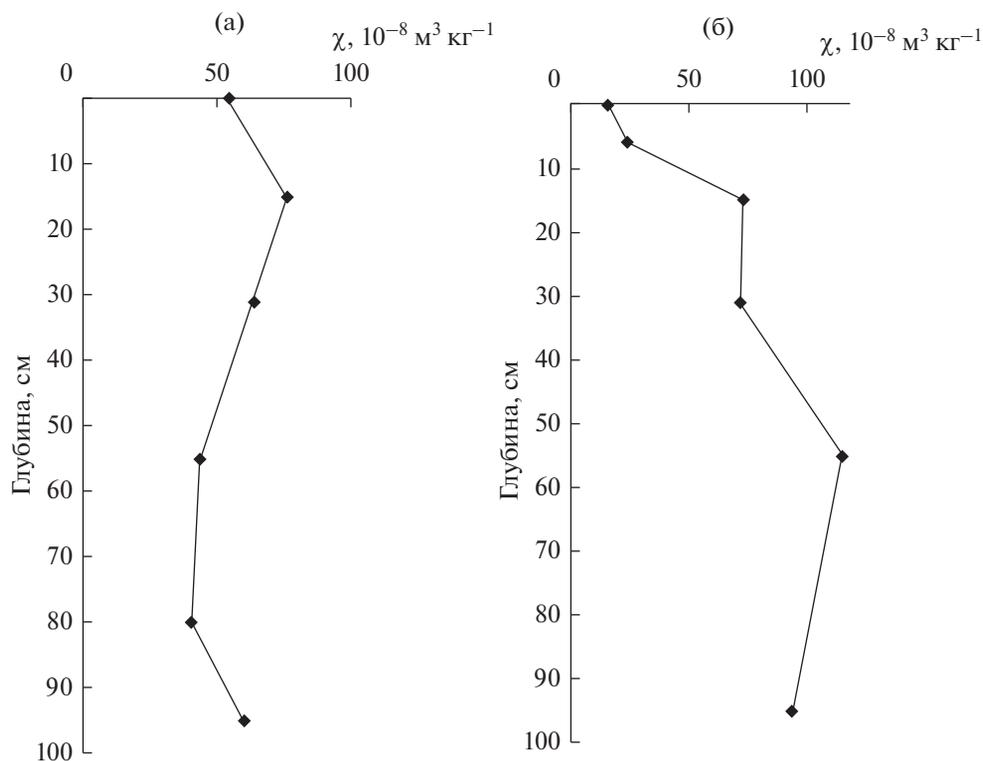


Рис. 3. Магнитные профили исследуемых мерзлотных почв: а – лугово-черноземной, б – перегнойно-карбонатной.

данной почве составили соответственно 29, 20 и 137 г м⁻² год⁻¹, а выщелачивания подвижных карбонатов (в пересчете на CaCO₃) – 3 кг м⁻² год⁻¹. Незначительное накопление легкорастворимых солей в сумме 1.33 кг м⁻² на фоне общего выноса подвижных карбонатов в перегнойно-карбонатной почве по нашему мнению связано с увеличением растворяющей способности данной почвы по сравнению с целинной лугово-черноземной в результате смены водного режима и увеличения ее влажности.

Магнитная восприимчивость является универсальным показателем, отражающим почвенно-генетические и почвенно-экологические особенности конкретных типов почв (Бабанин и др., 1995; Воляницкий, Шоба, 2015). В горизонтах AUca, AVca разреза 2 (рис. 3, А) и гор. AJ, AVca разреза 1 (рис. 3б) изучаемых почв значения УМВ в целом сопоставимы и соответственно равны 76.3 и 73.4, а также 63.9 и 71.7 м³ кг⁻¹. А в верхних органогенных гор. О и ОН разреза 1 значения УМВ закономерно снижаются до 14.8 и 23.0 м³ кг⁻¹. Это указывает на то, что здесь формируется новая относительно “молодая” лесная почва и в целом в почвенном профиле данного разреза идет перестройка магнитного органо-минерального каркаса целинной почвы разреза 2 и прежде всего за счет уменьшения почти в 3 раза содержания подвижных карбонатов CaCO₃ и MgCO₃. Известно,

что кальцит является диамагнетиком с отрицательным значением УМВ, равным $-0.38 \times 10^{-6} \text{ см}^3 \text{ г}^{-1}$ (Бабанин и др., 1995, с. 53). Следовательно, при увеличении содержания CaCO₃ в почве, значение ее УМВ снижается, и, наоборот, при снижении такого величина УМВ возрастает. Поэтому в гор. ВСa, ВС и Сса почвы разреза 1 по сравнению с аналогичными почвы разреза 2 значения УМВ увеличиваются в среднем в 2 раза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате смены лугово-степной растительности на лесную под еловыми насаждениями 45-летнего возраста на мерзлотной лугово-черноземной почве, со следующим строением профиля: Wca–AUca–AVca–BCa–VCSa–Cca в условиях криоаридного климата Центральной Якутии, произошло кардинальное изменение свойств и состава данной почвы и формирование нового типа мерзлотной перегнойно-карбонатной почвы со следующим морфологическим строением: О–ОН–AJ–AVca–BCa–VCSa–Cca и меньшей глубиной сезонного протаивания. В гор. AJ и AVca перегнойно-карбонатной почвы значения рН_{H₂O} понизились соответственно на 1.0 и 0.7 от первоначальных. В почвенной толще (0–100 см) вторичной лесной почвы по сравнению с целинной лугово-степной в целом увеличилось общее количество обменных оснований Ca⁺² и Mg⁺² в 1.2 раза, сум-

ма солей — в 1.5 раза, содержание общего N и органического C — в 3.2 и 1.7 раза соответственно, но при этом уменьшилось количество подвижных карбонатов в 2.9 раза. Средние скорости накопления растворимых солей, общего азота и органического углерода в данной почве составили соответственно 29, 20 и 137 г м⁻² год⁻¹, а выщелачивания CaCO₃ — 3 кг м⁻² год⁻¹. Существенно изменились также и магнитные свойства исследуемых почв, то есть значения объемной и магнитной восприимчивости, а также строение их магнитных профилей. При этом во вновь сформированных органо-генных гор. О и ОН перегнойно-карбонатной почвы средние значения УМВ понизились почти в 3 раза, а в нижних минеральных ВСА, ВС и Сса повысились в 2 раза по сравнению с целинной лугово-черноземной почвой, вследствие выщелачивания подвижных карбонатов из состава данных горизонтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциферова О.А.* Влияние словых насаждений на свойства буроземов Калининградской области // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. 2010. Вып. 7. С. 111–116.
- Ариушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Московского университета, 1970. 487 с.
- Бабанин В.Ф., Трухин В.И., Карпачевский Л.О., Иванов А.В., Морозов В.В.* Магнетизм почв. Ярославль: Ярославский гос. тех. университет, 1995. 223 с.
- Беляев А.Б.* Многолетняя динамика свойств черноземов выщелоченных под разными лесонасаждениями // Почвоведение. 2007. № 8. С. 917–926.
- Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А.* Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М.: “Высшая школа”, 1973. 399 с.
- Ведрова Э.Ф., Мухортова Л.В., Метелева М.К.* Трансформация органического вещества подстилки в лесных культурах // Лесоведение. 2018. № 1. С. 24–36.
- Водяницкий Ю.Н., Шоба С.А.* Магнитная восприимчивость как индикатор загрязнения тяжелыми металлами городских почв (обзор литературы) // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2015. № 1. С. 13–20.
- Воробьева Л.А.* Химический анализ почв. М.: Изд-во Московского университета, 1989. 272 с.
- Дмитриев Е.А.* Математическая статистика в почвоведении. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2009. 328 с.
- Егунова М.Н., Бескоровайна И.Н.* Особенности формирования мезофауны в 40-летних культурах на старопашотной серой почве // Вестник КрасГАУ. 2015. № 6. С. 3–9.
- Еловская Л.Г.* Классификация и диагностика мерзлотных почв Якутии. Якутск: Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1987. 172 с.
- Зонн С.В.* Влияние леса на почву. М.: Наука, 1954. 189 с.
- Исаев А.П.* Естественная и антропогенная динамика листовничных лесов криолитозоны (на примере Якутии): Автореф. дис. д-ра. биол. наук (экология — 03.02.08). Якутск: Изд-во “СМИК-МАСТЕР”, 2011. 51 с.
- Карпачевский Л.О.* Лес и лесные почвы. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 262 с.
- Карпачевский Л.О.* Структура почвенного покрова и разнообразие лесных фитоценозов // Почвоведение. 1996. № 6. С. 722–727.
- Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташнинова Л.Н., Руденко Р.Н.* Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза // Лесоведение. 2007. № 6. С. 107–113.
- Качинский Н.А.* Механический и микроагрегатный состав почвы и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 190 с.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / Сост. Л.В. Кузнецова, В.И. Захарова. Новосибирск: Наука, 2012. 272 с.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “Гео”, 2002. 707 с.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г.* Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва–растительность // Лесоведение. 2010. № 5. С. 45–56.
- Макарычев С.В., Лебедева Л.В.* Формирование гидротермического режима почвы под древесными породами в условиях дендрария // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2016. № 5(139). С. 44–49.
- Макарычев С.В., Лебедева Л.В.* Физические и физико-химические свойства почв разного генезиса (на примере дендрария им. М.А. Лисавенко) // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 8(154). С. 58–62.
- Мошкина Е.В.* Содержание свободных аминокислот в почвах хвойных лесов Карелии // Лесной вестник. 2008. № 4. С. 17–21.
- Петрова А.Е.* Интродукция деревьев и кустарников в ботаническом саду // Интродукционные исследования растений в Якутии: Сб. научн. трудов. Якутск: Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1987. С. 32–46.
- Поздняков Л.К.* Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 298 с.
- Практикум по почвоведению / Под ред. Кауричева И.С. М.: Колос, 1980. 272 с.
- Солодовников А.Н., Рожков В.А.* Исследование влияния древесной породы на почву методом дискриминантного анализа // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2019. Вып. 96. С. 22–46.
- Роде А.А.* Система методов исследования в почвоведении. Новосибирск: Наука, 1971. 92 с.
- Розанов Б.Г.* Морфология почв. М.: Изд-во Московского университета, 1983. 320 с.
- Усков М.Н.* Минеральный состав и геохимические особенности четвертичных отложений Центральной Якутии. Якутск: Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1985. 108 с.
- Уткин А.И.* Леса Республики Саха (Якутия) — феномен таежного пояса Северной Евразии // Хвойные бореальные зоны. 2006. Т. 23. № 3. С. 7–14.
- Чевычелов А.П., Скрыбыкина В.П., Васильева Т.И.* Географо-генетические особенности формирования свойств и состава мерзлотных почв Центральной Якутии // Почвоведение. 2009. № 6. С. 648–657.

- Чугунов Б.В. Леса Якутии и возможность их отражения в Якутском ботаническом саду // Интродукция растений в Центральной Якутии. Отв. ред. Аворин Н.А., М.; Л.: Наука, 1965. С. 45–76.
- Чугунова З.Е. Ассортимент деревьев и кустарников для озеленения населенных пунктов Якутии // Интродукция растений в Центральной Якутии. Отв. ред. Аворин Н.А., М.; Л.: Наука, 1965. С. 5–18.
- Щербаков И.П. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 344 с.
- Bargali K., Manral V., Padalia K., Bargali S.S., Upadhyay V.P. Effect of vegetation type and season on microbial biomass carbon in Central Himalayan forest soils, India // Catena. 2018. V. 171. P. 125–135.
- Binkley D., Giardina C. Why do trees species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. 1998. № 42. P. 89–106.
- Chang X., Jin H., Yu S., He R., Luo D., Lu L., Sun H., Sun G. Influence of vegetation on frozen ground temperatures the forested area in the Da Xing' Anling Mountains, Northeastern China // Shengtai Xuebao. 2011. V. 31. № 18. P. 5138–5147.
- Ganuza A., Almendros G. Organic carbon storage in soils of the Basque country (Spain): the effect of climate, vegetation type and edaphic variables // Biology and Fertility of Soils. 2003. V. 37. № 3. P. 154–162.
- Kourtev P.S., Shrenfeld J.G., Huang W.Z. Effect of exotic plant species on soil properties in hardwood forest of New Jersey // Water, Air & Soil Pollution. 1998. V. 105. № 1–2. P. 493–501.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Tikhonova E.V., Tebenkova D.N., Kasakova A.T., Gornov A.V., Smirnov V.E., Knyazeva S.V., Bakhmet O.N., Kryshen A.M., Shashkov M.P., Ershov V.V. The influence of vegetation on the forest soil properties in the republic of Karelia // Eurasian Soil Science. 2019. V. 52. № 7. P. 793–807.
- Phillips D.H., Firtz Patrick E.A. Biological influence on the morphology and micromorphology of selected podzols (spodosols) and cambisols (inceptisols) from the Eastern United States and North-East Scotland // Geoderma. 1999. V. 90. № 3–4. P. 327–364.
- Raich Ja.W., Tufekciogul A. Vegetation and soil respiration: correlations and controls // Biogeochemistry. 2000. V. 48. № 1. P. 71–90.
- Rech P.B., Oleksyn J., Modrzynski J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Chorover J., Oliver A.C., Cynthia M.H., Tjoelker M.G. Linking litter calcium, earthworms, and soil properties: a common garden test with 14 temperate tree species // Ecology Letters. V. 8. № 8. 2005. P. 811–818.
- Wu H.H., Xu X.K., Duan C.T., Li T.S., Cheng W.G. Effect of vegetation type, wetting intensity, and nitrogen supply on external carbon stimulated heterotrophic respiration and microbial biomass carbon in forest soils // Science China Earth Sciences. 2015. V. 58. № 8. P. 1446–1456.

Changes in Characteristics of Cryogenic Meadow-Chernozem Soils of Central Yakutia under the Influence of Spruce Cultures

A. P. Chevychelov¹, L. P. Gabysheva¹, A. P. Isaev¹, T. S. Korobkova¹, and A. A. Alekseyev^{1, *}

¹Institute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of RAS, Lenina ave., 41, Yakutsk, 677980 Russia

*E-mail: chev.soil@list.ru

A study has been conducted regarding the impact the spruce stands (*Picea obovata* Ledeb.) have on changes in the morphological characteristics, composition and properties of dryogenic meadow-chernozem soil in Central Yakutia, formed in a cryoarid climate, under meadow-steppe vegetation, in the vicinity of Yakutsk city. It was shown that over a 45-year period of exposure, the initial morphological profile of the primary soil, which had the form: Wca–AUca–ABca–BCa–BCca–Cca, has been transformed into the profile of a forest humus-calcareous soil characterized by the following structure: O–OH–AJ–ABca–BCa–BC–Cca. It was noted that a change in the morphological structure of a natural soil has occurred through the formation of horizons of forest litter O and litter-humus OH, as well as a decrease in the thickness of the seasonally thawing layer from 123 to 102 cm and a decrease in the depth of 10% HCl effervescence to 26 cm from the surface identifying the presence of mobile carbonates CaCO₃ and MgCO₃ in the soil. It was also revealed that, in addition to morphology, the composition and properties of humus-calcareous soil changed significantly compared to those of meadow-chernozem soil. So, in the AJ and ABca layers of this soil, the pH values of the water extract decreased by 1.0–0.7, respectively. In the layers of 0–100 cm of the forest soil, as compared to the meadow-steppe, the total amount of exchangeable bases of Ca⁺² and Mg⁺² has increased by 1.2 times, the amount of salts by 1.5 times, the content of total N and organic C by 3.2. and 1.7 times respectively, but the amount of mobile carbonates has decreased by 2.9 times. In addition, there have been changes in the structure of the magnetic and salt profiles of the studied soils, their degree and chemistry of salinization, as well as the type of water regime from cryogenic-exudative to cryogenic periodically-percolative in connection depending on the change of vegetation growing on these soils.

Keywords: cryolithozone, spruce stands, cryogenic soils properties and composition transformation.

Acknowledgements: The paper has been produced within the framework of the State Contract from the Ministry of Science and Education of the Russian Federation (theme No. 0297-2021-0027, reg. No. AAAA-A21-121012190033-5).

REFERENCES

- Antsiferova O.A., Vliyanie elovykh nasazhdenii na svoystva burozemov Kaliningradskoi oblasti (The impact of spruce plantations on burozem in the Kaliningrad region), *Vestnik Rossiiskogo gosudarstvennogo universiteta im. I. Kanta*, 2010, Vol. 7, pp. 111–116.
- Arinushkina E.V., *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv* (Handbook on chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1970, 487 p.
- Babanin V.F., Trukhin V.I., Karpachevskii L.O., Ivanov A.V., Morozov V.V., *Magnetizm pochv* (Soil magnetism), Yaroslavl: Yaroslavskii gos. tekhn. universitet, 1995, 223 p.
- Bargali K., Manral V., Padalia K., Bargali S.S., Upadhyay V.P., Effect of vegetation type and season on microbial biomass carbon in Central Himalayan forest soils, India, *Catena*, 2018, Vol. 171, pp. 125–135.
- Belyaev A.B., Mnogoletnyaya dinamika svoystv chernozemov vyshchelochennykh pod raznymi lesonasazhdeniyami (Long-term dynamics of the properties of leached chernozems under different forest plantations), *Pochvovedenie*, 2007, No. 8, pp. 917–926.
- Binkley D., Giardina C., Why do trees species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions, *Biogeochemistry*, 1998, No. 42, pp. 89–106.
- Chang X., Jin H., Yu S., He R., Luo D., Lu L., Sun H., Sun G., Influence of vegetation on frozen ground temperatures the forested area in the Da Xing' Anling Mountains, Northeastern China, *Shengtai Xuebao*, 2011, Vol. 31, No. 18, pp. 5138–5147.
- Chevychelov A.P., Skrybykina V.P., Vasil'eva T.I., Geographic and genetic specificity of permafrost-affected soils in Central Yakutia, *Eurasian Soil Science*, 2009, Vol. 42, No. 6, pp. 600–608.
- Chugunov B.V., Lesa Yakutii i vozmozhnost' ikh otrazheniya v Yakutskom botanicheskom sadu (Forests of Yakutia and the possibility of their reflection in the Yakutsk Botanical Garden), In: *Introduktsiya rastenii v Tsentral'noi Yakutii (Plants Introduction in Central Yakutia)* Moscow, Leningrad: Nauka, 1965, pp. 45–76.
- Chugunova Z.E., Assortiment derev'ev i kustarnikov dlya ozeleneniya naselennykh punktov Yakutii (Assortment of trees and shrubs for landscaping settlements in Yakutia), In: *Introduktsiya rastenii v Tsentral'noi Yakutii (Plants introduction in Central Yakutia)*, Moscow, Leningrad: Nauka, 1965, pp. 5–18.
- Dmitriev E.A., *Matematicheskaya statistika v pochvovedenii* (Mathematical statistics in soil science), Moscow: Knizhnyi dom "LIBROKOM", 2009, 328 p.
- Egunova M.N., Beskorovainaya I.N., Osobennosti formirovaniya mezofauny v 40-letnikh kul'turakh na staropakhotnoi seroi pochve (The peculiarities of mesofauna formation in 40-year-old forest cultures on the old-arable grey soil), *Vestnik KrasGAU*, 2015, No. 6, pp. 3–9.
- Elovskaya L.G., *Klassifikatsiya i diagnostika merzlotnykh pochv Yakutii* (Classification and diagnostics of permafrost soils in Yakutia), Yakutsk: Izd-vo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1987, 172 p.
- Ganuja A., Almendros G., Organic carbon storage in soils of the Basque country (Spain): the effect of climate, vegetation type and edaphic variables, *Biology and Fertility of Soils*, 2003, Vol. 37, No. 3, pp. 154–162.
- Isaev A.P., *Estestvennaya i antropogennaya dinamika listvennichnykh lesov kriolitozony (na primere Yakutii)*. Avtoref. diss. *d-ra. biol. nauk* (Natural and anthropogenic dynamics of larch forests in the permafrost zone (on the example of Yakutia). Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Yakutsk: Izd-vo "SMIK-MASTER", 2011, 51 p.
- Kachinskii N.A., *Mekhanicheskii i mikroagregatnyi sostav pochvy i metody ego izucheniya* (Mechanical and micro-aggregate composition of the soil and methods of its study), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1958, 190 p.
- Karpachevskii L.O., *Les i lesnye pochvy* (Forest and forest soils), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1981, 261 p.
- Karpachevskii L.O., Struktura pochvennogo pokrova i raznoobrazie lesnykh fitotsenozov (The soil cover structure and diversity of forest phytocoenoses), *Pochvovedenie*, 1996, No. 6, pp. 722–727.
- Karpachevskii L.O., Zubkova T.A., Tashninova L.N., Rudenko R.N., Pochvennyi pokrov i partsellyarnaya struktura lesnogo biogeotsenoza (The soil cover and parcel structure of a forest biogeocenosis), *Lesovedenie*, 2007, No. 6, pp. 107–113.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Konspekt flory Yakutii: Sosudistye rasteniya* (Yakutia flora conspectus: Vascular plants), Novosibirsk: Nauka, 2012, 272 p.
- Koropachinskii I.Y., Vstovskaya T.N., *Drevesnye rasteniya Aziatskoi Rossii* (Woody plants of Asian Russia), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2002, 707 p.
- Kourtev P.S., Shrenfeld J.G., Huang W.Z., Effect of exotic plant species on soil properties in hardwood forest of New Jersey, *Water, Air & Soil Pollution*, 1998, Vol. 105, No. 1–2, pp. 493–501.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Forest soil fertility: the base of relationships between soil and vegetation, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 725–733.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Tikhonova E.V., Tebenkova D.N., Kasakova A.T., Gornov A.V., Smirnov V.E., Knyazeva S.V., Bakhmet O.N., Kryshen A.M., Shashkov M.P., Ershov V.V., The influence of vegetation on the forest soil properties in the republic of Karelia, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, No. 7, pp. 793–807.
- Makarychev S.V., Lebedeva L.V., Formirovanie gidrotermicheskogo rezhima pochvy pod drevesnymi porodami v usloviyakh dendrariya (The formation of soil hydrothermal regime under tree species under the arboretum conditions), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2016, No. 5 (139), pp. 44–49.
- Makarychev S.V., Lebedeva L.V., Formirovanie gidrotermicheskogo rezhima pochvy pod drevesnymi porodami v usloviyakh dendrariya (The formation of soil hydrothermal regime under tree species under the arboretum conditions), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2016, No. 5 (139), pp. 44–49.
- Moshkina E.V., Soderzhanie svobodnykh aminokislot v pochvakh khvoinykh lesov Karelii (The contents of free amino acid in ground coniferous wood Karelya), *Lesnoi vestnik*, 2008, No. 4, pp. 17–21.
- Petrova A.E., Introduktsiya derev'ev i kustarnikov v botanicheskom sadu (The introduction of trees and shrubs in the

- botanical garden), In: *Introduktsionnye issledovaniya rastenii v Yakutii* (Plants introduction research in Yakutia), Yakutsk: Izd-vo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1987, pp. 32–46.
- Phillips D.H., Firtz Patrick E.A., Biological influence on the morphology and micromorphology of selected podzols (spodosols) and cambisols (inceptisols) from the Eastern United States and North-East Scotland, *Geoderma*, 1999, Vol. 90, No. 3-4, pp. 327–364.
- Pozdnyakov L.K., *Dauruskaya listvennitsa* (Dahurian larch), Moscow: Nauka, 1975, 310 p.
- Praktikum po pochvovedeniyu*, (Laboratory course of soil science), Moscow: Kolos, 1980, 272 p.
- Raich Ja.W., Tufekciogul A., Vegetation and soil respiration: correlations and controls, *Biogeochemistry*, 2000, Vol. 48, No. 1, pp. 71–90.
- Rech P.B., Oleksyn J., Modrzynski J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Chorover J., Oliver A.C., Cynthia M.H., Tjoelker M.G., Linking litter calcium, earthworms, and soil properties: a common garden test with 14 temperate tree species, *Ecology Letters*, 2005, Vol. 8, No. 8, pp. 811–818.
- Rode A.A., *Sistema metodov issledovaniya v pochvovedenii* (System of research methods in soil science), Novosibirsk: Nauka, 1971, 92 p.
- Rožanov B.G., *Morfologiya pochv* (Soils morphology), Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1983, 320 p.
- Shcherbakov I.P., *Lesnoi pokrov severo-vostoka SSSR* (Forest cover of North-East of USSR), Novosibirsk: Nauka, 1975, 343 p.
- Solodovnikov A.N., Rozhkov V.A., Issledovanie vliyaniya drevesnoi porody na pochvu metodom diskriminatnogo analiza (Study of the tree species effect on the soil by means of discriminant analysis), *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V.V. Dokuchaeva*, 2019, Vol. 96, pp. 22–46.
- Uskov M.N., *Mineral'nyi sostav i geokhimicheskie osobennosti chetvertichnykh otlozhenii Tsentral'noi Yakutii* (Mineral composition and geochemical features of Quaternary deposits of Central Yakutia), Yakutsk: Izd-vo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1985, 108 p.
- Utkin A.I., Lesa Respubliki Sakha (Yakutiya) – fenomen taezhnogo poyasa Severnoi Evrazii (Forests of the Republic of Sakha (Yakutia) – a phenomenon of the taiga belt of Northern Eurasia), *Khvoynye boreal'nye zony*, 2006, Vol. 23, No. 3, pp. 7–14.
- Vadyunina A.F., Korchagina Z.A., *Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv i gruntov* (Methods of studying the physical properties of soils), Moscow: Vysshaya shkola, 1973, 315 p.
- Vedrova E.F., Mukhortova L.V., Meteleva M.K., Transformatsiya organicheskogo veshchestva podstilki v lesnykh kul'turakh (Transformation of organic matter of litter in forest plantations), *Lesovedenie*, 2018, pp. 24–36.
- Vodyanitsky Y.N., Shoba S.A., Magnetic susceptibility as an indicator of heavy metal contamination of urban soils, *Moscow University Soil Science Bulletin*, 2015, Vol. 70, No. 1, pp. 10–16.
- Vorob'eva L.A., *Khimicheskii analiz pochv* (Chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1989, 272 p.
- Wu H.H., Xu X.K., Duan C.T., Li T.S., Cheng W.G., Effect of vegetation type, wetting intensity, and nitrogen supply on external carbon stimulated heterotrophic respiration and microbial biomass carbon in forest soils, *Science China Earth Sciences*, 2015, Vol. 58, No. 8, pp. 1446–1456.
- Zonn S.V., *Vliyanie lesa na pochvu* (The forest influence on soil), Moscow: Nauka, 1954, 189 p.

УДК 630*114.6+630.16

ВЛИЯНИЕ ОПИЛОЧНО-ПОЧВЕННЫХ СУБСТРАТОВ НА РОСТ САЖЕНЦЕВ СОСНЫ И ЕЛИ В ЛЕСОПИТОМНИКЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ХОЗЯЙСТВА “ПОГОРЕЛЬСКИЙ БОР”¹

© 2021 г. Г. И. Антонов^а, *, А. П. Барченков^а, Н. В. Пашенова^а,
О. Э. Кондакова^а, И. Д. Гродницкая^а

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Федеральный исследовательский центр
“Красноярский научный центр СО РАН”, Академгородок 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: egoan@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.10.2019 г.

После доработки 29.12.2019 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Сравнивается эффективность применения в почве лесопитомника двух видов опилочно-почвенных субстратов под культурами сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* L.) – опилочно-почвенного субстрата (ОПС) и опилочно-почвенного субстрата с добавлением микопродукта (ОПСМ). Отмечено воздействие микопродукта в опилочно-почвенной смеси на показатели микробиологической и энзиматической активности почвы, содержание азотистых веществ в хвое и морфометрические характеристики саженцев сосны и ели. Применение обоих видов опилочно-почвенных субстратов (ОПС и ОПСМ) значительно сказалось на увеличении общего и белкового азота в хвое саженцев по сравнению с контролем. Вместе с тем, использование ОПСМ оптимизировало процессы трансформации опилочной массы: увеличилась биомасса микроорганизмов, снизилась интенсивность дыхания, к середине вегетационного периода повысился целлюлозоразлагающий потенциал, усилилась активность ферментов окислительно-восстановительной группы, что в дальнейшем нашло свой отклик в минерализации органического вещества. Содержание общего азота в саженцах, удобренных ОПСМ, возросло с 17.3 до 46.1 мг г⁻¹ абсолютно сухого вещества (а. с. в.) в хвое сосны и с 21.7 до 52.6 мг г⁻¹ а. с. в. в хвое ели соответственно. При этом содержание белкового азота в хвое после применения микопродукта повысилось до 91.8% у сосны и до 89.8% у ели. Приросты верхушечной почки главного побега саженцев, а также их высота оказались достоверно выше на участках с ОПСМ.

Ключевые слова: лесопитомник, сосна обыкновенная, ель сибирская, опилочно-почвенный субстрат, микопродукт, микробная и ферментативная активность, дереворазрушающие базидиомицеты, минерализация.

DOI: 10.31857/S0024114821030025

Проблема рециклинга отходов в лесном хозяйстве Красноярского края стоит достаточно остро. В связи с возросшим объемом лесозаготовок увеличиваются и запасы трудноразлагаемого растительного сырья. Мелкие сыпучие отходы лесозаготовок и лесопиления пока еще не нашли широкого применения, но уже имеют перспективные направления использования в виде удобрений, пеллет, питательных субстратов, биопрепаратов, всевозможных биологически активных экстрактов (Рабинович Г., 1999; Беседина и др., 2002; Рабинович М., 2002; Ленскинова, 2003; Беловежец и др., 2010; Ларченко, 2013; Кротова и др., 2017; Igbokwe et al., 2015). Вместе с тем, опилки используют-

ся не более чем на 30% от общего объема. Наибольшая их часть вывозится на полигоны ТБО для перегнивания, либо сжигается в отвалах (Степень, Репях, 2001; Дитрих и др., 2010; Медведев и др., 2010). Коллективом лаборатории микробиологии и экологической биотехнологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН в ходе экспериментов по утилизации древесно-опилочной массы разработаны варианты композиций удобрений на основе опилочно-почвенной смеси, содержащих микродозы различных азотных удобрений (Антонов и др., 2017, 2018).

Помимо этого, в мелкоделяночных опытах ранее было показано положительное влияние сосновых опилок, частично делигнифицированных грибом *Trametes versicolor* (L.) Lloyd (микопродукт), на морфометрические параметры сеянцев

¹ Работа выполнена в рамках базового проекта № 0287-2021-0011.

Таблица 1. Характеристика почвы экспериментального хозяйства “Погорельский бор”

Горизонт, глубина, см	Гумус, %	C _{орг.} *	рН	N _{Вал.} **	N _{ЛГ} **	N _{ТГ} **	N _{НГ} **	C : N	Подвижные, мг 100 г ⁻¹	
									мг 100 г ⁻¹	
AU – 5–15	7.54	4.37	5.66	76.4	$\frac{9.4}{12.4}$	$\frac{2.8}{3.6}$	$\frac{64.2}{84.0}$	57	2.54	81.08
AU – 20–30	5.26	3.05	5.85	73.9	$\frac{5.6}{7.5}$	0	$\frac{68.3}{92.5}$	41	1.23	72.03
AEL – 35–45	0.69	0.40	5.91	66.3	$\frac{2.2}{3.3}$	$\frac{0.5}{0.8}$	$\frac{63.6}{95.8}$	6	0.51	60.04
BEL – 50–60	0.13	0.07	6.00	70.4	$\frac{1.9}{2.7}$	$\frac{0.4}{0.6}$	$\frac{68.1}{96.6}$	1	0.44	58.84

* C_{орг.} – содержание углерода органического вещества, %.

** N_{Вал.} – содержание валового азота, N_{ЛГ}, N_{ТГ}, N_{НГ} – содержание легкогидролизуемого, трудногидролизуемого и негидролизуемого азота: в числители – мг 100 г⁻¹, в знаменателе – доля в %

хвойных, сохранность микробов-антагонистов, биогенность почвы (ферментативную активность, микробную биомассу, общую микробную численность) в условиях лесопитомников. Показано, что в микопродукте, полученном путем лабораторного культивирования мицелия гриба *T. versicolor* на сосновых опилках “в тонком слое” в течение 2 мес., помимо частичной минерализации древесины (потери веса достигали 28%) происходила заметная модификация структуры полисахаридной и ароматической составляющих древесины (Пашенова и др., 2009). Данные изменения способствовали быстрой утилизации микопродукта почвенными микроорганизмами, что обусловило дополнительное поступление в почву углерода. Для лучшего роста растений также необходимо увеличить поступление азота в почву. Выполненные ранее исследования указали на необходимость сочетания микопродукта с азотными удобрениями для стимулирования роста и развития семян хвойных (Ульянова и др., 2007; Кондакова, 2019). В связи с этим представлялось целесообразным исследовать сочетание опилочно-почвенного субстрата с добавлением микродоз азотных удобрений (ОПС) и микопродукта (ОПСМ).

Цель настоящего исследования – оценить эффективность применения различных вариантов композиций азотных удобрений в сочетании с микопродуктом (ОПСМ) и без него (ОПС) на состоянии саженцев сосны обыкновенной и ели сибирской, а также почвенных микробоценозов под ними на опытных лесных участках.

Реализация поставленной цели исследования позволит оценить и спрогнозировать улучшение ростовых показателей культур сосны и ели при применении композиций ОПС и ОПСМ в каче-

стве удобрений на истощенных и деградированных почвах лесных питомников.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Работа выполнялась на территории опытного экспериментального хозяйства “Погорельский бор” Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН в условиях островной Красноярской лесостепи. В 2014 г. были заложены экспериментальные участки с саженцами хвойных для наблюдений за их ростом и развитием при внесении композиций удобрений принципиально нового типа, созданных на основе отходов лесохозяйственной деятельности (опилок) с добавлением оригинальных субстратов. Почва на экспериментальных участках темно-серая слабоподзоленная оглееная тяжелосуглинистая на древнеаллювиальных отложениях, достаточно хорошо обеспечена гумусом и элементами минерального питания (табл. 1). Более подробно характеристика почвы и описание саженцев хвойных приведены в нашей работе (Антонов и др., 2018).

Использованные в работе варианты ОПС с наиболее эффективными композициями азотных удобрений были отобраны по предыдущим результатам эксперимента на основе достоверного положительного воздействия на микробиологические и биохимические показатели почвы и содержание азотистых веществ в хвое саженцев сосны обыкновенной и ели сибирской (Антонов и др., 2018). Они были представлены ОПС с добавлением диаммофоски, аммонийной селитры, сульфата аммония и мочевины. Опытная партия микопродукта была наработана в лабораторных условиях посредством твердофазного культивирования мицелия базидиального гриба *Trametes versicolor* (L.) Lloyd на сосновых опилках (Антонов и др., 2019). Чистая культура гриба была изолирована из пло-

Таблица 2. Схема полевого эксперимента по тестированию опилочно-почвенных субстратов в лесопитомнике “Погорельский бор”

Композиции удобрений без микопродукта (ОПС*)		Композиции удобрений с добавлением микопродукта (ОПСМ**)	
СОСНА	ЕЛЬ	СОСНА	ЕЛЬ
Контроль: Опилки + почва		Контроль: Опилки + почва + Микопродукт	
Диаммофоска		Диаммофоска + Микопродукт	
Аммонийная селитра		Аммонийная селитра + Микопродукт	
Сульфат аммония		Сульфат аммония + Микопродукт	
Мочевина		Мочевина + Микопродукт	

* ОПС – опилочно-почвенный субстрат с микродозами азотных удобрений.

** ОПСМ – опилочно-почвенный субстрат с микродозами азотных удобрений + микопродукт.

дового тела в 1991 г. и поддерживалась в рабочей коллекции Института леса на сусло-агаре. Молекулярно-генетическая проверка корректности идентификации и чистоты культуры была выполнена в г. Новосибирске в 2017 г. специалистами ЦКП “Геномика” СО РАН.

В соответствии с поставленной целью выполнялись следующие задачи: определение скорости разложения опилок в ОПС, внесенных под саженцы хвойных; оценка производительного потенциала почвы по основным интегральным показателям ее биологической активности (целлюлозоразлагающая способность, содержание микробной биомассы, интенсивность базального дыхания, энзимологическая активность, определение коэффициента гумификации); проведение сравнительного анализа содержания азотистых элементов питания в хвое саженцев сосны (*Pinus sylvestris* Ledeb) и ели (*Picea obovate* Ledeb) на участках с применением разных композиций ОПС и ОПСМ, и оценка их влияния на морфометрические характеристики саженцев сосны и ели на экспериментальных участках. ОПС с разными азотными удобрениями компостировали экстенсивным способом на территории экспериментального хозяйства в течение летнего вегетационного периода 2017 г. Осенью компосты с добавкой микопродукта (5% по сырому весу) были внесены в почву на участках с посадками 4-летних саженцев сосны и ели. ОПСМ в количестве 25 кг (по сырому весу) распределяли на поверхности почвы по площади 9 м². Ранее в почву вносили 5 вариантов ОПС после компостирования с азотными удобрениями, а затем те же 5 вариантов ОПС с добавлением микопродукта (ОПСМ) (табл. 2). Породы хвойных на каждом участке представлены тремя повторностями.

Для определения микробиологических свойств почвы для всех вариантов композиций производили точечный отбор почвенных образцов с глубины 0–10 см. Отбор проб был приурочен к фенофазам развития сосны обыкновенной и ели сибирской в исследуемом регионе и осуществлялся три раза за весь вегетационный период: в период

роста побегов (18 мая), в период разворачивания хвои и начала закладки верхушечной почки центрального побега (13 июля), а также в начале формирования верхушечных почек (10 сентября). Далее готовили смешанный образец из 3 полевых повторностей (из-под каждого саженца), который высушивали и перерабатывали до пылевого состояния. Для микробиологических анализов использовали свежие образцы почвы. В момент взятия образцов на каждом участке измеряли температуру воздуха и почвы с использованием портативного термометра “Hanna Checktemp 1”. В лабораторных условиях традиционными методами определяли влажность почвы и значения рН в водной вытяжке в течение 1 ч (1 : 10) при помощи портативного потенциометра “Аквилон-410”. С использованием фотоэлектроколориметра КФК-3 методами Л.А. Карягиной и Н.А. Михайловой определяли активность ферментов окислительно-восстановительной группы (пероксидазы, полифенолоксидазы), с предварительным получасовым компостированием при температуре 30°C. Активность пероксидазы и полифенолоксидазы выражали в мг 1,4-бензохинона 1 г⁻¹ почвы за 30 мин. По соотношению активности полифенолоксидазы и пероксидазы высчитывали коэффициент гумификации, позволяющий судить об интенсивности процесса минерализации гумуса (Методы исследования ..., 2003; Хазиев, 2005; Sinsabaugh, 2010). Целлюлозоразлагающую способность почвы оценивали с помощью аппликационного и весового методов Е.Н. Мишустина и А.Н. Петровой (Методы почвенной ..., 1991).

Респираторную активность – микробную биомассу ($C_{\text{мик}}$), базальное дыхание (БД), микробный респираторный коэффициент ($q\text{CO}_2$) почвенных микробценозов определяли методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), согласно (Методы почвенной ..., 1991; Anderson, Domsch, 1978, 1990; Sparling, 1995).

СИД почвы оценивали по скорости начально-го максимального дыхания микроорганизмов после добавления в почву глюкозо-минеральной

смеси (ГМС, мг мл⁻¹: глюкоза (200); K₂HPO₄ (20); (NH₄)₂SO₄ (20) (Методы почвенной ..., 1991). В стеклянные флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы и добавляли 0.1 мл ГМС. Конечная концентрация глюкозы в почве — 10 мг г⁻¹. Флаконы герметично закрывали пробками, фиксировали время и инкубировали при 25°C. Спустя 3 ч после закрытия флакона, регистрировали СИД: пробу воздуха из флакона (1 мл) отбирали шприцем и вводили в газовый хроматограф Agilent Technologies 6890 N Network GC (USA). Скорость СИД выражали в мкг С—СО₂ г⁻¹ ч⁻¹ (Anderson, Domsch, 1978). Углерод микробной биомассы (С_{мик} = МБ) почвенного образца определяли согласно (Sparling, 1995), путем пересчета скорости СИД по формуле: С_{мик} (мкг С г⁻¹ почвы) = 50.4 × СИД (мкг С—СО₂ г⁻¹ ч⁻¹). БД (фоновое) измеряли по скорости выделения СО₂ почвой за 24 ч ее инкубации при 25°C. Скорость продуцирования СО₂ определяли хроматографически, как описано для определения СИД, только вместо внесения раствора ГМС в почву вносили воду. Скорость базального дыхания выражали в мкг С—СО₂ г⁻¹ ч⁻¹. По соотношению БД и МБ рассчитывали микробный метаболический (дыхательный) коэффициент q_{CO_2} (БД : МБ) (Anderson, Domsch, 1990; Ананьева, 2003). Для определения общего азота в хвое сосны и ели применяли метод озоления в серной кислоте с последующим колориметрированием на фотоэлектроколориметре КФК-3 с реактивом Несслера при 440 нм и с использованием осаждения гидратом окиси меди для белкового азота. Полученные результаты выражали количественно в мг г⁻¹ абсолютно сухого вещества (а. с. в.) (Гирс, Прокушкин, 1977; Прокушкин, 1982). Чтобы определить зависимость некоторых показателей биологической активности почвы от абиотических факторов (температура, влажность, рН), установить достоверность различий и показать долю влияния инновационной смеси удобрений на показатели биологической активности почвы участков и ростовые показатели саженцев хвойных, проводили статистический анализ полученных данных параметрическими методами описательной статистики, дисперсионного и корреляционно-регрессионного анализов с использованием MS Excel и StatSoft Statistica 2010. Все анализы проведены в трехкратной повторности ($n = 3$). Планки погрешностей характеризуют ошибку среднего при доверительном интервале $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку гидротермические условия и кислотность почвы имеют большое значение для жизнедеятельности почвенной биоты и роста растений, данные факторы были учтены в экспе-

рименте. На экспериментальных участках без микопродукта температура почвы (0–10 см) под саженцами сосны и ели колебалась от 2.2°C в мае и до 22.3°C в июле, а на участках с применением микопродукта от 2.3°C в мае до 23.1°C в июле. То есть температурные условия в вариантах ОПС и ОПСМ не имели значительных различий и соответствовали благоприятным условиям для высвобождения элементов минерального питания для саженцев сосны и ели. Влажность почвы на участках ОПС варьировала от 26.5 до 40.7%. Участки ОПСМ характеризовались более засушливыми условиями в верхнем плодородном слое 0–10 см как под саженцами сосны, так и ели. Влажность там составляла от 17.2 до 27.6%, причем к середине периода вегетации снижалась до 13.4%, в частности в варианте К + М. Также после применения микопродукта прослеживалась тенденция увеличения рН почвы в щелочную сторону на участках под саженцами сосны с 6.9 до 7.5 и с 6.7 до 7.4 под саженцами ели, что наиболее отчетливо проявлялась к концу вегетационного периода.

Значения МБ в ризосфере саженцев хвойных (0–10 см) в вариантах ОПСМ в среднем за вегетационный сезон были выше, чем в вариантах ОПС: под сосной в 1.8, под елью — в 1.2 раза, в то время как интенсивность БД наоборот была снижена (в 1.2 раза). На протяжении вегетации отмечали, что в вариантах ОПС в ризосфере ели формировалось больше МБ, чем под сосной (в 1.5 раза), в вариантах ОПСМ содержание МБ было высоким под обеими культурами и различалось незначительно (рис. 1). Наибольшие значения МБ отмечали в июле во всех вариантах опыта, в среднем в ОПС под сосной формировалось 222, под елью — 367 мкг С г⁻¹ почвы, а в ОПСМ под сосной 342, под елью — 351 мкг С г⁻¹ почвы. Двухфакторный анализ показал, что добавление микопродукта к ОПС вызывало достоверное увеличение биомассы микроорганизмов в ризосфере саженцев в течение всего вегетационного сезона: так, рассчитанная сила влияния этого фактора (применение микопродукта) возросла с 49.8 в мае до 94.2% в сентябре. Микродозы композиций удобрений также влияли на накопление МБ под саженцами. Наибольшие значения МБ в ОПСМ под сосной регистрировали в вариантах с диаммофоской и мочевиной, а под елью — с аммонийной селитрой, сульфатом аммония и мочевиной. В ОПС — под сосной в вариантах с диаммофоской, аммонийной селитрой и мочевиной, под елью — сульфатом аммония, диаммофоской и мочевиной. На интенсивность БД в вариантах ОПС повлияли микродозы аммонийной селитры и мочевины, особенно в середине летнего периода, когда интенсивность дыхания доходила до 15–19 мкг С—СО₂ г⁻¹ ч⁻¹ под сосной и до 16–29 мкг С—СО₂ г⁻¹ ч⁻¹ под елью (рис. 1).

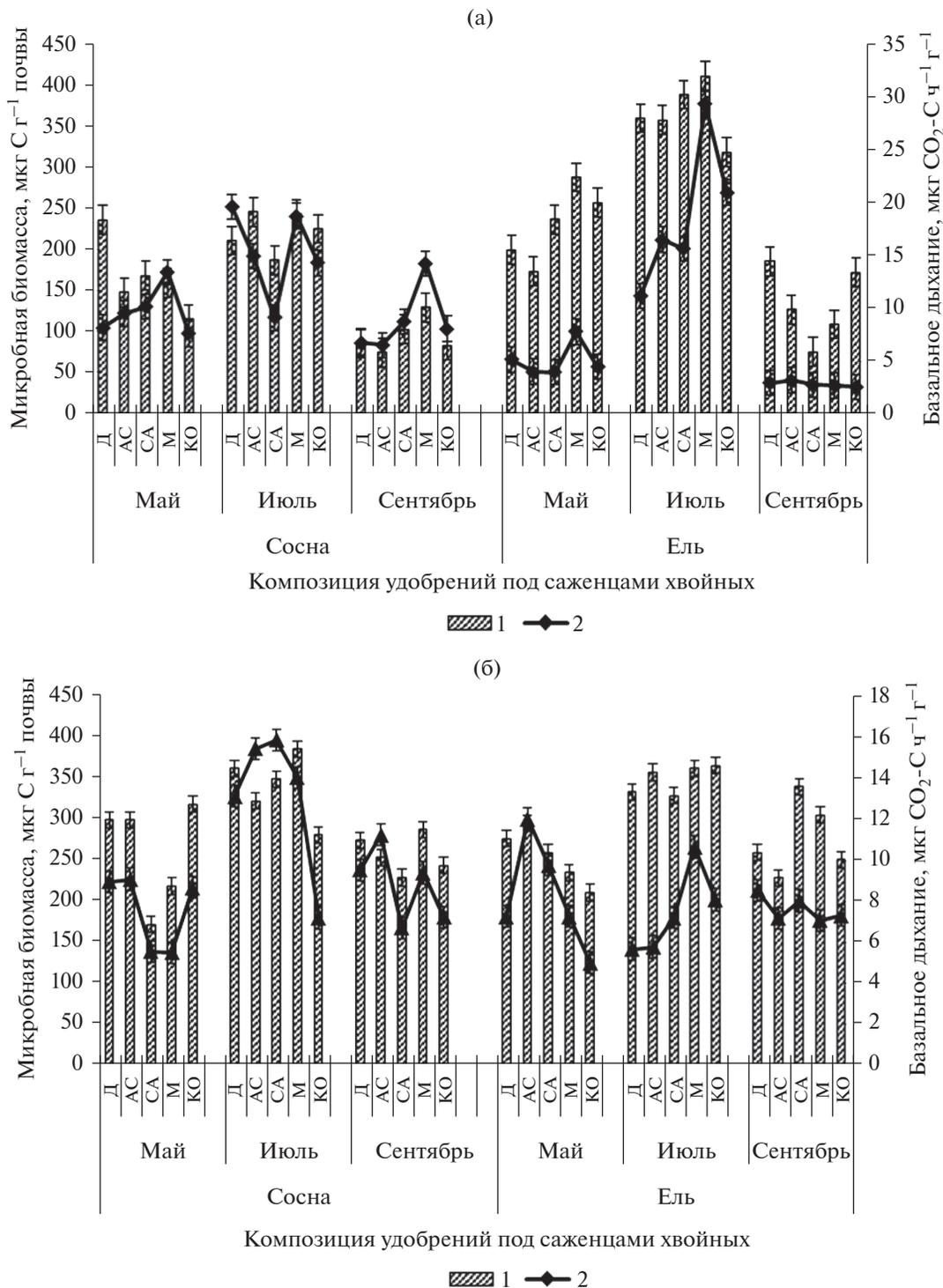


Рис. 1. Содержание микробной биомассы (1) и интенсивность базального дыхания (2) под саженцами хвойных на ОПС (а) и ОПСМ (б) Д – диаммофоска, АС – аммонийная селитра, СА – сульфат аммония, М – мочевины, КО – контроль.

Исследованиями О.А. Ульяновой (2002) также показано, что применение коры хвойных в биокомпостах с минеральными удобрениями усиливало продуцирование CO_2 в 1.3–1.4 раза. В результате корреляционно-регрессионного анализа выяв-

лена зависимость биомассы микроорганизмов от температуры, как под саженцами сосны ($R = 0.44$), так и ели ($R = 0.67$).

Подобным же образом микродуодукт повлиял на показатели удельного почвенного дыхания

(qCO_2). Значения коэффициента удельного микробного дыхания изменялись в зависимости от времени вегетации и породы саженцев. В вариантах ОПС в среднем за сезон под сосной значение qCO_2 составило 74, а под елью – 32 мг С мкг⁻¹ С–CO₂ ч⁻¹, в вариантах ОПСМ – под сосной 34, а под елью 27 мг С мкг⁻¹ С–CO₂ ч⁻¹, что в 2.2 и 1.2 раза меньше. Уменьшение интенсивности удельного почвенного дыхания свидетельствует о более благоприятных экофизиологических условиях для почвенного микробоценоза при добавлении в почву микопродукта. Использование двухфакторного дисперсионного анализа также показало большее влияние сезона и времени отбора образцов на почвенное дыхание, как при применении ОПС, так и ОПСМ. Так, в вариантах ОПСМ под елью сила влияния микопродукта достигает к концу вегетации 97%. Под саженцами сосны наиболее сильное влияние на почвенное дыхание оказывали ранее выбранные микродозы удобрительных композиций, особенно увеличивает микробное дыхание, также, как и МБ, мочевины. Доля влияния фактора времени (месяца) вегетации также высока: в вариантах ОПС 77% под сосной и 86% под елью, при применении ОПСМ – 47% под сосной и елью 64%. При этом уровень значимости так же не превышал 0.05. Корреляционно-регрессионный анализ показал зависимость удельного дыхания от температуры под саженцами сосны ($R = 0.50$). Под саженцами ели такая зависимость была незначимой.

О скорости разложения растительных остатков и древесины в почве можно судить по показателю активности целлюлозоразрушения (Latter et al., 1988; Казеев и др., 2004). В образцах почвы в вариантах ОПСМ под сосной скорость разложения целлюлозы была выше в 2–3 раза, чем на опытных участках с микродозами минеральных удобрений. Причем целлюлозоразлагающая способность почвы под сосной повышалась в середине сезона (от 26% на контрольном участке до 50% на участке ОПСМ с сульфатом аммония), а под елью оставалась высокой до конца вегетационного периода (сентябрь) – 45–50% (рис. 2).

Использование однофакторного дисперсионного анализа выявило недостоверность различий между разными видами применяемых микродоз композиций удобрений. Более чем на 50% различия возникают из-за случайных факторов. Так, например, в середине вегетационного периода различия были недостоверны при уровне значимости 0.07, что немного превышает допустимый уровень значимости для биологических исследований. Двухфакторный дисперсионный анализ выявил, что варианты микродоз композиций удобрений достоверно влияют на целлюлозоразлагающую способность как под саженцами сосны, так и под саженцами ели. В мае и июле на целлюло-

лозоразлагающую способность почвы больше влияли культуры с их месторасположением в питомнике, но в сентябре заметное влияние начинают оказывать выбранные микродозы ОПС. Сила влияния субстратов с микопродуктом на целлюлозоразлагающую способность почвы в разное время вегетации составляет от 26.4 до 49.5% под сосной, и от 23.3 до 76% под елью, при этом различия между применяемыми субстратами под елью достоверны только в конце вегетационного периода. Согласно двухфакторному дисперсионному анализу в мае и июле выбранные субстраты более влияли на целлюлозоразложение, чем место произрастания саженцев в питомнике при уровне значимости 0.013, что не превышает допустимый показатель для биологических исследований. Выявлено, что воздействие микопродукта на целлюлозоразлагающий потенциал почвы под саженцами сосны проявляется только в конце вегетационного периода (сентябрь). Под саженцами ели в данный период наибольшее влияние оказывали ранее выбранные микродозы композиций удобрений (рис. 2). Также в результате корреляционно-регрессионного анализа выявлена зависимость целлюлозоразлагающей активности под саженцами сосны от температуры ($R = 0.64$), под саженцами ели такая зависимость отсутствует.

В процессах трансформации лигно-целлюлозосодержащего материала в ОПС и ОПСМ принимало участие множество различных почвенных ферментов, среди которых пероксидаза и полифенолоксидаза. Высокая активность оксидаз приводит к увеличению интенсивности минерализации органического вещества и уменьшению его содержания в почве (Sinsabaugh, 2010; Datta et al., 2017). Вышеприведенным оксидазам ряд исследователей отводит важную роль в формировании гумусовых веществ, особо стойких к разложению (Гулько, Хазиев, 1992; Раськова, 1995; Хазиев, 2005). Пероксидаза и полифенолоксидаза катализируют окисление соединений фенольной природы, которыми зачастую богаты растительные остатки хвойных пород до хинонов. Хиноны, в свою очередь, вступая в реакцию поликонденсации с аминокислотами и пептидами, образуют протогуминовые вещества, иммобилизуя углерод в почвенном гумусе. Известно, что целлюлозоразлагающие грибы и бактерии образуют лакказы и лигнин-пероксидазы, участвующие в разложении лигнина в почве (Ребриков и др., 2006; Agantes et al., 2010). Таким образом, пероксидаза и полифенолоксидаза ответственны в почве за минерализацию лигнина и синтез соединений, участвующих в гумификации (Хазиев, 2005; Johnsen, 2008). После применения микопродукта заметно увеличилась активность полифенолоксидазы под саженцами ели (с 0.27 до 0.61 мг), что нашло отражение в коэффициенте гумификации, который в начале вегетационного периода во всех ва-

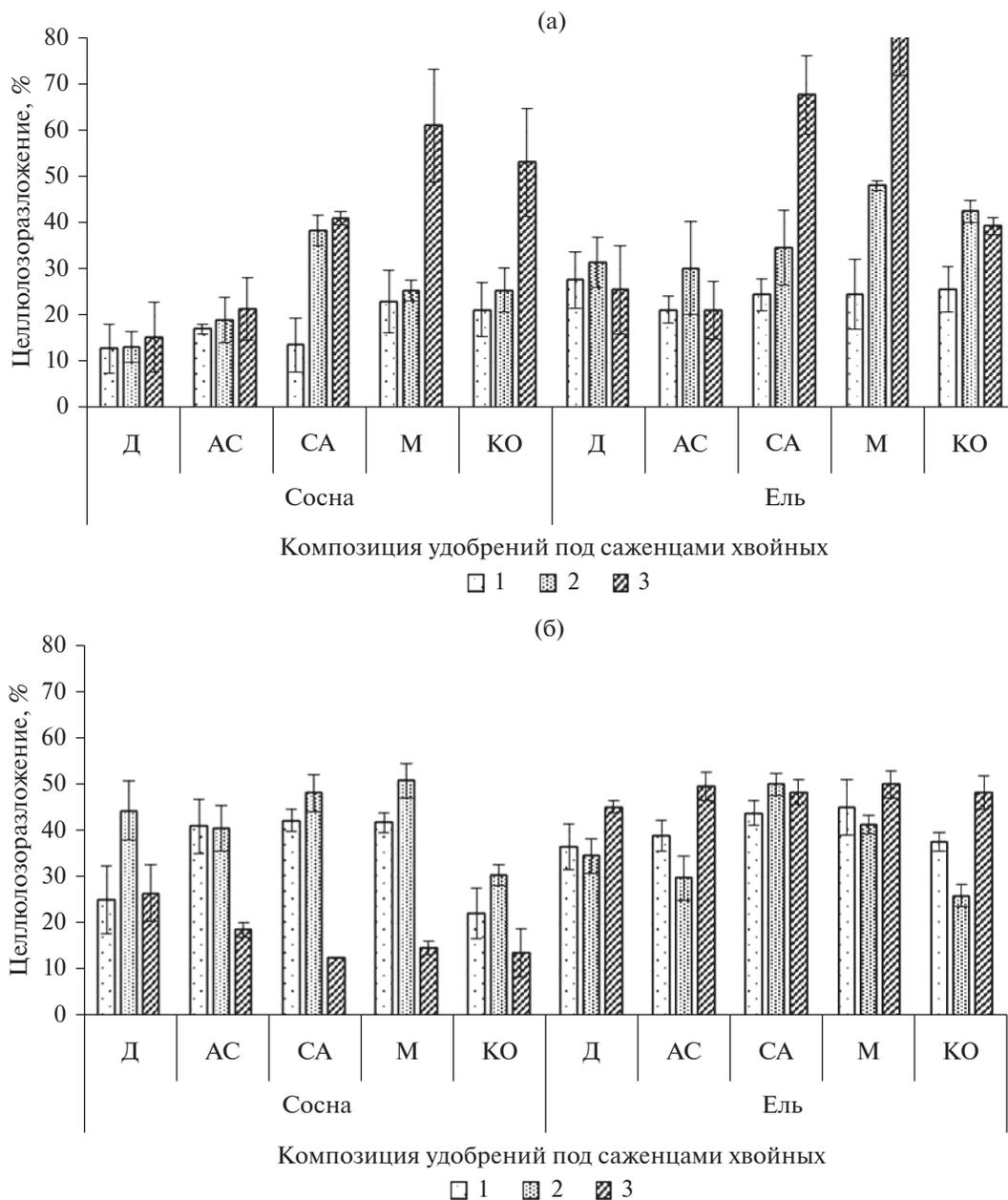


Рис. 2. Целлюлозоразлагающая активность почвы под саженцами хвойных на ОПС (а) и на ОПСМ (б) Д – диаммофоска, АС – аммонийная селитра, СА – сульфат аммония, М – мочевины, КО – контроль; 1 – Май, 2 – Июль, 3 – Сентябрь $n = 3$.

риантах композиций стал выше единицы (табл. 3). Данная характеристика, показывающая минерализацию гумуса и его новообразование, которая определяется как соотношение полифенолоксидазы к пероксидазе, свидетельствует об удовлетворительных условиях для гумусообразования. До применения микопродукта в субстратах коэффициент гумификации достигал единицы только в вариантах с диаммофоской, аммонийной селитрой, увеличиваясь под культурами до 1.15 лишь к концу вегетационного периода. Некоторые ис-

следователи отмечали, что в основном неблагоприятные последствия для гумусонакопления в лесопитомниках создаются несовершенными способами обработки почвы в комплексе с неудовлетворительными гидротермическими условиями (Алексеева, Фомина, 2014). После применения микопродукта данный коэффициент почти во всех вариантах композиций как под сосной, так и под елью всегда оставался не ниже единицы, за редким исключением. Так, в середине вегетационного периода коэффициент гумификации

Таблица 3. Ферментативная активность почвы с двумя видами опилочно-почвенных субстратов под саженцами хвойных

Вид субстрата	Вариант композиции	СОСНА			ЕЛЬ			
		ПФО*	ПО	K _{гум}	ПФО	ПО	K _{гум}	
		мг 1.4-бензохинона 1 г ⁻¹			мг 1.4-бензохинона 1 г ⁻¹			
ОПС		Май						
	К	0.30	0.31	0.98	0.31	0.41	0.76	
	Д	0.30	0.29	1.03	0.27	0.29	0.91	
	АС	0.52	0.50	1.05	0.43	0.41	1.03	
	СА	0.39	0.50	0.77	0.47	0.46	1.01	
	М	0.46	0.46	0.99	0.42	0.43	0.98	
			Июль					
	К	0.30	0.26	1.15	0.32	0.28	1.13	
	Д	0.23	0.30	0.76	0.40	0.40	1.00	
	АС	0.43	0.50	0.86	0.45	0.41	1.08	
	СА	0.41	0.45	0.91	0.43	0.50	0.87	
	М	0.48	0.43	1.10	0.35	0.32	1.08	
			Сентябрь					
	К	0.47	0.51	0.92	0.55	0.72	0.76	
	Д	0.37	0.34	1.11	0.50	0.33	1.50	
АС	0.32	0.32	1.01	0.32	0.33	0.98		
СА	0.38	0.46	0.83	0.44	0.66	0.67		
М	0.52	0.62	0.83	0.53	0.52	1.02		
ОПСМ		Май						
	К	0.43	0.49	0.88	0.61	0.52	1.18	
	Д	0.28	0.30	0.94	0.48	0.44	1.08	
	АС	0.55	0.50	1.09	0.47	0.43	1.11	
	СА	0.39	0.49	0.80	0.57	0.56	1.01	
	М	0.43	0.51	0.84	0.61	0.55	1.10	
			Июль					
	К	0.44	0.48	0.91	0.24	0.24	1.00	
	Д	0.31	0.30	1.01	0.61	0.50	1.22	
	АС	0.57	0.49	1.17	0.55	0.51	1.07	
	СА	0.46	0.50	0.92	0.48	0.48	0.99	
	М	0.48	0.52	0.92	0.41	0.44	0.92	
			Сентябрь					
	К	0.47	0.47	1.00	0.23	0.19	1.25	
	Д	0.24	0.30	0.81	0.52	0.49	1.07	
АС	0.50	0.49	1.01	0.46	0.51	0.91		
СА	0.40	0.45	0.89	0.47	0.51	0.91		
М	0.46	0.51	0.90	0.29	0.34	0.83		

* ПФО и ПО – Полифенолоксидаза и пероксидаза, K_{гум} – Коэффициент гумификации. Варианты композиций: К – контроль, Д – диаммофоска, АС – аммонийная селитра, СА – сульфат аммония, М – мочевины.

Таблица 4. Сравнительная оценка воздействия опилочно-почвенных субстратов (ОПС и ОПСМ) на содержание азотистых веществ в хвое саженцев сосны и ели, мг г⁻¹ а. с. в.

Культура	Фракции азота в хвое	Композиция удобрений				
		Диаммофоска (NH ₄) ₂ HPO ₄	Аммонийная селитра (NH ₄ NO ₃)	Сульфат аммония (NH ₄) ₂ SO ₄	Мочевина CO(NH ₂) ₂	Контроль: Опилки + + Почва + CaCO ₃
ОПС						
Сосна	Общий азот	17.34	17.89	19.51	21.68	14.63
	Белковый азот	13.01	12.47	13.55	14.63	8.67
	<i>Доля белкового азота, %</i>	75	69.7	69.4	67.5	59.2
Ель	Общий азот	21.68	22.22	27.1	26.59	16.72
	Белковый азот	16.26	17.89	18.43	18.97	8.67
	<i>Доля белкового азота, %</i>	75	80.5	68	71.4	55.2
ОПСМ						
Сосна	Общий азот	24.39	20.05	35.77	46.07	21.14
	Белковый азот	18.97	17.34	31.98	42.27	15.71
	<i>Доля белкового азота, %</i>	77.8	86.5	89.4	91.8	74.3
Ель	Общий азот	23.85	35.23	47.69	52.57	27.64
	Белковый азот	21.14	28.73	42.89	46.07	20.59
	<i>Доля белкового азота, %</i>	88.6	81.5	89.8	87.6	74.5

увеличился в варианте с аммонийной селитрой до 1.22, а в конце вегетационного периода и в варианте с диаммофоской – до 1.25.

Об эффективности снабжения почвой растения нутриентами можно судить по содержанию элементов питания в органах растения, и прежде всего в хвое (Прокушкин, 1982). Е.Н. Судачкова (1977) при изучении химического состава различных вегетативных органов установила, что содержание азота в хвое сосны и ели почти в два раза больше, чем в молодых побегах. Именно хвоя является аппаратом, определяющим продуктивность дерева, поскольку там проходит наиболее важный с биохимической точки зрения процесс в растении – фотосинтез. Поэтому изучение содержания азота в хвое как неотъемлемого компонента хлорофилла важно для оценки продуктивности и физиологического состояния саженцев и подраста. В нашем эксперименте применение ОПС значительно сказалось на увеличении общего и белкового азота в хвое саженцев. Помимо содержания общего азота, которое увеличилось после применения под культурами микопродукта от 14–21 до 20–52 мг г⁻¹ а. с. в., увеличилась также и доля белкового азота в хвое с 55 до 92% (табл. 4).

Известно, что содержание белкового азота в хвое характеризует прирост хвои, побегов и в целом продуктивность дерева. В нашем случае максимальное увеличение содержания белкового азота в хвое сосны и ели наблюдалось после применения микопродукта в вариантах ОПС с использованием микродоз сульфата аммония и мочевины (до 43–46 мг г⁻¹ а. с. в.), что составило 90–92% от общего азота в хвое.

Внесение микопродукта привело к увеличению приростов верхушечной почки главного побега саженцев сосны и ели во всех композициях, за исключением мочевины. В случае микоконструирования с диаммофоской и аммонийной селитрой прирост увеличился на 45–51% (рис. 3).

Высота саженцев, произрастающих на ОПС и ОПСМ также была различной (рис. 4), причем саженцы ели на ОПСМ были достоверно выше, чем на ОПС. После совместного компостирования ОПСМ с микродозами диаммофоски саженцы сосны обыкновенной оказались выше максимум на 62 см (53%), чем на участке с ОПС. Саженцы ели сибирской, произрастающие на ОПСМ, были выше на 30–58%, чем саженцы того же возраста на ОПС с микродозами минеральных удобрений.

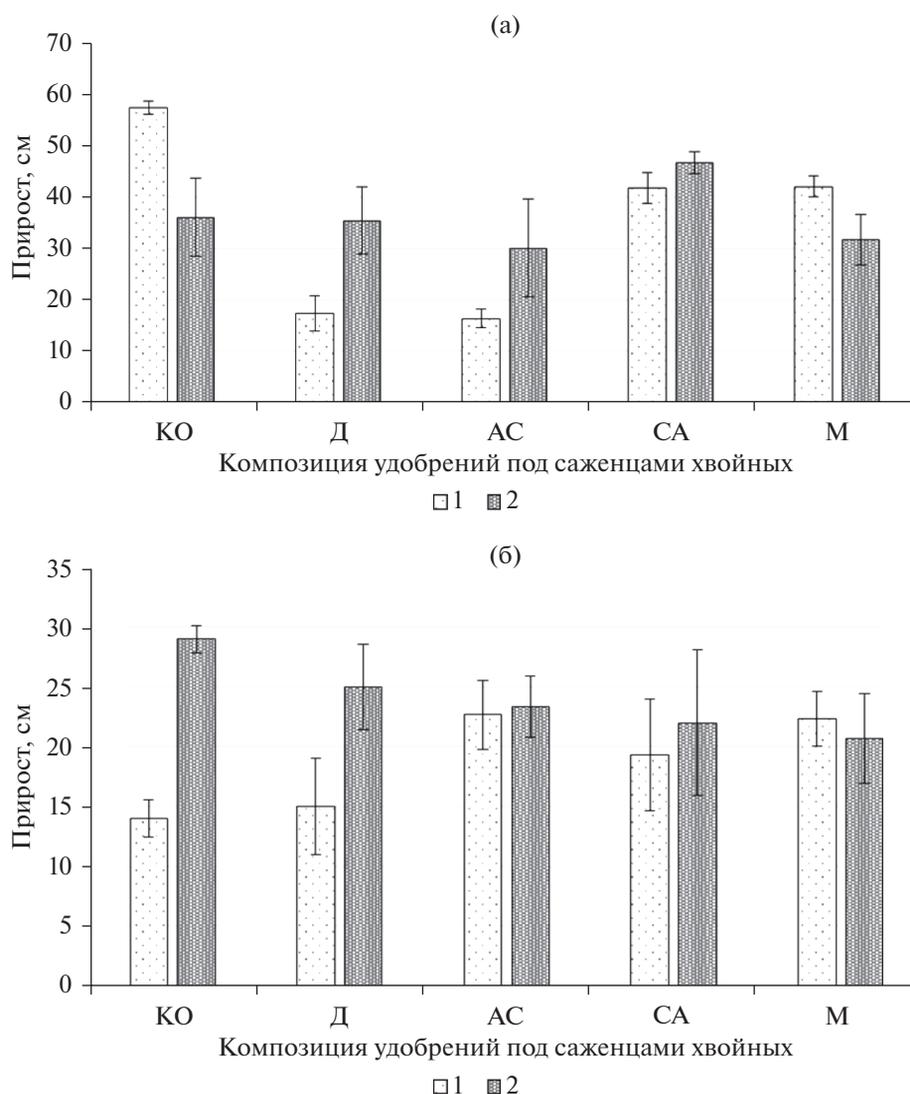


Рис. 3. Прирост верхушечной почки главного побега у саженцев сосны (а) и ели (б) на участках с двумя вариантами опилочно-почвенных субстратов: 1 – ОПС, 2 – ОПСМ; КО – контроль, Д – диаммофоска, АС – аммонийная селитра, СА – сульфат аммония, М – мочевины $n = 3$.

Использование двухфакторного дисперсионного анализа подтвердило достоверное влияние применения микопродукта на прирост и высоту саженцев ели сибирской. Доля влияния этого фактора составила 56%. На прирост сосны обыкновенной более всего повлияли ранее выбранные в ОПС микродозы удобрительных композиций, доля влияния этого фактора 45.5%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Модернизированный метод биокomпостирования лигноцеллюлозных отходов лесоперерабатывающих предприятий с использованием дереворазрушающего базидиомицета *Trametes versicolor* (L.) Lloyd позволил получить инновационный

продукт – микопродукт, который был добавлен в ОПС для оптимизации плодородия истощенных/деградированных почв лесных питомников. Применение микопродукта при компостировании ОПС не только оптимизировало процессы разложения и минерализации опилочной массы, но и способствовало активизации биологических процессов в почве, что отразилось на биохимических и морфометрических характеристиках саженцев и на продуктивности почвы под посадками хвойных. Выбранные методы наглядно показали интенсивность протекания микробиологических процессов в почве опытных участков экспериментального хозяйства “Погорельский бор”. Сопряженное использование в ОПС микродоз композиций удобрений с микопродуктом положительным

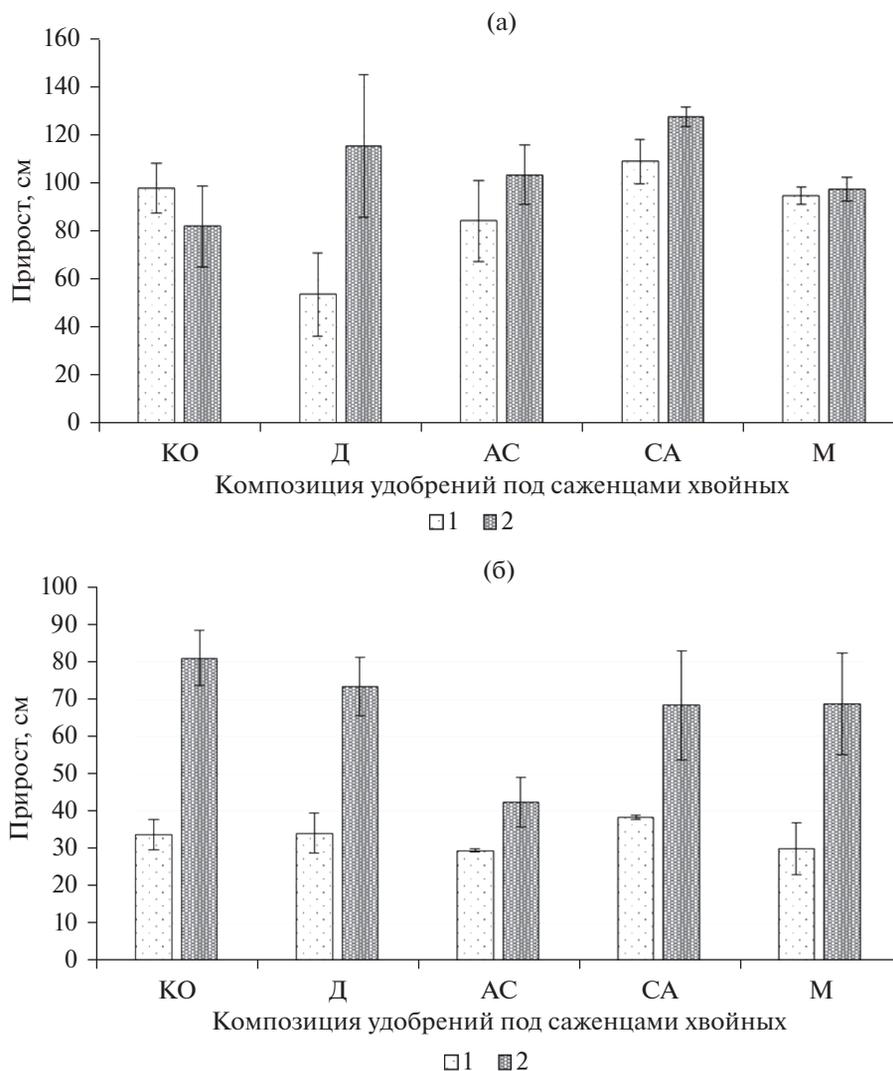


Рис. 4. Высота саженцев сосны (а) и ели (б) на участках с двумя вариантами опилочно-почвенных субстратов: 1 – ОПС, 2 – ОПСМ; КО – контроль, Д – диаммофоска, АС – аммонийная селитра, СА – сульфат аммония, М – мочевины $n = 3$.

образом повлияло на функционирование почвенного микробного комплекса под хвойными культурами на участках. Отмечены: увеличение микробной биомассы под саженцами хвойных в 2–3 раза, повышение целлюлозоразлагающего потенциала почвы на 50%, возрастающий коэффициент гумификации до 1.25. Это наиболее отчетливо проявляется в конце вегетационного периода, при формировании верхушечных почек. В тот же период в тканях саженцев возрастает напряженность биохимических процессов, что находит свой отклик в содержании белкового азота в хвое сосны (на участках с комплексным использованием мочевины и микопродукта его доля возрастает до 92%). Применение микопродукта сказалось и на оптимизации роста саженцев: у обеих пород увеличился прирост верхушечной почки центрального побега в варианте ОПСМ с микро-

дозами диаммофоски. Также высота саженцев ели во всех вариантах ОПСМ была достоверно выше ($p = 0.07$), чем высота саженцев, растущих на субстратах только с микродозами минеральных удобрений (ОПС).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева А.А., Фомина Н.В.* Ферментативная активность почвы лесных питомников лесостепной зоны Красноярского края // Вестник КрасГАУ. 2014. № 12. С. 70–75.
- Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
- Антонов Г.И., Кондакова О.Э., Голощапова Ю.И.* Оптимизация почвенного микробиоценоза с использованием биоконверсии отходов лесопереработки при искусственном лесовыращивании // Сб. научных трудов по

матер. V междунар. научн. экологической конф., посвященной 95-летию Кубанского ГАУ: “Проблемы рекультивации отходов быта, промышленного и сельскохозяйственного производства”. Краснодар: Кубанский гос. аграрн. университет, 2017. С. 49–52.

Антонов Г.И., Сорокин Н.Д., Барченков А.П., Кондакова О.Э. Оптимизация лесовыращивания с использованием биоконверсии древесно-опилочной массы в условиях Красноярской лесостепи // *Лесоведение*. 2018. № 1. С. 56–64.

Антонов Г.И., Пашенова Н.В., Гродницкая И.Д. Патент на изобретение № 2681572 от 11.03.2019 Опилочно-почвенный субстрат для оптимизации плодородия почв // *ФИЦ КНЦ СО РАН, КНЦ СО РАН*

Беловежсец Л.А., Волчатова И.В., Медведева С.А. Перспективные способы переработки вторичного лигноцеллюлозного сырья // *Химия растительного сырья*. 2010. № 2. С. 5–16.

Беседина И.Н., Симкин Ю.Я., Петров В.С. Получение углеродных материалов из отходов окорки лиственницы сибирской. Особенности отходов сухой окорки как сырья для получения углеродных материалов // *Химия растительного сырья*. 2002. № 2. С. 63–66.

Гирс Г.И., Прокушкин С.Г. К методике определения общего и белкового азота в растительных тканях // В кн.: *Физиолого-биохимические методы исследования древесных растений*. Красноярск: Институт леса и древесины АН СССР, 1977. С. 16–21.

Гулько А.Е., Хазиев Ф.Х. Фенолоксидазы почв: продуцирование, иммобилизация, активность // *Почвоведение*. 1992. № 11. С. 55–67.

Дитрих В.И., Андрияс А.А., Пережиллин А.И., Корпачев В.П. Оценка объемов и возможные пути использования отходов лесозаготовок на примере Красноярского края // *Хвойные бореальной зоны*. 2010. Т. XXVII. № 3–4. С. 346–351.

Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биология почв Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во “Центр Валеологии Вузов России”. 2004. 350 с.

Кондакова О.Э. Использование микроорганизмов для выращивания хвойных и улучшения биогенности почв в лесных питомниках Сибири: Автореф. дис... канд. биол. наук / (спец. 03.02.08). Томск: Томский государственный университет, 2019. 24 с.

Кротова И.В., Гродницкая И.Д., Кузина А.Н., Кондакова О.Э., Шишкина И.В. Исследование антибактериальной активности водных экстрактов коры лиственницы сибирской // *Вестник КрасГАУ*. 2017. № 5. С. 165–169.

Ларченко В.М., Джафаров Т.А. Перспективы и проблемы использования отходов лесопромышленного сектора и древесного сырья в биоэнергетике Красноярского края // *Вестник Красноярского гос. аграрн. университета*. 2013. № 9. С. 206–210.

Ленскинова Л.В. Получение биоудобрения на основе биодеструкции опилок для оптимизации деградированных почв: Автореф. дис... канд. биол. наук: (спец. 06.01.03). Улан-Удэ: Бурятская гос. сельскохозяйств. академия, 2003. 22 с.

Медведев С.О., Соболев С.В., Степень Р.А. Возможности рационального использования древесных отходов

в Лесосибирском лесопромышленном комплексе: монография. – Красноярск: СибГТУ, 2010. 85 с.

Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей: Методическое руководство / Сост. А.Д. Покаржевский, А.С. Зайцев, К.Б. Гонгальский, А.А. Бобров, Р.О. Бутовский, М.С. Солдатов. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 2003. 100 с.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Из-во МГУ, 1991. 303 с.

Пашенова Н.В., Лоскутов С.Р., Пермякова Г.В., Анискина А.А. Влияние отвара чистотела на биоконверсию сосновых опилок культурами базидиальных грибов-ксилотрофов: Матер. IV Всерос. конф. “Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья”. (Барнаул, 21–23 апреля 2009 г.) Барнаул: Изд. госуд. алтайского университета, 2009. Кн. 2. С. 39–41.

Прокушкин С.Г. Минеральное питание сосны (на холодных почвах). Новосибирск: Наука, 1982. 189 с.

Рабинович Г.Ю., Ковалев Н.Г., Сульман Э.М. Биоконверсия органического сырья в удобрения и кормовые добавки (Микробиологические аспекты). Тверь, Изд. Твер. гос. техн. университета, 1999. 167 с.

Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондращенко В.И. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. М.: Наука, 2002. Кн. 2: Ферменты, модели, процессы. 342 с.

Раськова Н.В. Активность и свойства пероксидазы и полифенолоксидазы в дерново-подзолистых почвах подлесными биоценозами // *Почвоведение*. 1995. № 11. С. 1363–1368.

Ребриков Д.Н., Степанова Е.В., Королева О.В., Бударина Ж.И., Захарова М.В., Юркова Т.В., Солонин А.С., Белова О.В., Пожидаева З.А., Леонтьевский А.А. Лакказа лигнолитического гриба *Trametes hirsuta*: очистка и характеристика фермента, клонирование гена и первичная структура гена // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2006. Т. 42. № 6. с. 645–653.

Степень Р.А., Репях С.М. Альтернативные пути рациональной переработки древесных отходов // *Инвестиционный потенциал лесопромышленного комплекса Красноярского края*. Красноярск, Изд. Сиб госуд. техн. университета, 2001. С. 116–121.

Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 224 с.

Ульянова О.А., Чупрова В.В., Луганцева М.В., Кулебакин В.Г. Получение удобрительных композиций и влияние их на содержание и состав органического вещества в черноземе обыкновенном Красноярской лесостепи // *Агрехимия*. 2007. № 6. С. 42–49.

Ульянова О.А., Чупрова В.В., Люкишина И.В., Ивченко М.В. Влияние состава органоминеральных композиций на интенсивность процесса минерализации при компостировании // *Химия растительного сырья*. 2002. № 2. С. 39–45.

Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.

Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biology & Biochemistry*. 1978. V. 10. № 3. P. 314–322.

Anderson T.H., Domsch K.H. Application of eco-physiological quotients qCO_2 and qD on microbial biomass from soils of different cropping histories // *Soil Biology & Biochemistry*. 1990. V. 22. P. 251–255.

Arantes V., Milagres A.M., Filley T.R., Goodell B. Lignocellulosic polysaccharides and lignin degradation by wood decay fungi: the relevance of nonenzymatic Fenton-based reactions // *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2010. V. 38. P. 541–555.

Datta R., Baraniya D., Molaie A., Kelkar A. Enzymatic Degradation of Lignin in Soil: A Review // *Sustainability*. 2017. V. 9. P. 1163, Doi: <https://doi.org/10.3390/su9071163>

Johnsen A.R., Jacobsen O.S. A quick and sensitive method for the quantification of peroxidase activity of organic sur-

face soil from forests // *Soil Biology & Biochemistry*. 2008. V. 40. P. 814–821.

Igbokwe P.K., Asadu C.O., Okpe E.C., Okoro S.E. Manufacture of Bio Fertilizer by Composting Sawdust and Other Organic Waste // *International Journal of Novel Research in Physics Chemistry & Mathematics*, 2015, V. 2. P. 6–15.

Sinsabaugh R.L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil // *Soil Biology & Biochemistry*. 2010. V. 42. P. 391–404.

Sparling G.T. The substrate-induced respiration method // *Methods in applied soil microbiology & biochemistry*. Cambridge, Massachusetts. Academic Press, 1995. P. 397–404.

Sawdust-Soil Substrates Affecting Pine and Spruce Seedlings Growth in a Forest Nursery of the Experimental Farm “Pogorelsky Bor”

G. I. Antonov^{1, *}, A. P. Barchenkov¹, N. V. Pashenova¹, O. E. Kondakova¹, and I. D. Grodnitskaya¹

¹*Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Akademgorodok st., 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

*E-mail: egoan@yandex.ru

The efficiency of application of two types of sawdust-soil substrates: sawdust-soil substrate (SSS) and sawdust-soil substrate with the addition of mycoproduct (SSSM) in the cultures of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Siberian spruce (*Picea obovata* L.) in the soil of forest nursery is compared. There was found an effect of mycoproduct in the sawdust-soil mixture on the indicators of microbiological and enzymatic activity of the soil, the content of nitrogenous substances in needles and the morphometric characteristics of pine and spruce seedlings. The use of both types of sawdust-soil substrates (SSS and SSSM) lead to a significant increase in total and protein nitrogen in the seedlings needles compared to the control. At the same time, the use of SSSM optimized the processes of sawdust mass transformation: the biomass of microorganisms increased, respiration rate decreased, the cellulose-decomposing potential increased by the middle of the growing season, the activity of redox enzymes increased, which later found its response in the mineralization of organic matter. The total nitrogen content in seedlings fertilized with SSSM increased from 17.3 to 46.1 mg g⁻¹ of dry matter in pine needles and from 21.7 to 52.6 mg g⁻¹ a. d. m. in spruce needles, respectively. At the same time, the content of protein nitrogen in needles after the use of mycoproduct increased to 91.8% in pine and to 89.8% in spruce. The growth of the apical buds of the main shoot of seedlings, as well as their height, were significantly higher in areas with SSSM.

Keywords: forest nursery, Scots pine, Siberian spruce, sawdust-soil substrate, mycoproduct, microbial and enzymatic activity, wood-decomposing basidiomycetes, mineralisation.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of base project № 0287-2021-0011.

REFERENCES

Alekseeva A.A., Fomina N.V., Fermentativnaya aktivnost' pochvy lesnykh pitomnikov lesostepnoi zony Krasnoyarskogo kraia (The enzymatic activity of the forest nursery soils in the forest-steppe zone of the Krasnoyarsk territory), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2014, No. 12, pp. 70–75.

Anan'eva N.D., *Mikrobiologicheskie aspekty samoochishcheniya i ustoichivosti pochvy* (Microbiological aspects of soil self-purification and stability), Moscow: Nauka, 2003, 222 p.

Anderson J.P.E., Domsch K.H., A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils, *Soil Biology & Biochemistry*, 1978, Vol. 10, No. 3, pp. 314–322.

Anderson T.H., Domsch K.H., Application of eco-physiological quotients qCO_2 and qD on microbial biomass from soils of different cropping histories, *Soil Biology & Biochemistry*, 1990, Vol. 22, pp. 251–255.

Antonov G.I., Kondakova O.E., Goloshchapova Y.I., Optimizatsiya pochvennogo mikrobootsenoza s ispol'zovaniem biokonversii otkhodov lesopererabotki pri iskusstvennom lesovyrashchivanii (Optimization of soil microbocenosis using bioconversion of sawdust with artificial forest cultivation), *Problemy rekul'tivatsii otkhodov byta, promyshlennogo i sel'skokhozyaystvennogo proizvodstva* (Challenges of reclamation of household waste, industrial and agricultural production), Proc. 5th International Sci. Ecol. Conference,

- Krasnodar, Krasnodar: Kubanskii gos. agrarn. universitet, 2017, pp. 49–52.
- Antonov G.I., Pashenova N.V., Grodnitskaya I.D., *Patent na izobretenie № 2681572, Opilochno-pochvennyi substrat dlya optimizatsii plodorodiya pochv* (Invention No. 2681572, Sawdust-bedding rock for optimization of soil fertility), FITs KNTs SO RAN, KNTs SO RAN.
- Antonov G.I., Sorokin N.D., Barchenkov A.P., Kondakova O.E., Optimizatsiya lesovy rashchivaniya s ispol'zovaniem biokonversii drevesno-opilochnoi massy v usloviyakh Krasnoyarskoi lesostepi (Optimisation of silviculture using bioconversion of sawdust pulp in Krasnoyarsk forest-steppe), *Lesovedenie*, 2018, No. 1, pp. 56–64.
- Arantes V., Milagres A.M., Filley T.R., Goodell B., Lignocellulosic polysaccharides and lignin degradation by wood decay fungi: the relevance of nonenzymatic Fenton-based reactions // *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2010, Vol. 38, pp. 541–555.
- Belovezhets L.A., Volchatova I.V., Medvedeva S.A., Perspektivnye sposoby pererabotki vtorichnogo lignotsellyuloznogo syr'ya (Perspectives in recycling of secondary cellulose fiber), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2010, No. 2, pp. 5–16.
- Besedina I.N., Simkin Y.Y., Petrov V.S., Poluchenie uglerodnykh materialov iz otkhodov okorki listvennitsy sibirskoi. Osobennosti otkhodov sukhoi okorki kak syr'ya dlya polucheniya uglerodnykh materialov (Obtaining carbon materials from Siberian larch debarking waste. Features of dry debarking wastes as raw materials for obtaining carbon materials), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2002, pp. 63–66.
- Datta R., Baraniya D., Molaei A., Kelkar A., Enzymatic Degradation of Lignin in Soil: A Review, *Sustainability*, 2017, Vol. 9, pp. 1163, doi: 10.3390/su9071163.
- Ditrikh V.I., Andriyas A.A., Perezhilin A.I., Korpachev V.P., Otsenka ob'emov i vozmozhnye puti ispol'zovaniya otkhodov lesozagotovok na primere Krasnoyarskogo kraya (Assessment of volumes and possible ways of using logging waste on the example of the Krasnoyarsk region), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2010, Vol. XXVII, No. 3–4, pp. 346–351.
- Girs G.I., Prokushkin S.G., K metodike opredeleniya obshchego i belkovogo azota v rastitel'nykh tkanyakh (A method of measurement of total and protein nitrogen in plant tissue), In: *Fiziologo-biokhimicheskie metody issledovaniya drevesnykh rastenii* (Physiologic and biochemic methods of study of wooden plants), Krasnoyarsk: Izd-vo ILiD SO AN SSSR, 1977, pp. 16–21.
- Gul'ko A.E., Khaziev F.K., Fenoloksidazy pochv: produtsirovanie, immobilizatsiya, aktivnost' (Phenoloxidas: production, immobilization, activity), *Pochvovedenie*, 1992, No. 11, pp. 55–67.
- Igbokwe P.K., Asadu C.O., Okpe E.C., Okoro S.E., Manufacture of Bio Fertilizer by Composting Sawdust and Other Organic Waste, *International Journal of Novel Research in Physics Chemistry & Mathematics*, 2015, Vol. 2, pp. 6–15.
- Johnsen A.R., Jacobsen O.S., A quick and sensitive method for the quantification of peroxidase activity of organic surface soil from forests, *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, Vol. 40, pp. 814–821.
- Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F., *Biologiya pochv yuga Rossii* (Soil biology of southern Russia), Rostov-on-Don: Izd-vo TsVVR, 2004, 350 p.
- Khaziev F.K., *Metody pochvennoi enzimologii* (Methods of soil enzymology), Moscow: Nauka, 2005, 251 p.
- Kondakova O.E., *Ispol'zovanie mikroorganizmov dlya vyrashchivaniya khvoinykh i uluchsheniya biogenosti pochv v lesnykh pitomnikakh Sibiri. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Use of microorganisms for growing conifers and improving soil biogenicity in forest nurseries in Siberia. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Tomsk: Tomskii gosudarstvennyi universitet, 2019, 24 p.
- Krotova I.V., Grodnitskaya I.D., Kuzina A.N., Kondakova O.E., Shishkina I.V., Issledovanie antibakterial'noi aktivnosti vodnykh ekstraktov kory listvennitsy sibirskoi (The research of water extract larch Siberian bark antibacterial activity), *Vestnik KrasGAU*, 2017, No. 5, pp. 165–169.
- Larchenko V.M., Dzhaifarov T.A., Perspektivy i problemy ispol'zovaniya otkhodov lesopromyshlennogo sektora i drevesnogo syr'ya v bioenergetike Krasnoyarskogo kraya (The use prospects and problems for timber-processing sector wastes and wood raw materials in the Krasnoyarsk territory bio-energetics), *Vestnik Krasnoyarskogo gos. agrarn. universiteta*, 2013, No. 9, pp. 206–210.
- Lenskinova L.V., *Poluchenie biudobreniya na osnove biodestruktsii opilok dlya optimizatsii degradirovannykh pochv. Avtoreferat diss. kand. biol. nauk* (Preparation of bio-fertilizer from bio-destruction of sawdust for improvement of degraded soils. Extended abstract of Candidate's of biol. sci. thesis), Ulan-Ude: Buryatskaya GSKhA, 2003, 22 p.
- Medvedev S.O., Sobolev S.V., Stepen' R.A., *Vozmozhnosti ratsional'nogo ispol'zovaniya drevesnykh otkhodov v Lesosibirskom lesopromyshlennom komplekse* (Possibilities for the rational use of wood waste in the Lesosibirsk timber industry complex), Krasnoyarsk: SibGTU, 2010, 85 p.
- Metody issledovaniya struktury, funktsionirovaniya i raznoobraziya detritnykh pishchevykh setei* (Methods structural, functioning and diversity studies of detritus food networks), Moscow: Izd-vo IPEE RAN, 2003, 100 p.
- Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii* (Methods of soil microbiology and biochemistry), Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1991, 303 p.
- Pashenova N.V., Loskutov S.R., Permyakova G.V., Aniskina A.A., Vliyanie otvara chistotela na biokonversiyu sosnovykh opilok kul'turami bazidial'nykh gribov-kislotrofov (Influence of celandine decoction on the bioconversion of pine sawdust by cultures of basidiomycetes-xylophages), *Novye dostizheniya v khimii i khimicheskoi tekhnologii rastitel'nogo syr'ya* (New advances in the chemistry and chemical technology of plant raw materials), Proc. of 4th All-Russian Conf., Barnaul, April 21–23, 2009, Barnaul: Izd. gosud. altaiskogo universiteta, Vol. 2, pp. 33–41.
- Prokushkin S.G., *Mineral'noe pitanie sosny* (Mineral nutrition of the pine), Novosibirsk: Nauka, 1982, 190 p.
- Rabinovich G.Y., Kovalev N.G., Sul'man E.M., *Biokonversiya organicheskogo syr'ya v udobreniya i kormovye dobavki (mikrobiologicheskie aspekty)* (Bio-conversion of raw organic materials to fertilizers and feed additives: microbiological aspect), Tver: Izd-vo TvGTU, 1999, 167 p.
- Rabinovich M.L., Bolobova A.V., Kondrashchenko V.I., *Teoreticheskie osnovy biotekhnologii drevesnykh kompozitov* (Theoretical foundations of biotechnology of composite wood products), Moscow: Nauka, 2002, Vol. 2: Enzymes, models, processes, 342 p.

- Ras'kova N.V., Aktivnost' i svoistva peroksidazy i polifenoloksidazy v dernovo-podzolistykh pochvakh pod lesnymi biotsenozami (Peroxidase and polyphenoloxidase activity and properties in sod-podzolic soils under forest biocoenoses), *Pochvovedenie*, 1995, No. 11, pp. 1363–1368.
- Rebrikov D.N., Stepanova E.V., Koroleva O.V., Budarina Z.I., Zakharova M.V., Yurkova T.V., Solonin A.S., Belova O.V., Pozhidaeva Z.A., Leont'evsky A.A., Laccase of the lignolytic fungus *trametes hirsuta*: purification and characterization of the enzyme, and cloning and primary structure of the gene, *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2006, Vol. 42, No. 6, pp. 564–572.
- Sinsabaugh R.L., Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil, *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, Vol. 42, pp. 391–404.
- Sparling G.T., The substrate-induced respiration method, In: *Methods in applied soil microbiology & biochemistry*, Cambridge, Massachusetts: Academic Press, 1995, pp. 397–404.
- Stepen' R.A., Repyakh S.M., Al'ternativnye puti ratsional'noi pererabotki drevesnykh otkhodov (Alternative pathways of rational recycling of refuse wood), *Investitsionnyi potentsial lesopromyshlennogo kompleksa Krasnoyarskogo kraia (Investment potential of forest sector in Krasnoyarsk Region)*, Lesosibirsk, 5–6 September, 2001, Krasnoyarsk: Izdvo SibGTU, 2001, pp. 116–121.
- Sudachkova N.E., *Metabolizm khvoinykh i formirovanie drevesiny* (Metabolism and xylogenesis of conifers), Novosibirsk: Nauka, 1977, 230 p.
- Ul'yanova O.A., Chuprova V.V., Lugantseva M.V., Kulebakin V.G., Poluchenie udobritel'nykh kompozitsii i vliyaniye ikh na sodержaniye i sostav organicheskogo veshchestva v chernozeme obyknovennom Krasnoyarskoi lesostepi (Effect of new compound fertilizers on the content and composition of organic matter in ordinary chernozem of the Krasnoyarsk forest-steppe), *Agrokimiya*, 2007, No. 6, pp. 42–49.
- Ul'yanova O.A., Chuprova V.V., Lyukshina I.V., Ivchenko M.V., Vliyaniye sostava organomineral'nykh kompozitsii na intensivnost' protsessa mineralizatsii pri kompostirovanii (Effect of organo-mineral compositions on mineralisation rate during composting), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2002, No. 2, pp. 39–45.

УДК 574.42

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

© 2021 г. Е. Д. Коробов*

ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник»,
пос. Заповедный, Нелидовский район, Тверская область, 172521 Россия

*E-mail: edkorobov@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.12.2018 г.

После доработки 04.02.2019 г.

Принята к публикации 08.12.2020 г.

Приводятся многолетние данные по сукцессионной динамике населения жужелиц в еловых культурах южной подзоны тайги (Тверская область). Восстановительный потенциал искусственных насаждений оценивается для лесов неморального типа с затрудненным естественным возобновлением ели. В качестве тестового показателя используется ранговая структура комплексов жужелиц. Установлено, что активное восстановление видовых популяций жужелиц идет на уровне 20-летнего возраста еловых посадок и, как правило, совпадает с волнами общего для территории роста численности этих видов. В дальнейшем снижается скорость изменений ранговой структуры и стабилизируется состав доминантной группы видов. Между 15 и 25 годами возраста культур наблюдается быстрое приближение порядков доминирования видов к характеристикам ненарушенных южно-таежных ельников. Сравнение с естественным возобновлением леса на сплошном ветровале показывает, что после ветровала население жужелиц сохраняется намного лучше, чем на вырубке. Однако к 20-летнему возрасту скорость восстановления в еловых культурах компенсирует это различие.

Ключевые слова: лесные культуры, жужелицы, восстановление, сукцессионная динамика, ранговая структура.

DOI: 10.31857/S0024114821020042

Возобновление еловых лесов на сплошных вырубках с помощью искусственных насаждений — распространенная практика ведения лесного хозяйства на территории южной тайги. По очевидным причинам лесозаготовкам прежде всего подвергается зональный южно-таежный тип — высокопродуктивные ельники сложные. Однако в лесах именно этой категории естественное возобновление коренной хвойной породы ослаблено, проходит длительный цикл, и поэтому создание лесных культур почти не имеет альтернативы (Побединский, 1973; Старостина, 1973).

Исследовательская тематика, которая складывается вокруг искусственного возобновления леса на вырубках, в основном развивается по двум направлениям. Значительно большая ее часть относится к лесохозяйственным вопросам эффективного и ускоренного создания фондов для лесной промышленности. С другой стороны, еловые культуры привлекают внимание исследователей как модельный объект сукцессионной восстановительной динамики, включая развитие во времени различных компонентов биоты лесных экосистем.

К модельным свойствам монокультур ели можно отнести упрощенность состава и ценоти-

ческой структуры по сравнению с естественными лесами, такими, например, как сложные, неморального типа ельники южной тайги. При этом в экологических исследованиях возникает круг вопросов, связанный с сохранением биоразнообразия и формированием полноценной структуры сообществ в искусственных лесах. Еще одно модельное свойство еловых посадок — то, что они в ускоренном и усиленном режиме воспроизводят конечную стадию восстановительной сукцессии — хвойный лес и, таким образом, возникает возможность проследить в сжатом формате детали восстановительных процессов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В Центрально-Лесном заповеднике ведутся многолетние наблюдения за динамикой лесных южно-таежных экосистем по программе экологического мониторинга. В рамках этой программы сформированы длительные ряды непрерывных ежегодных данных по лесным площадям, подвергшимся естественным и антропогенным катастрофическим нарушениям. Основной тестовый объект — структура сообществ и динамика

популяций жужелиц, группы жесткокрылых с признанными свойствами универсального биоиндикатора. Неоднократно изучалось влияние на жужелиц рубок и возобновления леса на вырубках (Арнольди, Матвеев, 1973; Huhta, 1979; Koivula, 2002; Sklodowski, 2006). Как правило, эти работы основаны на подборе пространственного ряда площадей, имитирующего возрастную динамику. Соответственно, этот метод дает фиксацию состояний объекта на возрастных этапах, но остаются неизвестными детали развития во времени между этапами и перехода из одного состояния в другое. Существует также зависимость локальных сукцессий от общих для территории динамических процессов, которая выявляется только в многолетних рядах наблюдений. Многолетние данные обнаруживают затяжные периоды общего для территории роста или спада популяций отдельных видов, часто не имеющие очевидных объяснений.

В качестве тестового показателя для оценки восстановительной динамики в настоящем сообщении использовалась ранговая структура населения жужелиц. Порядок доминирования видов – надежный показатель восстановления при интенсивном замещении видов в ходе сукцессии. Общность подхода при замене значений обилия на ранги здесь компенсируется малой зависимостью от резких колебаний обилия массовых видов и сравнительной простотой расчетов (Песенко, 1982). Изменения ранговой структуры во времени анализировались на основе расчета полной матрицы коэффициентов ранговой корреляции Спирмена и ее обработкой методом неметрического многомерного шкалирования в программе Statistica. Устойчивость состава доминантной группы видов жужелиц оценивалась с помощью индекса общности Жаккара.

Площадь исследований – ситниково-кипрейная вырубка 1979 г. ельника неморально-кисличного. По технологии проведения вырубка сплошная, летняя, с использованием тяжелой лесозаготовительной техники. Поверхность сильно нарушена, фрагменты исходной травяной растительности сохраняются только возле пней. Доминировали на ранней стадии возобновления иванчай (*Chamaenerion angustifolium* L.), ситник развесистый (*Juncus effusus* L.), вейник наземный (*Calamagrostis arundinacea* L.). В 1980 г. проведена посадка еловых семян в отвалы плужных борозд. На уровне 10-летнего возраста дважды проведена очистка рядов и междурядий от листовых пород. По мере увеличения сомкнутости происходило замещение пионерных видов нижних ярусов на типичный для лесных южно-таежных экосистем флористический комплекс. К 30-летнему возрасту сформировался разреженный травяной покров с преобладанием кислицы (*Oxalis acetosella* L.) и неморальных видов: зеленчук (*Galeobdolon*

luteum Huds.), медуница (*Pulmonaria obscura* Dumort), подмаренник (*Galium odoratum* L.), ожика волосистая (*Lusula pilosa* L.). Хорошо развит ярус зеленых мхов с доминированием *Pleurozium schreberi* Mitt., *Hylocomium splendens* Hedw., *Cirriphyllum piliferum* Hedw. и видов рода *Plagiomnium*.

Для сравнительного анализа дополнительно использовались характеристики ранговой структуры населения жужелиц в ненарушенных неморальных ельниках заповедника и на участках сплошного ветровала 1996 г.

Жужелицы учитывались стандартным методом почвенных ловушек. Использовалась линия из 15 постоянных ловушек с расстоянием между ними 10 м и добавлением в качестве фиксатора 2%-го формалина. Учеты проводились с периодичностью 10 дней, ежегодно, с мая по октябрь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетний ряд ежегодных наблюдений показывает последовательные смены состояний населения жужелиц по мере развития лесных культур (рис. 1). Восстановительная динамика видовых популяций оценивалась по отношению к структуре населения жужелиц в неморальных южно-таежных ельниках климаксового уровня. Анализ начинается со времени завершения травяной стадии возобновления растительного покрова на вырубке, где в доминантную группу входили лугово-полевые виды жужелиц (*Agonum sexpunctatum* L., *Poecilus versicolor* Sturm, *Pterostichus vernalis* Pz.). С пятого года после рубки быстро формируется мелколиственный растительный покров и одновременно развивается характерный для ранних стадий посткатастрофических сукцессий комплекс гигрофильных видов жужелиц (*Agonum fuliginosum* Pz., *Oxytelus obscurus* Hbst., *Epaphius rivularis* Gyll., *Pterostichus minor* Gyll., *Pterostichus diligens* Sturm, *Dicheirotrichus placidus* Gyll.). Отчасти он поддерживается рубками ухода через 10 лет после посадки ели, но на уровне 20-летних культур эти виды становятся малочисленными или регистрируются единично в дальнейших наблюдениях. Наряду с ними уже на ранней стадии возобновления отмечаются типичные виды лесных экосистем южной тайги *Epaphius secalis* Pk., *Leistus terminatus* Hellw., *Pterostichus niger* Schall., которые в дальнейшем сохраняют позиции на всем протяжении восстановительного цикла и входят в состав доминантов зрелых еловых лесов заповедника.

По данным рис. 1 на этом же 20-летнем уровне возраста культур начинается активное восстановление основной части фоновых для ненарушенных южно-таежных ельников видов жужелиц (*Carabus hortensis* L., *Cychrus caraboides* L., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *Pterostichus melanarius* Ill., *Calathus micropterus* Duft.). Форма динамических

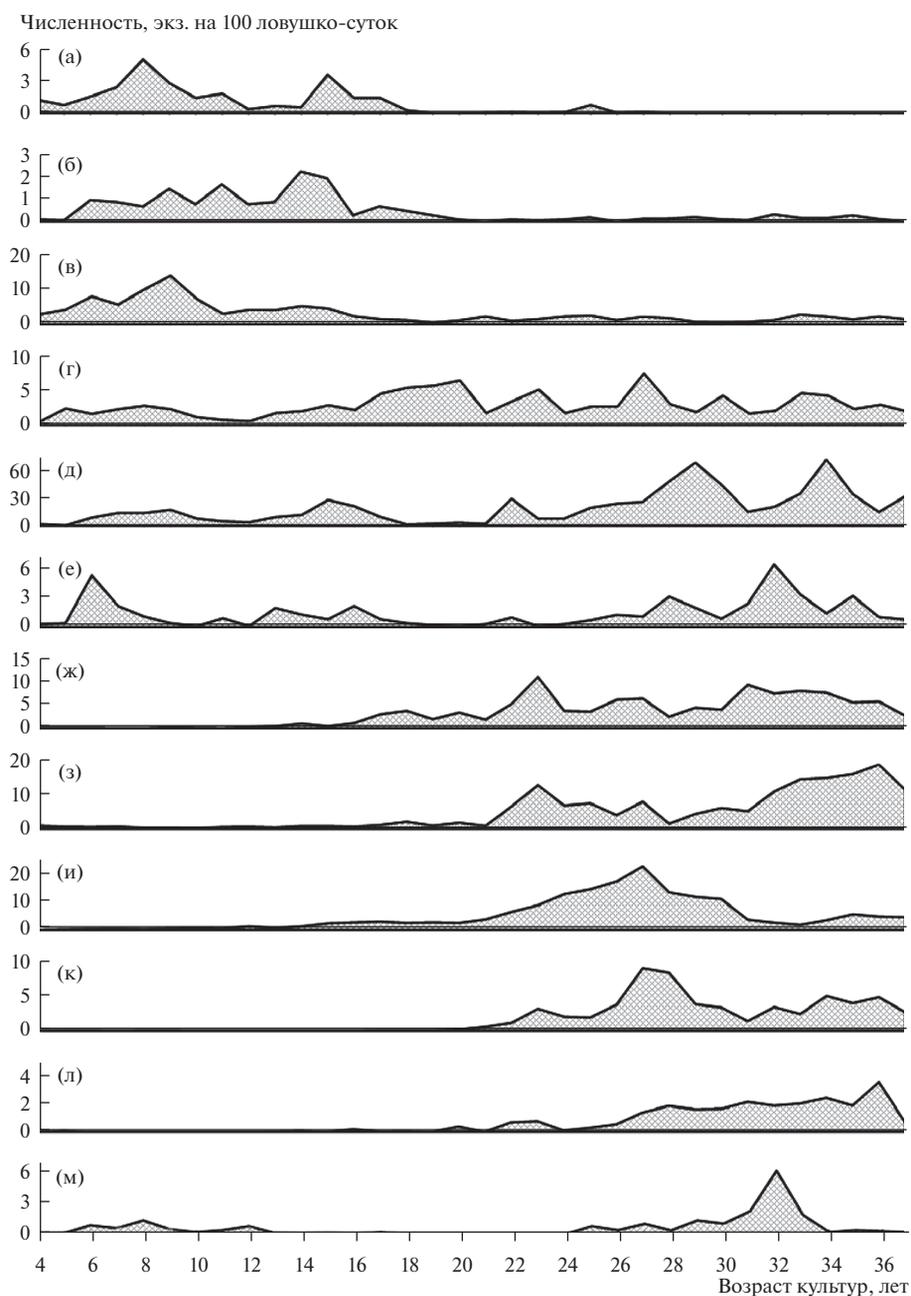


Рис. 1. Многолетняя динамика видовых популяций жужелиц в еловых культурах. По оси ординат – учетная численность, средняя за период с мая по октябрь. а – *Eraphius rivularis*, б – *Pterostichus minor*, в – *Oxypselaphus obscurus*, г – *Pterostichus niger*, д – *Eraphius secalis*, е – *Leistus terminatus*, ж – *Pterostichus melanarius*, з – *Pterostichus oblongopunctatus*, и – *Calathus micropterus*, к – *Carabus hortensis*, л – *Cychrus caraboides*, м – *Loricera pilicornis*.

кривых в зоне восстановления видоспецифична; наблюдаются относительные смещения во времени и вариации в интенсивности и последовательности нарастания численности популяций. Основной фактор развития этой группы видов – очевидное преобразование среды еловыми культурами. Дополнительные факторы открывает анализ многолетних учетных материалов. Сопоставление данных показывает, что даже для контрастных по типологии и сукцессионному положению экосистем

периоды роста и спада видовых популяций жужелиц в значительной степени синхронизированы и должны быть отнесены к территории в целом.

Примеры такой синхронизации показаны на рис. 2, где для сравнения приводятся многолетние материалы по постоянной пробной площади ельника неморально-кисличного. Чтобы отчетливей выделить хронологическую составляющую, годовые показатели обилия видов представ-

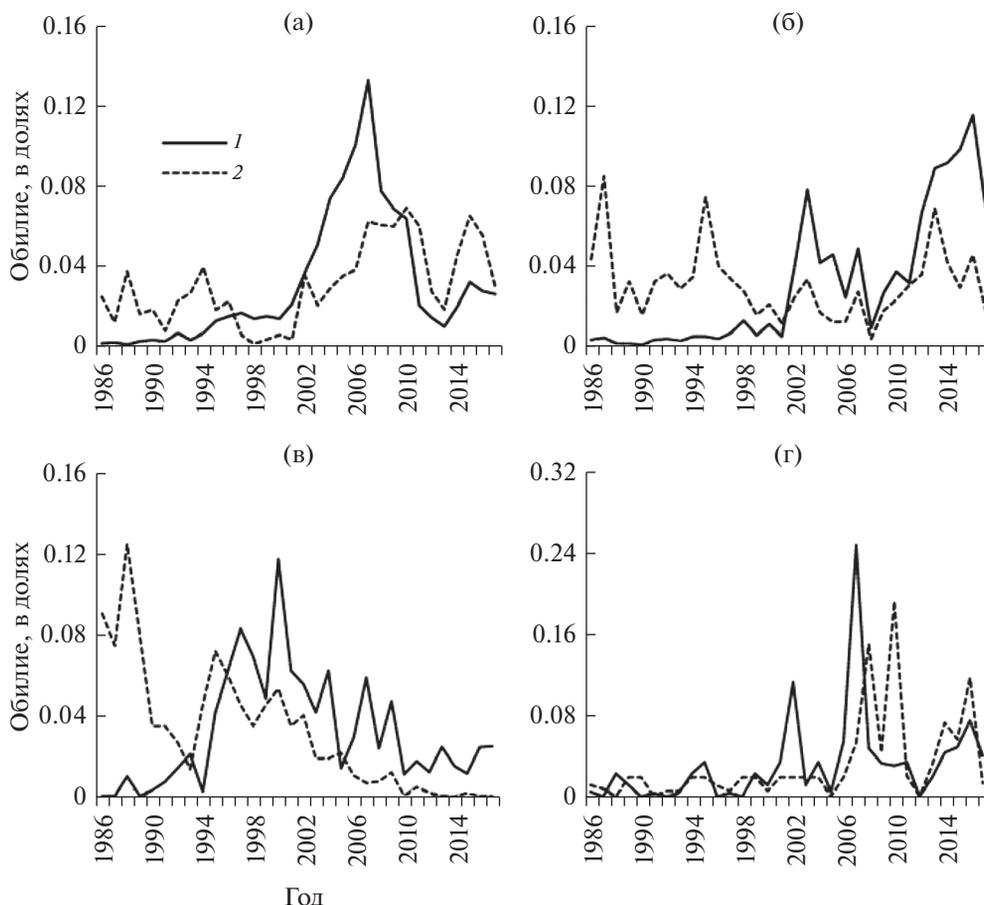


Рис. 2. Примеры синхронизации многолетней динамики видов жуужелиц. 1 – еловые культуры, 2 – ельник неморально-кисличный; а – *Calathus micropterus*, б – *Pierostichus oblongopunctatus*, в – *Carabus glabratus*, г – *Carabus coriaceus*.

лены в долях от суммарной уловистости за все годы наблюдений.

В типичном случае по мере восстановления популяций их динамика синхронизируется с общетерриториальной, характерной для данного вида (рис. 2а, 2б). Сведения по двум видам рода *Carabus* вынесены за рамки рис. 1 и показывают, что синхронизирующим динамическим фактором могут быть многолетние климатические изменения (рис. 2в, 2г). Эти виды контрастны по зональным оптимумам: *Carabus glabratus* Рк. отчетливо тяготеет к лесам бореальной структуры и доходит в распространении до северной тайги, в отличие от *Carabus coriaceus* L. – западноевропейского вида, характерного для хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Орлов, 1983; Грюнталь, 2008). Восстановление популяции *C. glabratus* на площади культур прерывается в конце 1990-х гг. Одновременно его численность последовательно снижается на всех постоянных пробных площадях независимо от лесорастительных условий и сукцессионного положения. Ранее по данным многолетних учетов вид всегда отмечался в доминирующей группе для неморальных и зеленомош-

ных ельников заповедника. Причиной незавершенности восстановительной динамики *C. glabratus* в культурах может быть рост весенне-летних температур с начала 2000-х гг. (данные метеостанции заповедника). Это подтверждается динамикой *C. coriaceus*, который с конца 1990-х гг. становится обычным в производных лесах на старых вырубках, а затем и в зрелых ельниках заповедника.

Практически для всех видов жуужелиц можно показать, что фаза активного восстановления совпадает с волнами общего для территории роста численности. Вероятно, в эти же периоды увеличиваются миграционные потоки из прилегающих к вырубке лесных экосистем. Стимулирующим или сдерживающим фактором в процессах восстановления, по-видимому, являются климатические изменения.

Непрерывный многолетний ряд данных позволяет оценить формы восстановительного роста популяций жуужелиц на площади культур. Почти для всех видов наблюдается фаза медленного нарастания численности, после которой происходит быстрый рост, приближающийся к экспонен-

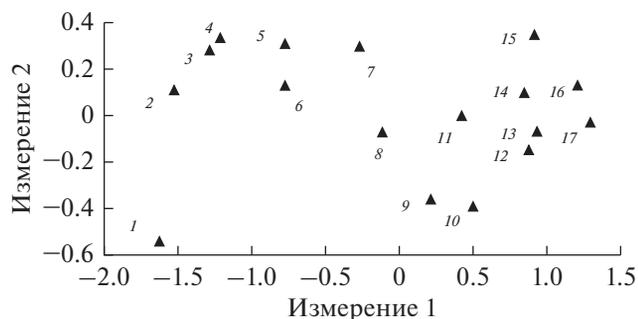


Рис. 3. Ординация изменений ранговой структуры населения жуелиц в еловых культурах методом неметрического многомерного шкалирования. Используются усредненные значения обилия видов по десятилетиям: 1 – 1984–1985 гг.; 2 – 1986–1987 гг.; 3 – 1988–1989 гг.; ... 17 – 2016–2017 гг.

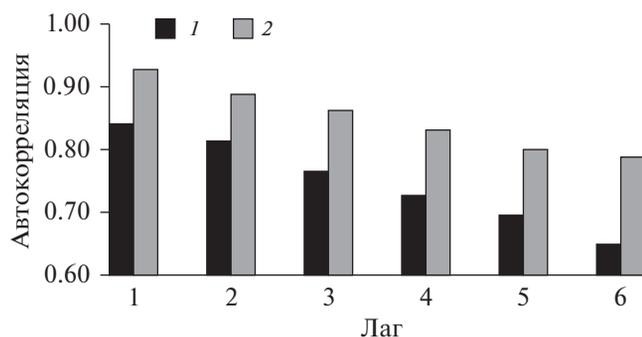


Рис. 4. Автокорреляция ранговой структуры населения жуелиц еловых культур в различные периоды временного ряда. 1 – 1984–1994 гг., 2 – 2007–2017 гг.

циальной зависимости. В отдельных случаях (*P. niger*, *C. micropterus*) фаза нарастания выглядит как линейные тренды. Для некоторых видов (*L. terminatus*, *Loricera pilicornis* F.) наблюдаются два периода роста популяций – в ранних лиственных молодняках и в возрасте смыкания еловых культур. Как общее явление сразу после фазы роста следует спад, и колебания численности устанавливаются на различных для видов уровнях.

На этом этапе восстановления начинает формироваться видовая и ранговая структура населения жуелиц, характерная для терминальных стадий сукцессии в зрелых ельниках. Двухмерная конфигурация неметрического многомерного шкалирования (НМШ) показывает непрерывные и направленные изменения порядков доминирования видов от начального периода роста культур до сомкнутого насаждения (рис. 3). Признаки стабилизации ранговой структуры населения жуелиц заметны на стадии мелколиственной поросли. После рубок ухода в 10-летних посадках идут интенсивные изменения, связанные с распадом комплекса промежуточных гигрофильных видов и началом восстановления лесной мезо-

фильной группировки. По данным конфигурации НМШ с 25-летнего возраста культур начинаются автономные преобразования внутри комплекса восстанавливающихся видов жуелиц. При этом наблюдается снижение интенсивности структурных изменений в населении жуелиц по сравнению с более ранними возрастами еловых посадок.

Стабилизацию структурных изменений подтверждает расчет функции автокорреляции с лагом от 1 до 6, отдельно для первого и последнего десятилетия развития еловых посадок (рис. 4). Для всех значений лага устойчивость во времени порядка доминирования видов выше в пределах последнего десятилетия. С увеличением временного промежутка между годами наблюдений структурные различия заметно быстрее увеличиваются для данных первого десятилетия. Отметим, что динамика значений автокорреляции и конфигурация НМШ показывают продолжение направленных изменений структуры населения жуелиц на уровне 30-летнего возраста культур, но по форме эти изменения уже ближе к циклическим.

Одновременно со стабилизацией ранговой структуры возрастает устойчивость во времени состава доминантных видов жуелиц. Формируется типичная, в том числе и для зрелых лесных экосистем южной тайги, группа преобладающих по обилию видов (*C. hortensis*, *C. caraboides*, *P. oblongopunctatus*, *P. niger*, *P. melanarius*, *C. micropterus*). Межгодовая общность состава доминантов в последнее десятилетие становится почти независимой от временного лага и составляет в среднем 77% (от 68 до 100% по индексу Жаккара). Сохраняет динамичность состава субдоминантная группа, которая включает экологически разнородные элементы, в том числе виды, адаптированные к нарушениям лесных экосистем. Средняя общность состава этой группы по индексу Жаккара 42% (от 17 до 68%). По данным рис. 4 стабилизация доминантной группы в целом повышает устойчивость ранговой структуры населения жуелиц. Порядок доминирования видов уже меньше зависит от локальных сукцессионных замещений и больше от общих для территории колебаний внешних факторов, таких как погодные условия. Межгодовые изменения численности, связанные с резкими погодными аномалиями, как правило, синхронизированы для массовых видов жуелиц, что поддерживает стабильность ранговой структуры.

Возникает вопрос об оценке восстановительных процессов по отношению к ненарушенным экосистемам ельников заповедника. На уровне 30–35 лет возраста культуры общность ранговой структуры населения жуелиц с населением зрелых ельников составляет по коэффициенту Спирмена от 0.75 до 0.83. Рассматривая эти значения как ориентир, у нас есть возможность срав-

нить данные по культурам с многолетними наблюдениями за естественным возобновлением леса на сплошном ветровале 1996 г. в ельнике неморально-кисличном. На уровне 20 лет после начала сукцессии общность порядков доминирования в населении жужелиц по отношению к населению ненарушенных ельников составляет на ветровале 0.52 и 0.58 в культурах. Однако условия предшествующего развития возобновления резко различаются для этих динамических рядов. Механизированные летние лесозаготовки связаны с обширными повреждениями значимых для биоты верхних почвенных горизонтов. Уничтожение подстилки, минерализация и уплотнение поверхности достигают 90% от площади вырубок (Исаев, 1979). Сходные явления возникают при посадке ели в отвалы плужных борозд. Естественные процессы восстановления прерываются рубками ухода за культурами.

В отличие от вырубок на сплошных ветровалах в значительной мере остаются участки ненарушенной почвы; условия освещенности и гидротермического режима не имеют таких радикальных изменений, как на лесосеках (Скворцова и др., 1983; Карпачевский и др., 1999). В результате намного лучше сохраняется исходное население жужелиц. Это подтверждают сравнительные расчеты коэффициентов Спирмена на разных возрастных уровнях после начала сукцессии. На уровнях от 5 до 15 лет после начала возобновления общность ранговой структуры населения жужелиц с населением зрелых, ненарушенных ельников составляет для культур от -0.06 до 0.09 ; для ветровала — от 0.77 до 0.58 . Характерно последовательное снижение этой корреляции по мере развития на ветровале комплекса видов — индикаторов нарушенности экосистем ельников южной тайги. Сближение к 20 годам значений общности ранговой структуры жужелиц с населением ненарушенных ельников на вырубке и ветровале показывает, что активность восстановительных процессов на ранних этапах возобновления значительно выше в еловых посадках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение отметим основные моменты анализа восстановительной динамики населения жужелиц в еловых культурах.

При существующей технологии ухода за посадками на вырубках восстановление популяций фоновых для южно-таежных лесов видов жужелиц происходит на уровне 20-летнего возраста культур. Развитие популяций этих видов на площади культур, как правило, совпадает с общими для территории волнами подъема их численности. Вероятно, в эти периоды также увеличиваются миграционные потоки жужелиц из прилегаю-

щих лесов при условии технологии лесозаготовок, которая сохраняет такую возможность.

Восстановительный период в большинстве случаев включает фазу медленного нарастания, затем быстрый рост, приближающийся к экспоненциальной зависимости. Далее, после фазы иногда значительного спада устанавливаются типичные для лесных южно-таежных экосистем уровни относительного обилия видов жужелиц, и начинается формироваться порядок их доминирования в населении. На уровне 30-летнего возраста культур заметно снижается скорость сукцессионных изменений ранговой структуры населения жужелиц и стабилизируется состав доминантной группы видов.

По данным анализа ранговой структуры наблюдается быстрое ее приближение к эталонным характеристикам ненарушенных сложных ельников между 15 и 25 годами возраста культур. Сравнение с естественным возобновлением леса на сплошном ветровале показывает, что на ветровале намного лучше сохраняется исходное население жужелиц ненарушенного ельника. Однако к 20-летнему возрасту скорость восстановления в еловых культурах компенсирует это различие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В., Матвеев В.А. Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение его на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 131–143.
- Грюнталь С.Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины. М.: Галлея-принт, 2008. 484 с.
- Исаев В.И. Изменение экологической среды в результате сплошных рубок леса // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1979. Т. 2. С. 249–257.
- Карпачевский Л.О., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. Демутационные процессы в нарушенных сплошных ветровалах еловых лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: РБО, 1999. С. 380–387.
- Орлов В.А. Жужелицы рода *Carabus* L. в Московской области // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 113–120.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Побединский А.В. Рубки и восстановление в таежных лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1973. 199 с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 187 с.
- Старостина К.Ф. Роль синузид нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 246–255.

Huhta V. Evaluation of different similarity indices as measures of succession in arthropod communities of the forest floor after clear-cutting // *Oecologia*. 1979. V. 41. № 1. P. 11–23.

Koivula M. Boreal carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce

stands // *Annales Zoologici Fennici*. 2002. V. 39. P. 131–149.

Skłodowski J.W. Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża Forest, Poland: from primeval forest to managed woodlands of various ages // *Entomologica Fennica*. 2006. V. 17. P. 296–314.

Regeneration Dynamics of the Ground Beetles Population in Forest Cultures of Southern Taiga Subzone

E. D. Korobov*

Central Forest State Nature Biosphere Reserve, p/o Reserve, Nelidovo district, Tver region, 172521 Russia

*E-mail: edkorobov@yandex.ru

The article presents long-term data on the successional dynamics of the population of ground beetles in spruce stands of the southern taiga subzone (Tver region). The regenerative potential of planted forest stands was estimated for nemoral forests with inhibited natural regeneration of spruce. The rank structure of ground beetle complexes was used as a test indicator. It was found that the active populations recovery of various ground beetle species occurs in the 20-year-old age of spruce plantings and, as a rule, coincides with waves of the general growth of these species number on the territory. Subsequently, the rate of changes in the rank structure decreases and the composition of the dominant group of species stabilizes. Between the ages of 15 and 25, the species dominance orders are rapidly approaching the characteristics of undisturbed southern taiga spruce forests. Comparison with natural regeneration of forests on a continuous windblow shows that after the windblow, the population of ground beetles is preserved much better than in the felling. However, by the age of 20, the rate of recovery in spruce crops compensates for this difference.

Keywords: forest cultures, ground beetles, regeneration, succession dynamics, rank structure.

REFERENCES

Arnol'di K.V., Matveev V.A., Naselenie zhuzhelits (*Carabidae*) elovykh lesov u yuzhnogo predela taigi (Mariiskaya ASSR) i izmenenie ego na vyрубkakh (Population of ground beetles (*Carabidae*) in spruce forests near the southern limit of the taiga (Mari ASSR) and its change in clearings), In: *Ekologiya pochvennykh bespozvonochnykh* (Ecology of soil invertebrates), M.: Nauka, 1973, pp. 131–143.

Gryuntal' S.Y., *Organizatsiya soobshchestv zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesov Vostochno-Evropeiskoi (Russkoi) ravniny* (Organization of communities of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of the forests of the East European (Russian) Plain), M.: Galleya-print, 2008, 484 p.

Huhta V., Evaluation of different similarity indices as measures of succession in arthropod communities of the forest floor after clear-cutting, *Oecologia*, 1979, Vol. 41, No. 1, pp. 11–23.

Isaev V.I., *Izmenenie ekologicheskoi sredy v rezul'tate sploshnykh rubok lesa* (Changes in the ecological environment as a result of clearcutting), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 1979, Vol. 2, pp. 249–257.

Karpachevskii L.O., Kuraeva E.N., Minaeva T.Y., Shaposhnikov E.S., Demutatsionnye protsessy v narushennykh sploshnymi vetrovalami elovykh lesakh (Demutation processes in spruce forests disturbed by continuous windblows), In: *Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya* (Succession processes in Russian reserves and problems of biodiversity conservation), St. Petersburg: RBO, 1999, pp. 380–387.

Koivula M., Boreal carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce stands, *Annales Zoologici Fennici*, 2002, Vol. 39, pp. 131–149.

Orlov V.A., Zhuzhelitsy roda *Carabus* L. v Moskovskoi oblasti (Ground beetles of *Carabus* L. genus in Moscow region), In: *Fauna i ekologiya pochvennykh bespozvonochnykh Moskovskoi oblasti* (Fauna and ecology of soil invertebrates of the Moscow region), M.: Nauka, 1983, pp. 113–120.

Pesenko Y.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in studies of fauna), M.: Nauka, 1982, 287 p.

Pobedinskii A.V., *Rubki i vosstanovlenie v taezhnykh lesakh SSSR* (Cutting and restoration in the taiga forests of the USSR), M.: Lesnaya prom-nost', 1973, 199 p.

Skłodowski J.W., Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża Forest, Poland: from primeval forest to managed woodlands of various ages, *Entomologica Fennica*, 2006, Vol. 17, pp. 296–314.

Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F., *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* (Ecological role of windthrows), M.: Lesnaya promyshlennost', 1983, 192 p.

Starostina K.F., Rol' sinuzii nizhnikh yarusov v regulyatsii vozobnovitel'nogo protsessa eli (The role of synusia of ground layer in the regulation of the renewal process of spruce), In: *Struktura i produktivnost' elovykh lesov yuzhnoi taigi* (Structure and productivity of spruce forests of southern taiga), Leningrad: Nauka, 1973, pp. 246–255.

УДК 574.635(470.40)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО В АРИДНЫХ РЕГИОНАХ РОССИИ

© 2021 г. М. К. Сапанов^а, *, М. Л. Сиземская^а

^аИнститут лесоведения РАН,
ул. Советская, 21, Московская область, Одинцовский район, с. Успенское, 143030 Россия

*E-mail: sapanovm@mail.ru

Поступила в редакцию 02.04.2020 г.

После доработки 10.10.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Применение клена ясенелистного в России было широко распространено в лесном хозяйстве и озеленении населенных пунктов. На современном этапе его считают одним из самых агрессивных инвазионных видов деревьев из-за высокой приживаемости самосева. Во многих регионах он занесен в местные “Черные книги флоры”. Длительными наблюдениями за состоянием, развитием и гибелью спонтанно укореняющихся особей клена показана степень экологического соответствия этого вида разным условиям местопроизрастания. Показано, что в естественные и искусственные лесные экосистемы самосевный клен ненадолго внедряется (в пределах жизненного цикла насаждений) на освободившиеся площади, например, после гибели лесобразующих пород, проведения рубок ухода, рекреационного сбоя почв. На безлесных территориях при наличии оптимальной влагообеспеченности он поселяется на нарушенных участках, даже на бесплодных грунтах, например, он обычен на приусадебных территориях, в городских скверах, в выемках вдоль транспортных путей. Такая “кочующая” стратегия позволяет ему занимать все новые и новые местообитания. Важно то, что семенные особи бесследно исчезают через 20–35 лет вследствие слабой конкурентной способности в борьбе за влагу и свет с аборигенными видами деревьев, кустарников и трав. За вековой период интродукции в России этот адвентивный вид не смог полностью натурализоваться и обрести свою экологическую нишу, тем не менее, в качестве посадочного материала следует ограничить его применение в пойменных лесорастительных условиях и озеленении населенных пунктов.

Ключевые слова: клен ясенелистный, семенное возобновление, нарушенный растительный покров, лесные экосистемы, инвазия, натурализация.

DOI: 10.31857/S0024114821030098

В России клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) используют более 100 лет, однако наибольшее распространение он получил с началом масштабных лесокультурных работ по защитному лесоразведению в середине XX в. Его популярность была связана с тем, что этот североамериканский вид хорошо приживается и быстро растет при нормальной влагообеспеченности на любых незасоленных типах почв, устойчив к болезням и вредителям, не поедается дикими и домашними животными. Со временем, в России и Западной Европе для многих территорий его признали инвазионным видом из-за трудно уничтожаемого обильного самосева, который легко вселяется и приживается на прилегающих к посадкам территориях (Лесная энциклопедия, 1985; Виноградова и др., 2010; Стародубцев, 2011; Erfmeier et al., 2011; Григорьевская и др., 2013; Straigté et al., 2015; Турчина, 2015; Колтунова, Кузьмин, 2017; Mayer et al., 2017; Campagnaro et al., 2018).

Отметим, что существует два мнения: с одной стороны, клен считают вполне приемлемым и надежным видом для лесных культур, с другой — относят его к наиболее опасным агрессивным древесным видам, способным к натурализации (Агролесомелиорация, 1966; Беспалова, 1981; Сапанов, 2003; Виноградова и др., 2010; Емельянов, Фролова, 2011). На наш взгляд, обе точки зрения должны быть приняты к сведению при закладке тех или иных древостоев с участием клена ясенелистного. Иными словами, к этому виду необходимо относиться, по крайней мере, дифференцировано, руководствуясь как его функциональной ценностью (например, в защитном лесоразведении), так и возможностью нанесения вреда окружающим растительным экосистемам (например, при озеленении населенных пунктов). Поэтому важно знать особенности его функционирования не только в культурах, но и при спонтанном внедре-

нии в естественные биогеоценозы в широкой амплитуде почвенно-гидрологических условий.

В работе представлены результаты многолетних наблюдений за жизненной стратегией клена ясенелистного в естественных и искусственных экосистемах аридных регионов России для определения степени его экологического соответствия тем или иным условиям местопроизрастания. Особое внимание уделяется его долголетию и возобновительной способности как основным факторам, которые регулируют длительность его существования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования является клен ясенелистный, получивший широкое распространение на территории России в лесных культурах, дендрариях, озеленении. Отличительной особенностью наших исследований является мониторинг развития и состояния вида в течение многих десятилетий (с 1978 г.) в разных условиях местопроизрастания. Анализируются результаты собственных наблюдений, литературные материалы, а также данные лесоустройства Западно-Казахстанского управления природных ресурсов (г. Уральск) по особенностям функционирования существующих древостоев, их возрастной динамике, семенному и порослевому распространению вида. Исследования проведены на участках, которые находятся, главным образом, в Северном Прикаспии, междуречье Волги и Урала. Основные объекты расположены на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН (Волгоградская область, Палласовский район).

Особое внимание уделялось изучению внедрения данного вида в естественные и искусственные лесные экосистемы, а также распространению на исконно безлесных аридных территориях, в том числе дендрариях, парках, на нарушенных землях – вдоль транспортных путей и на приусадебных участках. В течение многих десятилетий фиксировалось развитие, состояние и продолжительность жизни посаженных и самосевных экземпляров клена, особенности сукцессий в древостоях с его участием на разных типах почв, в том числе на гидроморфных (с доступными грунтовыми водами). Были использованы общепринятые в лесоведении, почвоведении, гидрологии стандартные методы полевых исследований. В местах внедрения самосева отмечалось состояние почвенного и растительного покрова, водно-физические свойства почв и грунтов с выявлением путей дополнительного влагонакопления.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Клен ясенелистный начали интенсивно использовать в защитном лесоразведении с середи-

ны 1950-х годов. Его широкая экологическая пластичность позволяла получать при достаточной влагообеспеченности устойчивые древостои в широкой амплитуде лесорастительных условий. Однако было замечено, что он обладает нежелательной способностью к самостоятельному освоению новых территорий вследствие высокой приживаемости самосевных экземпляров на фоне высокой семенной продуктивности. При этом возникает опасность спонтанной замены аборигенных видов в лесных экосистемах, а также нежелательное внедрение самосева на участках с нарушенным почвенным покровом. С переходом особей в фазу плодоношения продолжается дальнейшая экспансия с отчуждением все новых и новых территорий. Аналогичный “кочующий” тип распространения присущ многим видам аборигенных кустарников (Серебряков, 1962). С учетом такой жизненной стратегии клена он был отнесен в разряд потенциально опасной инвазии и занесен в так называемые “Черные книги” во многих регионах России и Западной Европы (Дгебуадзе, 2014; Клинг и др., 2014; Турчина, 2015; Merceron et al., 2016).

К инвазионным растениям принято относить чужеродные виды, которые натурализуются, образуя самовоспроизводящиеся популяции вне пределов своего ареала, нанося непоправимый ущерб аборигенным экосистемам. Ключевой характеристикой является их широкое географическое распространение и неопределенно долгое существование. При этом эффект полной натурализации видов-вселенцев не всегда можно доказать (Биологические инвазии ..., 2004). На наш взгляд, это связано с большой продолжительностью периодов жизни деревьев и отсутствием постоянных наблюдений за происходящими процессами на фиксированных участках, например, в течение 50–100 лет. Приводимые в публикациях примеры указывают, главным образом, лишь на факт спонтанного вселения и сохранности в первые десятилетия жизни. Полученные статистически достоверные данные по лесорастительным условиям распространения, степени участия вида, возрасту и другим параметрам обычно относятся к результатам непродолжительных полевых наблюдений. Такие исследования лишь указывают на “потенциальную” угрозу и встречаемость клена, но не позволяют определить достоверное направление сукцессионных процессов в растительных экосистемах.

Как видим, для выявления сценариев неопределенно долгого существования (натурализации) клена ясенелистного необходимо изучить возможность его непрекращающегося семенного и/или вегетативного размножения как на постоянных пробных площадях, так и новых завоеванных им участках. В первом случае возможно получение достоверных результатов о долголетию

первоначально вселившихся особей, их дальнейшей возобновительной способности, а также появлении обусловленных его присутствием обратимых и необратимых изменений в биогеоэкологических компонентах (видовом разнообразии растительности, почвенно-гидрологических условиях и др.). Во втором — выявить механизмы его сохранности при “кочующей” стратегии выживания с захватом новых территорий, тем самым определив возможность экспансии или, наоборот, затухания этого процесса.

Лишь такие исследования могут определить статус вида и обосновать правомерность применения к нему термина “инвазионный вид” или более нейтральных терминов: “виды-вселенцы”, “чужеродные виды” (Дгебуадзе, 2014). Это особенно важно в связи с необходимостью назначения и проведения относительно них заградительных и профилактических мероприятий.

На данном же этапе существует некая научная неопределенность по отнесению данного вида к инвазиям, так как недостаточно изучено его “поведение” во временном аспекте. Это тем более важно в практическом плане для определения возможности его использования как в лесокультурных, так и озеленительных целях. В этой связи, рассмотрим более подробно особенности его развития и сохранности в разных условиях местопрорастания.

Клен ясенелистный в естественных лесорастительных условиях. В существующих публикациях о заселении кленом естественных лесных экосистем приведены данные лишь о первичном его “вторжении”. Указывается, что лучше всего этот вид приживается в пойменных лесах, однако встречается и в более сухих лесорастительных условиях (Saccione et al., 2010; Емельянов, Фролова, 2011; Дудкин, Иванов, 2014; Straigytė et al., 2015; Mayer et al., 2017; Campagnaro et al., 2018). В целом выявлено, что основным условием его вселения является наличие некоторой нарушенности в экосистемах, например, рубками главного пользования, повреждением древостоев вредителями, рекреационным сбоем почвы. В ряде публикаций констатируется факт его внедрения без указания особенностей мест укоренения. Отличительной особенностью многих из них является признание клена таким видом, который якобы “имеет значительный потенциал” для вытеснения аборигенных видов: ольхи, ив, тополей, дуба и др. В то же время, имеются прогнозы вытеснения клена ясенелистного мягколистными древостоями с примесью дуба и ясеня на участках самозарастания заброшенных поселений в лесной зоне после аварии на Чернобыльской атомной станции (Багинский, Кудин, 2009).

Наибольшее беспокойство вызывают случаи внедрения клена в естественные пойменные лес-

ные экосистемы с возможностью необратимого вытеснения им аборигенных видов деревьев и кустарников (Емельянов, Фролова, 2011; Григорьевская и др., 2013). Очевидно, это связано с тем, что в интразональных гидроморфных условиях пойм рек имеются значительные площади старовозрастных культур середины XX в. с участием клена ясенелистного, которые дают жизнеспособный самосев на соседних нарушенных участках и в прибрежной полосе.

Рассмотрим состояние клена ясенелистного в пойменных условиях низовой р. Урал в пределах Западно-Казахстанской области (Республика Казахстан). Здесь впервые его ввели в культуры в составе других лесных пород в 1940–1947 гг., затем посадки интенсивно продолжались в 1949–1952 гг. Значительная часть культур погибла из-за отсутствия агротехнических уходов и сильной засухи 1949–1950 гг. При осуществлении уходов эти насаждения имели хорошую сохранность, наилучшие из них, по инвентаризации 1955 г., в возрасте 9–11 лет обладали высотой 7.5–9 м (Никитин, 1957). По лесоустроительным данным Западно-Казахстанского управления природных ресурсов (г. Уральск) в пойме реки имеется достаточное число естественных лесных экосистем с внедрившимся кленом ясенелистным. Однако если оценить его участие в динамике развития на одних и тех же участках, заметно его постепенное подавление аборигенными видами. Например, в Январском лесничестве (квартал 22, выдел 15) в 1982 г. смешанный 35-летний древостой состоял из 8 единиц клена ясенелистного (Кя), 2 — вяза гладкого (Вг) и единичных экземпляров тополя черного (Тч). Средняя высота клена (как и других пород) была около 14 м при диаметре 14 см. Инвентаризация 2016 г. показала естественное омоложение клена (средний возраст 30 лет) с увеличением в составе древостоя доли тополя черного (6Кя3Тч1Вг) и уменьшением таксационных показателей клена: высота — 6 м, диаметр — 6 см, тогда как тополь имел высоту 14 м при диаметре 16 см.

Аналогичный сценарий сукцессии произошел на двух участках в 21 квартале этого же лесничества (выделы 3 и 13), где в составе 25-летних чистых кленовников (тополь черный присутствовал в единичных экземплярах) через 34 года произошло изменение (7Кя2Тч + Вг и 6Кя2Тч1Вг соответственно) с доминированием по высоте тополя черного над кленом (16–18 м и 10–13 м, соответственно). Как видим, в процессе развития этих древостоев отмечается постепенное подавление адвентивного клена ясенелистного аборигенным тополем черным. Очевидно, такой сценарий сукцессии является здесь основным, такой сценарий сукцессии является здесь основным, хотя имеется аналогичная работа, составленная по материалам лесоустройства, в которой прогнозируется пугающий сценарий всеобъемлющей смены аборигенных лесных видов на клен ясенелистный

(Колтунова, Кузьмин, 2017). Впрочем, на наш взгляд, в эту публикацию были включены, в том числе, созданные из него культуры.

Процесс исхода этого вида клена мы наблюдали при самозарастании заброшенного пруда, который расположен в Северном Прикаспии. Отличительной особенностью этого объекта является хорошее увлажнение за счет снегосбора и наличие доступных пресных грунтовых вод, а, главное, расположение в 300 м дендрария Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН, который был создан в 1951–1952 гг. В начале 1980-х годов в это искусственное понижение рельефа с бесплодным грунтовым субстратом спонтанно вселилось около 40 пионерных видов деревьев и кустарников, в том числе, клен ясенелистный. В дальнейшем сформировалась устойчивая тополево-ивово-лоховая лесная экосистема квазитугайного облика с единичным включением клена во втором ярусе. Для этих гидроморфных лесорастительных условий экологический потенциал клена, учитывающий численность самосева, его сохранность, состояние и возобновительную способность, оказался довольно низким в равной межвидовой конкурентной борьбе с другими видами (Сиземская и др., 1995; Сиземская, Сапанов, 2002). На современном этапе эти деревья постепенно гибнут. Оставшиеся суховершинные материнские женские экземпляры продолжают плодоносить и давать самосев, который весь погибает из-за сильного затенения почвы сомкнутым пологом смешанного древостоя. Отметим также, что здесь деревья клена не дают жизнеспособного порослевого возобновления с образованием устойчивых клонов, как, например, произрастающий здесь же тополь белый. Наблюдение за этим лесным участком в течение многих десятилетий показывает, что основным механизмом его подавления является уменьшение освещенности, поэтому полный исход клена здесь неминуем. Как видим, даже в экологически оптимальных лесорастительных гидроморфных условиях клен не может удержать временно завоеванное жизненное пространство из-за неминуемого затенения другими видами деревьев и кустарников. Хотя клен настолько светолюбив, что в смешанных насаждениях способен менять направление роста ствола в зависимости от условий освещения, именно поэтому многие особи имеют искривленные стволы (Костина и др., 2013).

В целом нам не известны биогеоцентрические работы с описанием заметного участия этого адвентивного вида в сукцессионных процессах существовавших ранее и вновь образующихся естественных лесных экосистем с убедительным доказательством каких-либо выявленных механизмов необратимого подавления им аборигенных видов. Наблюдаемые на данном этапе экземпляры представляют собой ранее внедрившиеся особи,

которые в дальнейшем, очевидно, будут исчезать в результате межвидовой конкуренции без оставления потомства. По крайней мере, до сих пор нет убедительных доказательств бесспорной истинной натурализации клена в лесах России, хотя с момента его интенсивной интродукции прошло много времени, которого достаточно для смены нескольких поколений. Надо признать, что проблема долговременного участия клена в формировании естественных лесных биогеоценозов, особенно в интразональных гидроморфных лесорастительных условиях, вполне актуальна и мало изучена, поэтому необходимо проведение специальных исследований с закладкой постоянных пробных площадей.

Клен ясенелистный в искусственных лесных экосистемах. Рассмотрим жизненную стратегию этого вида в искусственных лесных экосистемах, созданных на исконно безлесных степных типах почв. Здесь, на любых типах почв (от светло-каштановых слабозасоленных и до настоящих степных черноземов) чистые и смешанные кленовые насаждения различаются по степени устойчивости и долголетию в зависимости от количества доступной влаги. Быстрее всего в течение первого-, второго десятилетия жизни культур клен погибает на автоморфных типах почв, тогда как на гидроморфных пойменных и лугово-каштановых почвах локальных понижений рельефа с доступными грунтовыми водами и черноземах они могут расти в течение нескольких десятилетий. При этом самосев клена может распространяться не только в границах созданных лесонасаждений, но и за его пределами. Тем не менее, при оставлении их в режиме саморазвития (без вмешательства человека) такие древостои обречены на исчезновение (Сапанов, Быков, 1991; Сенкевич, Оловяникова, 1996; Сапанов, 2010).

Приведем некоторые конкретные примеры наблюдений за состоянием самосевого клена в лесных культурах на гидроморфных лугово-каштановых почвах в Северном Прикаспии.

Первый участок 1934 г. посадки представлял собой смешанные культуры с преобладанием нескольких видов тополей с изначально включенным кленом ясенелистным. При постепенном распаде древостоя в 25–35-летнем возрасте погибали все виды, в том числе и клен, однако жизненное пространство в образующихся “окнах” занимал, в основном, его самосев. Это способствовало возникновению со временем разновозрастного чистого мертвопокровного кленовника. Мы даже предположили возможность долговременного его существования за счет естественной ротации экземпляров (Сапанов, Быков, 1991). Однако этот древостой просуществовал всего 20–25 лет. На современном этапе участок занят рудеральными видами травяной растительности. Как



Рис. 1. Чистые культуры клена ясенелистного 1952 г. посадки: а – общий вид насаждения; б – 67-летний экземпляр; в – разновозрастные самосевные экземпляры внутри насаждения; г – разновозрастный самосев вне насаждения.

видим, спонтанно возникший чистый кленовник был лишь промежуточной стадией восстановительной сукцессии.

Второй участок 1951 г. посадки представлен культурами дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) с примесью груши обыкновенной (*Pyrus communis* L.). В 40-летнем возрасте древостоя после проведения 50%-х низовых рубок ухода освободившееся пространство было быстро занято многочисленным самосевом клена от плодоносящих взрослых деревьев, произрастающих в приопушечной зоне. При этом на контрольном участке его не было вовсе. В течение многих лет клен развивался в конкурентной борьбе друг с другом, а также с дубом и грушей. К 62-летнему возрасту насаждения дубовый полог почти сомкнулся, клен же, как и груша, сохранился в небольших окнах в виде ослабленных единичных экземпляров второго яруса древостоя. Новый самосев под пологом так и не появился (Сапанов, 2010).

Третий участок 1924 г. посадки. Первоначальный породный состав нам не известен, однако уже в 40 лет (1965-е годы) древостой представлял собой чистый кленовник (с причудливо изогнутыми стволами деревьев), который полностью исчез к 70-летнему возрасту насаждения.

Четвертый участок 1952 г. посадки. Первоначальный породный состав нам также не известен.

К 2019 г. эта лесная полоса сохранилась в виде мертвопокровного чистого кленовника с верхней высотой около 11–12 м (рис. 1а). Срединная часть древостоя представлена единичными посаженными ослабленными деревьями толщиной до 45 см (рис. 1б) или такими же порослевыми стволами толщиной до 30 см, основная же площадь занята разновозрастными семенными экземплярами (рис. 1в). Именно такие насаждения дают основания предполагать возможность неопределенно долгой ротации клена семенным возобновлением, однако продолжительность жизненного цикла данного кленовника, в возрастных рамках развития древостоев, по аналогии с развитием насаждений на первом и третьем участках, по видимому, также скоротечна. Все эти случаи указывают, что в пределах существующих лесонасаждений в долгосрочной перспективе клен ясенелистный не представляет большой опасности, так как его исход предопределен слабой конкурентной способностью не только с другими видами деревьев и кустарников, но даже с аборигенной травяной рудеральной растительностью. Может быть поэтому мы не встречали в природе и нам также не известны работы, в которых бы приводились примеры существования долговечных самовозобновляющихся кленовников на месте лесных культур или хотя бы его за-

метного доминирования в сукцессиях смешанных древостоев. Иными словами, в искусственных лесных экосистемах, выращиваемых на исконно безлесных территориях, его полная натурализация, очевидно, также невозможна.

Клен ясенелистный на антропогенно нарушенных территориях. На исконно безлесной целине этот вид не селится, так как не может составить конкуренцию аборигенным видам травянистых растений. Все отмеченные случаи внедрения самосева приурочены к нарушенным почвам с уничтоженной растительностью. Стоит еще раз отметить, что основная часть работ относится клен к “потенциально опасной инвазии” на основе изучения его первичного расселения (Medrzycki, Pabjanek, 1999; Фирсов, Бялт, 2015; Леонтьев, Зверева, 2016).

Оказалось, что клен более требователен к обилию влаги в почве, чем к его плодородию. Поэтому взрослые деревья или даже заросли из них можно встретить в хорошо увлажненных местах, например на обнаженных грунтах глубоких выемок вдоль дорог, в огородах, местах сбора дождевой воды с крыш зданий. Его можно обнаружить в городских парках, скверах, дендрариях, где условия конкуренции за влагу с другими растениями сведены к минимуму за счет уничтожения травянистых растений (прополкой, вытаптываем) или вблизи пропускающего воду защитного экрана: асфальтового покрытия, брусчатки, бетонных плит. Именно такие места являются отправной точкой его дальнейшего расселения на другие аналогичные участки. Остается открытым вопрос эффективности такой “кочующей” стратегии, на который не отвечает большинство работ по инвазионности клена, так как основной упор в них делается на его “встречаемость”, а не на дальнейшее существование в таких условиях (Виноградова и др., 2010; Григорьевская и др.; Дудкин, Иванов, 2014; Леонтьев, Зверева, 2016 и др.).

Приведем наиболее яркие примеры исхода такого самосевого клена. В дендрарии Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН (посадка 1951–1953 гг.) этот вид представлял большую проблему, так как его многочисленный самосев, исчисляемый тысячами экземпляров, заселял пахотные участки и места гибели других интродуцентов (Сенкевич, Оловяникова, 1996). Затем в дендрарии в 1990-е годы были прекращены агротехнические и лесоводственные уходы. Это вызвало зарастание свободных участков, главным образом, травяной и кустарниковой растительностью. Самосевный клен ясенелистный не выдержал конкуренции с ними, поэтому в настоящее время здесь сохранились лишь единичные 20–25-летние суховершинные, ослабленные экземпляры. На другом зарастающем старопахотном участке (рис. 1г) самосевный клен представ-

лен ослабленными низкорослыми экземплярами, которые со временем также погибнут. На это указывает отсутствие у них явно выраженного мертвоточного приствольного круга, что свидетельствует о слаборазвитой горизонтальной корневой системе дерева.

Иная картина наблюдается в населенных пунктах, где при оптимальной влагообеспеченности клен сохраняется в течение нескольких десятилетий. Именно здесь он вызывает беспокойство, так как обильно плодоносит, интенсивно заселяет нарушенные участки и трудно поддается уничтожению. Остается открытым вопрос о ротации самосеменных особей с момента их первого появления от посаженного материнского дерева. Это связано с необходимостью длительных наблюдений, а также отсутствием объективных предпосылок к такой ротации, так как спонтанному самораспространению необходимо совпадение следующих условий: наличие плодоносящих деревьев, небольшое расстояние для переноса семян до нового места, которое должно быть достаточно влажным и свободным от другой растительности, а также отсутствие хозяйственных мероприятий по его уничтожению. Очевидно, что ни в каких регионах России нет таких объективных предпосылок, иначе за более чем столетний период интродукции клен бы стал везде обычным деревом. По классификации Н.С. Камышева (1959), по-видимому, его можно отнести к хомофитам, т.е. таким видам, которые занимают пустыри и другие неудобья, а вслед за А.В. Кожевниковым (1935) причислить к растениям, которые появляются на непродолжительное время и затем бесследно исчезают.

Как видим, основное утверждение о потенциальной опасности клена для естественных растительных экосистем и о его возможном неконтролируемом распространении на нарушенных участках в долгосрочной перспективе является несколько преувеличенным, так как этот вид во всех условиях местопроизрастания не натурализуется из-за слабой способности к межвидовой конкуренции за влагу и свет с аборигенной растительностью. Однако все же не стоит вводить его в культуру вблизи оптимальных условий для расселения, например, в поймах рек, а также озеленительные насаждения населенных пунктов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование клена ясенелистного в России было широко распространено в лесном хозяйстве и озеленении. На современном этапе его причисляют к агрессивным инвазионным видам и заносят в региональные “Черные книги флоры”. Он легко вселяется в естественные лесные экосистемы при создании благоприятных для него условий (наличии вблизи материнских плодоносящих

деревьев, осветлении участков интенсивными рубками ухода, гибели лесобразующих пород, прокладке рекреационных троп и дорожек). Однако впоследствии, по-видимому, он не может натурализоваться из-за слабой конкурентной способности за влагу и свет с аборигенными видами деревьев, кустарников и трав.

В искусственные лесные экосистемы самосевный клен также проникает при освобождении жизненного пространства вследствие постепенной гибели деревьев, рубок ухода и других причин. Однако в дальнейшем летальный исход клена неизбежен, как после восстановления основного полога лесобразующей породы после рубок ухода (например, дуба черешчатого), так и после полного распада посаженных культур, проходя через стадию образования чистого разновозрастного кленовника.

Клен ясенелистный хорошо распространяется и приживается только на антропогенно нарушенных землях с уничтоженной травянистой растительностью, например, в населенных пунктах и вдоль транспортных путей. В местах с оптимальным увлажнением может образовывать небольшие куртины или расти отдельно стоящими деревьями, которые все же через 25–45 лет вытесняются аборигенной растительностью. Как видим, этот кочующий с места на место адвентивный вид легко занимает нарушенные участки. При отсутствии таких условий вблизи плодоносящих деревьев этот вид со временем, очевидно, полностью исчезает с территории. Необходимо указать, что до сих пор остаются неизученными отдельные вопросы экологических предпосылок и механизмов ротации в семенном возобновлении клена в некоторых условиях местопроизрастания.

Тем не менее можно констатировать, что за более чем столетний период интродукции клен не стал истинно инвазионным видом, способным заменить в процессе сукцессии аборигенные виды деревьев, кустарников и трав в пределах любых условий местопроизрастания.

В то же время, использование клена ясенелистного, по-видимому, необходимо ограничить, особенно в пойменных и озеленительных насаждениях, так как неминуемо появление на прилегающих территориях его трудно уничтожаемого самосева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агрореломелиорация. Под редакцией Суса Н.И. М.: Колос, 1966. 374 с.

Багинский В.Ф., Кудин М.В. Лесообразовательные процессы в местах поселений, перемещенных после аварии на Чернобыльской АЭС // Лесная таксация и лесоустройство. 2009. № 1(41). С. 12–17.

Беспалова А.Е. Естественное возобновление клена ясенелистного и других древесных пород в лесных полосах Калмыцкой АССР // Повышение устойчивости защитных насаждений в полупустыне. М.: Наука, 1981. С. 160–172.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Григорьевская А.Я., Лепешкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. К созданию черной книги Воронежской области // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 8–26.

Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.

Дудкин Е.А., Иванов А.И. Биологические инвазии в экосистемах пойм рек Суры и Хопра в пределах Пензенской области // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. 2014. № 5(21). С. 71–77.

Емельянов А.В., Фролова С.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 2. С. 40–43.

Камышев Н.С. Состояние и динамика засоренности полей Каменной степи // Труды Воронежского университета. 1959. Т. 56. Вып. 1. С. 17–30.

Клинг А.П., Гайвас А.А., Кумпан В.Н. Средства борьбы с кленом ясенелистным в садах и парках в условиях Западной Сибири // Плодоводство и ягодоводство России. 2014. Т. 39. С. 105–109.

Кожевников А.В. Сорная и адвентивная флора Московского ботанического сада // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. биологии. 1935. Т. 44. № 4. С. 193–203.

Колтунова А.И., Кузьмин Н.И. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в Оренбуржье // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 5(67). С. 211–213.

Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И. О биологии клена ясенелистного в зеленых насаждениях Москвы // Российский журн. биологических инвазий. 2013. Т. 6. № 4. С. 32–43.

Леонтьев Д.Ф., Зверева К.А. Инвазия клена ясенелистного и облепихи по Московскому тракту на участке “Иркутск-Ангарск” // Бюллетень науки и практики. 2016. № 11(12). С. 40–44.

Лесная энциклопедия. М.: Советская энциклопедия, 1985. Т. 1. 563 с.

Никитин С.А. Лесорастительные условия низовий реки Урал // Труды Института леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 34. С. 7–27.

Сапанов М.К. Экология лесных насаждений в аридных регионах. Тула: Гриф и К, 2003. 248 с.

- Сапанов М.К. Возобновление и сохранность деревьев и кустарников в лесонасаждениях аридных регионов // Поволжский экологический журнал. 2010. № 2. С. 177–184.
- Сапанов М.К., Быков А.В. Особенности биогеоценотических и сукцессионных процессов в лесонасаждениях полупустыни Северного Прикаспия // Лесоведение. 1991. № 4. С. 15–24.
- Сенкевич Н.Г., Оловяникова И.Н. Интродукция древесных растений в полупустыне Северного Прикаспия. М.: ЦНИЭИуголь, 1996. 180 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Сиземская М.Л., Сапанов М.К. Некоторые подходы к оценке экологического потенциала древесных растений в полупустыне Северного Прикаспия // Поволжский экологический журнал. 2002. № 3. С. 268–276.
- Сиземская М.Л., Копыл И.В., Сапанов М.К. Заселение древесно-кустарниковой растительностью искусственных понижений мезорельефа в полупустыне Прикаспия // Лесоведение. 1995. № 1. С. 15–23.
- Стародубцева Е.А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский журн. биологических инвазий. 2011. № 3. С. 36–40.
- Турчина Т.А. Деструктивная роль интродуцентов и методы ее снижения в насаждениях ольхи черной засушливых областей // Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса. 2015. № 1(37). С. 98–105.
- Фирсов Г.А., Бялт В.В. Обзор древесных экзотов, дающих самосев в г. Санкт-Петербурге (Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 129–152.
- Campagnaro T., Brundu G., Sitzia T. Five major invasive alien tree species in European Union forest habitat types of the Alpine and Continental biogeographical regions // J. for Nature Conservation. 2018. V. 43. P. 227–238.
- Erfmeier A., Boehnke M., Bruelheide H. Secondary invasion of *Acer negundo*: the role of phenotypic responses versus local adaptation // Biological Invasions. 2011. V. 13. Iss. 7. P. 1599–1614.
- Mayer K., Haeuser E., Dawson W., Essl F., Kreft H., Pergl J., Pyšek P., Weigelt P., Winter M., Lenzner B., van Kleunen M. Naturalization of ornamental plant species in public green spaces and private gardens // Biological Invasions. 2017. V. 19. Iss. 12. P. 3613–3627.
- Medrzycki P., Pabjanek P. Linking land use and invading species features: A case study of *Acer negundo* in Bialowieza village (NE Poland) // 5th International Conference on Ecology of Invasive Alien Plants. Plant invasions: species ecology and ecosystem management. Sardinia, Italy. Oct. 13–16, 1999. P. 123–132.
- Merceron N., Lamarque L., Delzon S., Porté A. Killing it Softly: Girdling as an Efficient Eco-friendly Method to Locally Remove Invasive *Acer negundo* // Ecological Restoration. 2016. V. 34. № 4. P. 297–305.
- Saccone P., Brun J.-J., Michalet R. Challenging growth-survival trade-off: a key for *Acer negundo* invasion in European floodplains? // Canadian J. Forest Research. 2010. V. 40. Iss. 10. P. 1879–1886.
- Straighty L., Cekstere G., Laivins M., Marozas V. The spread, intensity and invasiveness of the *Acer negundo* in Riga and Kaunas // Dendrobiology. 2015. V. 74. P. 157–168.

Ecological Features of the Ash-Leaved Maple Regrowth in Russia's Arid Regions

M. K. Sapanov¹, * and M. L. Sizemskaya¹

¹Institute of Forest Science of the RAS, Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia

*E-mail: sapanovm@mail.ru

The use of the ash-leaved maple in Russia used to be widespread in forestry and settlements landscaping. However, at the moment it is considered one of the most aggressive invasive tree species due to the high survival rate of its self-seeding offspring. In many regions it is listed in the local Black Books of Flora. Long-term observations of the condition, development and death of spontaneously rooting maple specimens have shown the degree of ecological compliance of this species with different habitat conditions. It is shown that self-sown maple is introduced into natural and artificial forest ecosystems for a short time (within the life cycle of plantations) on the vacated areas, for example, after the death of forest-forming species, thinning, and recreational compaction of soils. In treeless areas with optimal moisture supply, it settles in disturbed areas, even on barren soils, for example, it is rather common in private gardens, in city squares, in recesses along transport routes. Such a “nomadic” strategy allows it to occupy more and more habitats. It is important that seed individuals disappear without a trace after 20–35 years due to a weak competitive ability in a struggle for moisture and light with native species of trees, shrubs and grasses. Over the centuries-old period of introduction in Russia, this adventive species could not fully naturalize and find its ecological niche; nevertheless, as a planting material, its use should be limited to the floodplain forest conditions and landscaping of settlements.

Keywords: ash-leaved maple, seed regeneration, disturbed vegetative cover, forest ecosystems, invasion, naturalization.

REFERENCES

- Agrolesomeliorsiya*, (Agricultural amelioration), Moscow: Kolos, 1966, 374 p.
- Baginskii V.F., Kudin M.V., Lesoobrazovatel'nye protsessy v mestakh poselenii, peremeshchennykh posle avarii na Chernobyl'skoi AES (Formation of forest on the site of localities resettled after the Chernobyl accident), *Lesnaya tak-satsiya i lesoustroistvo*, 2009, No. 1 (41), pp. 12–17.
- Bespalova A.E., Estestvennoe vozobnovlenie klena yasenelistnogo i drugih drevesnykh porod v lesnykh polosakh Kalmytskoi ASSR (Natural renewal of ash-leaved maple and other tree species in the forest belts of the Kalmyk ASSR), In: *Povyshenie ustoychivosti zashchitnykh nasazhdenii v polupustyne* (Increasing the stability of protective plantations in the semi-desert), Moscow: Nauka, 1981, pp. 160–172.
- Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh*, (Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004, 436 p.
- Campagnaro T., Brundu G., Sitzia T., Five major invasive alien tree species in European Union forest habitat types of the Alpine and Continental biogeographical regions, *Journal for Nature Conservation*, 2018, Vol. 43, pp. 227–238.
- Dgebuadze Y.Y., Chuzherodnye vidy v Golarktike: nekotorye rezul'taty i perspektivy issledovaniy (Invasions of alien species in Holarctic: some results and perspective of investigations), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2014, No. 1, pp. 2–8.
- Dudkin E.A., Ivanov A.I., Biologicheskie invazii v ekosistemakh poim rek Sury i Khopra v predelakh Penzenskoi oblasti (Biological invasions in the floodplain ecosystems of Sura river and Khoper river in Penza region), *XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoyashchego plyus*, 2014, No. 5 (21), pp. 71–77.
- Emel'yanov A.V., Frolova S.V., Klen yasenelistnyi (*Acer negundo* L.) v pribrezhnykh fitotsenozakh r. Vorona (*Acer negundo* L. in coastal phytocenoses of the Vorona river), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2011, Vol. 4, No. 2, pp. 40–43.
- Erfmeier A., Boehnke M., Bruehlheide H., Secondary invasion of *Acer negundo*: the role of phenotypic responses versus local adaptation, *Biological Invasions*, 2011, Vol. 13, Issue 7, pp. 1599–1614.
- Firsov G.A., Byalt V.V., Obzor drevesnykh ekzotov, dayushchikh samosev v g. Sankt-Peterburge (Rossiya) (Review of woody exotic species producing a self-sowing in Saint-Petersburg (Russia)), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2015, Vol. 8, No. 4, pp. 129–152.
- Grigor'evskaya A.Y., Lepeshkina L.A., Vladimirov D.R., Sergeev D.Y., K sozdaniyu chernoï knigi Voronezhskoi oblasti (The creation of a black book of Voronezh region), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2013, No. 1, pp. 8–26.
- Kamyshev N.S., Sostoyanie i dinamika zasorennosti polei Kamennoi stepi (The state and dynamics of the weediness of the Kamennaya Steppe fields), *Trudy Voronezhskogo universiteta*, 1959, Vol. 56, No. 1, pp. 17–30.
- Kling A.P., Gaivas A.A., Kumpan V.N., Sredstva bor'by s klenom yasenelistnym v sadakh i parkakh v usloviyakh Zapadnoi Sibiri (Means to combat *Acer negundo* in gardens and parks in Western Siberia), *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*, 2014, Vol. 39, pp. 105–109.
- Koltunova A.I., Kuz'min N.I., Klen yasenelistnyi (*Acer negundo* L.) v Orenburzh'e (The ash-leaved maple (*Acer negundo* L.) in Orenburgzhye), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 5 (67), pp. 211–213.
- Kostina M.V., Min'kova N.O., Yasinskaya O.I., O biologii klena yasenelistnogo v zelenykh nasazhdeniyakh Moskvy (Some biological features of *Acer negundo* L. in green plantations of Moscow), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2013, Vol. 6, No. 4, pp. 32–43.
- Kozhevnikov A.V., Sornaya i adventivnaya flora Moskovskogo botanicheskogo sada (Ruderal and adventive flora of the Moscow Botanical Garden), *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva ispytatelei prirody. Otd. biologii*, 1935, Vol. 44, No. 4, pp. 193–203.
- Leont'ev D.F., Zvereva K.A., Invaziya klena yasenelistnogo i oblepikhi po Moskovskomu traktu na uchastke "Irkutsk-Angarsk" (The invasion of ash-leaved maple and sea buckthorn on the Moscow path on site Irkutsk-Angarsk), *Byulleten' nauki i praktiki*, 2016, No. 11 (12), pp. 40–44.
- Lesnaya entsiklopediya* (Reference book of forest), Moscow: Sovetskaya entsiklopediya, 1985, Vol. 1, 563 p.
- Mayer K., Haeuser E., Dawson W., Essl F., Kreft H., Pergl J., Pyšek P., Weigelt P., Winter M., Lenzner B., van Kleunen M., Naturalization of ornamental plant species in public green spaces and private gardens, *Biological Invasions*, 2017, Vol. 19, Issue 12, pp. 3613–3627.
- Medrzycki P., Pabjanek P., Linking land use and invading species features: A case study of *Acer negundo* in Bialowieza village (NE Poland), *Plant invasions: species ecology and ecosystem management*, Proc. of 5th International Conference on Ecology of Invasive Alien Plants, Sardinia, Italy, October 13–16, 1999, pp. 123–132.
- Merceron N., Lamarque L., Delzon S., Porté A. Killing it Softly: Girdling as an Efficient Eco-friendly Method to Locally Remove Invasive *Acer negundo*, *Ecological Restoration*, 2016, Vol. 34, No. 4, pp. 297–305.
- Nikitin S.A., Lesorastitel'nye usloviya nizovii reki Ural (Forest sites in the lower reaches of the Ural River), *Trudy Instituta lesa*, 1957, Vol. 34, Moscow: Izd-vo AN SSSR, pp. 7–27.
- Saccone P., Brun J.-J., Michalet R., Challenging growth-survival trade-off: a key for *Acer negundo* invasion in European floodplains?, *Canadian Journal of Forest Research*, 2010, Vol. 40, Issue. 10, pp. 1879–1886.
- Sapanov M.K., Bykov A.V., Osobennosti biogeotsenoticheskikh i suksessionnykh protsessov v lesonasazhdeniyakh polupustyni Severnogo Prikaspiya (Specific features of biogeocoenotic and succession processes in the stands of the Northern Caspian semidesert), *Lesovedenie*, 1991, No. 4, pp. 15–24.
- Sapanov M.K., *Ekologiya lesnykh nasazhdenii v aridnykh regionakh* (Ecology of wood plantings in arid regions), Tula: Grif i K, 2003, 248 p.
- Sapanov M.K., Vozobnovlenie i sokhrannost' derev'ev i kustarnikov v lesonasazhdeniyakh aridnykh regionov (Renewal and conservation of trees and shrubs in artificial forests in arid regions), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2010, No. 2, pp. 177–184.
- Senkevich N.G., Olovyannikova I.N., *Introduktsiya drevesnykh rastenii v polupustyne Severnogo Prikaspiya* (Introduction of trees in semi-desert of northern Caspian region), Moscow: TsNIEIugol', 1996, 180 p.

- Serebryakov I.G., *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* (Ecological morphology plant), Moscow: Vysshaya shkola, 1962, 379 p.
- Sizemskaya M.L., Kopyl I.V., Sapanov M.K., Zaselenie drevesno-kustarnikovoï rastitel'nost'yu iskusstvennykh ponizhenii mezorel'efa v polupustyne Prikaspiya (Colonization of artificial mesorelief lowlands by wood and shrub vegetation in a semidesert of the Caspian Sea region), *Lesovedenie*, 1995, No. 1, pp. 15–23.
- Sizemskaya M.L., Sapanov M.K., Nekotorye podkhody k otsenke ekologicheskogo potentsiala drevesnykh rastenii v polupustyne Severnogo Prikaspiya (Some approaches to evaluation of ecological potential of woody vegetation in the Caspian semidesert), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2002, No. 3, pp. 268–276.
- Starodubtseva E.A., Chuzherodnye vidy rastenii na osobo okhranyaemykh territoriyakh (na primere Voronezhskogo biosfernogo zapovednika) (Alien flora of protected territories (by the example Voronezh Biosphere Reserve)), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2011, No. 3, pp. 36–40.
- Straigytė L., Cekstere G., Laivins M., Marozas V. The spread, intensity and invasiveness of the *Acer negundo* in Riga and Kaunas, *Dendrobiology*, 2015, Vol. 74, pp. 157–168.
- Turchina T.A., Destruktivnaya rol' introdutsentov i metody ee snizheniya v nasazhdeniyakh ol'khi chernoi zasushliviyykh oblastei (The destructive role of introduced species and methods for its reduction in European black alder plantations of arid areas), *Izvestiya Nizhnevolzhskogo agrouniversitetskogo kompleksa*, 2015, No. 1 (37), pp. 98–105.
- Vinogradova Y.K., Maiorov S.R., Khorun L.V., *Chernaya kniga flory Srednei Rossii: chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii* (The black book of flora of Central Russia: alien plant species in ecosystems of Central Russia), Moscow: GEOS, 2010, 512 p.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

В журнале “Лесоведение” печатаются оригинальные и обзорные статьи российских и зарубежных авторов, посвященные лесоведению и смежным с ним дисциплинам.

Редакция принимает материалы только в электронном виде. Подача рукописи осуществляется в два адреса на электронную почту в редакцию журнала: forest.sci@yandex.ru, и через редакционно-издательскую систему (РИС) <https://www.pleiades.online/ru/authors/>. На издательском портале Pleiades Publishing представлена пошаговая инструкция.

Образец лицензионного договора о передаче исключительных прав на произведение (научную статью) высылается авторам после того, как статья прошла научное редактирование и направляется им для перепечатки или форму договора можно скачать на сайте журнала <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/index>. Если в статье два соавтора и более, договор составляется один, но в нем указываются данные всех соавторов статьи и приводятся их подписи. Заполненный и подписанный договор должен быть отсканирован в формате PDF и отослан в редакцию вместе с перепечатанным вариантом статьи.

При оформлении статей просим авторов соблюдать следующие требования: объем текста статьи (включая аннотацию и список литературы) не должен превышать 15 с., кратких сообщений – 8 с., рецензий и хроник – 3–4 с. текста, набранных шрифтом 12 Times New Roman, межстрочный интервал 1.5, поля – 2.5 см слева, 1.5 см справа, 2 см сверху и снизу. Выравнивание текста по ширине. Абзацный отступ 1.25 см.

Точку следует использовать как разделительный знак в десятичных дробях.

Размерность показателей давать с использованием отрицательных степеней и верхнего индекса вместо косой черты: г см⁻², кг га⁻¹год⁻¹ вместо г/см², кг/га/год и т.п.

Число рисунков не должно превышать 4 шт., число таблиц – 5 шт. Рисунки и таблицы не учитываются в лимите объема текста.

Статья оформляется следующим образом. Сначала указывается УДК – индекс по Универсальной десятичной классификации (курсив, выравнивание слева). Далее следует название статьи; авторы; полное название учреждений, в которых выполнялись исследования: почтовый адрес; контактный электронный адрес; дата по-

ступления в редакцию. Все перечисленные элементы выравниваются по центру.

Пример оформления заглавной части статьи:
УДК 630*232.4

ОСНОВЫ СОЗДАНИЯ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2021 г. О. В. Толкач^{а, *}, Г. Г. Терехов^а,
И. А. Фрейберга^а, В. Н. Луганский^б

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

^бУральский государственный лесотехнический университет, ул. Сибирский тракт, 32-а,
Екатеринбург, 620100 Россия

*E-mail: tolkach_o_v@mail.ru

Поступила в редакцию 12.04.2018 г.

После доработки 04.02. 2019 г.

Принято к публикации 06.06.2020 г.

Ниже располагается аннотация, которая должна быть информативной (не содержать общих слов), отражать основное содержание статьи и результаты исследований, а не перечень рассматриваемых в ней вопросов, следовать логике описания результатов в статье. Объем аннотации – 200–250 слов.

Далее указываются ключевые слова, набранные курсивом (не более 10 слов или словосочетаний).

Информация о финансовой поддержке (название фонда и номер проекта) оформляется в виде сноски в конце первой страницы, при этом в конце названия статьи ставится звездочка.

Основной текст статьи разделяется на несколько стандартных рубрик: введение (без заголовка); ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА; РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ; ВЫВОДЫ или ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

ССЫЛКИ НА ЛИТЕРАТУРУ в тексте статьи даются в круглых скобках с указанием фамилии автора и года публикации. Если число авторов составляет три и более, то указывается первый автор и пишется “и др.” для русскоязычных публикаций и “et al.” для англоязычных. Например, (Лаврова и др., 2007), (Lavrova et al., 2007) или (Лаврова, Митягина, 2009), (Lavrova, Mityagina, 2009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (начинается с новой страницы) приводится после текста. Список оформляется в соответствии с ГОСТ Р 7.0.5-2008. Литературные источники располагаются в алфавитном порядке – сначала на кириллице, потом

на латинице. Литературные источники в списке не нумеруются.

Таблицы нумеруются и помещаются в тексте после первого упоминания их. Если в статье только одна таблица, то номер не ставится.

Рисунки помещаются в конце статьи. В тексте должны быть ссылки на все рисунки. Если рисунок один, то номер не ставится. Подписи ко всем рисункам приводятся на отдельной странице и помещаются перед рисунками или после них. Текст, рисунки, таблицы и подрисовочные надписи должны быть представлены в черно-белом или сером полутоновом варианте в одном файле WORD с текстом статьи.

ПУБЛИКАЦИОННАЯ ЭТИКА

Редакция журнала стремится придерживаться этических стандартов Комитета по этике научных публикаций (COPE Code of Conduct).

Авторы и рукописи

К рассмотрению принимаются только оригинальные работы высокого научного уровня, не направленные в другие издания. Все заявленные авторы рукописи должны соответствовать критерию существенного вклада в работу, и все, кто этому критерию соответствует, должны быть авторами. Авторы гарантируют, что все представленные данные и материалы подлинные и аутентичные, не нарушают прав сторонних лиц, и их публикация не несет признаков разглашения секретной или конфиденциальной информации. В случае наличия в рукописи фрагментов или упоминания работ, защищенных авторским правом или принадлежащих третьим лицам, авторы должны давать ссылки на соответствующие источники и, если необходимо, предоставлять разрешение владельцев авторских прав. В конце рукописи должен размещаться список всех ссылок. В рукописи должны быть указаны источники поддержки/финансирования работ.

Авторы должны активно участвовать в процессе рецензирования рукописи, оперативно предоставлять детальные ответы на каждое замечание рецензента, вносить необходимые изменения по запросам рецензентов и редакции. В случае обнаружения ошибок в опубликованной статье, авторы должны приложить все необходимые усилия для публикации исправлений. Первый автор должен отправить письмо в редакцию с извещением об ошибке. Если ошибка настолько серьезна, что ставит под сомнение результаты работы, авторы должны известить редакцию об отзыве статьи.

Рецензирование

Все рукописи, принятые к рассмотрению редакцией журнала, проходят процедуру одностороннего анонимного рецензирования. Рецензент обязан: оповестить редакцию в случае, если он не обладает достаточным уровнем компетенции для оценки рукописи; оповестить редакцию о любом потенциальном конфликте интересов или конкурентной ситуации в связи с рукописью; отказаться от рецензирования, если по каким-либо причинам он не может честно и непредвзято оценить рукопись; сохранять конфиденциальность сведений о рукописи и ее рецензировании; быть объективным и конструктивным при оценивании рукописей и предлагать пути их улучшения; быть конкретным в своих критических замечаниях и предоставлять ссылки для их обоснования; давать отзывы в установленный срок и соблюдать правила журнала.

Редакция

Редакция имеет следующие права и обязанности:

- Устанавливает процедуры, способствующие наиболее аккуратному, полному и ясному представлению научных результатов.

- Обеспечивает рецензирование всех публикуемых статей квалифицированными специалистами в соответствующей области знания.

- Несет полную ответственность за принятие к публикации или отклонение рукописи. Решение базируется на важности, оригинальности и ясности изложения материалов, обоснованности результатов исследования и его соответствии тематике журнала.

- Строго соблюдает конфиденциальность в отношении рассматриваемых рукописей и анонимность рецензентов.

- Ответственно относится к возможным нарушениям публикационной этики, в том числе случаям плагиата, фальсификации/фабрикации данных или результатов, внимательно их исследует на любой стадии публикационного процесса. Если нарушение установлено до выхода статьи в журнале, рукопись снимается с публикации. Если нарушение установлено в отношении уже опубликованной статьи, то в одном из последующих номеров публикуются поправки к ней или сообщение о ее отзыве.

- Оперативно публикует извинения, исправления, отзывы и пр.

- Стремится не допускать негативного влияния деловых интересов на научный и этический уровень публикационной деятельности.

- Внимательно относится к предложениям авторов, читателей, рецензентов и членов редколлегии по улучшению журнала.