

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2021

Оригинальные статьи

- Оценка пожарной опасности и ее динамики в лесных районах Сибири
Л. В. Буряк, Е. А. Кукавская, В. А. Иванов, О. Ф. Малых, Р. В. Котельников 339
- Экологическая пластичность пигментного комплекса хвои в горных и равнинных ценопопуляциях можжевельника обыкновенного
Е. А. Тишкина, Л. А. Семкина, А. А. Григорьев 354
- Семенное возобновление дуба черешчатого в дубравах и сосняках Ульяновской области
Б. П. Чураков, Р. А. Чураков 363
- Последствия массового размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки и других минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге
Буй Динь Дык, Л. Л. Леонтьев, С. В. Барышникова, А. В. Селиховкин 372
- Влияние рубок разной интенсивности на генетическое разнообразие подроста сосны в северной лесостепи Средней Сибири
И. В. Тихонова, А. К. Экарт, А. Н. Кравченко, Н. А. Тихонова, Д. А. Семенякин 379
- Влияние автотранспортного загрязнения на биохимические и морфологические показатели состояния деревьев дуба черешчатого
Н. Ю. Кулакова, А. В. Колесников, И. Н. Курганова, Е. В. Шуйская, А. В. Миронова, Д. М. Скоробогатова 393
- Морфометрические параметры ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в горах Центрального Кавказа
М. З. Моллаева 406
- История древесно-кустарниковых сообществ крупнейшего байрачно-балочного местообитания Заволжья
А. В. Быков, А. В. Колесников, Ю. Д. Нухимовская 415
- Изменение свойств дерново-карбонатных почв после сплошной рубки в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа
К. Ш. Казеев, В. П. Солдатов, А. К. Шхапацев, Н. Е. Шевченко, Е. А. Грабенко, О. Ю. Ермолаева, С. И. Колесников 426

Краткие сообщения

- Ферментативная активность почвы под насаждениями клена ясенелистного в условиях пойменных лесных биогеоценозов
О. Л. Цандекова, В. И. Уфимцев 437

Юбилей

- Юдифь Львовна Цельникер (к 100-летию со дня рождения) 446

CONTENTS

No. 4, 2021

Original Articles

- Assessment of Fire Hazard and Its Dynamics in Forest Areas of Siberia
L. V. Buryak, E. A. Kukavskaya, V. A. Ivanov, O. F. Malykh, and R. V. Kotelnikov 339
- Ecological Plasticity of *Juniperus communis* L. Needles Pigment Complex
in Highland and Lowland Coenopopulations
Ye. A. Tishkina, L. A. Semkina, and A. A. Grigor'yev 354
- Seed Renewal of Petiolate Oak in Oak and Pine Forests of the Ulyanovsk Region
B. P. Churakov and R. A. Churakov 363
- Consequences of the Outbreaks of the Poplar Leaf Miner and Other Mining
Microlepidoptera in St. Petersburg
Bùi Đình Đức, L. L. Leont'ev, S. V. Baryshnikova, and A. V. Selikhovkin 372
- Impact of Different Intensity Fellings on the Genetic Diversity of Pine Undergrowth
in the Northern Forest-Steppes of Central Siberia
I. V. Tikhonova, A. K. Ekart, A. N. Kravchenko, N. A. Tikhonova, and D. A. Semenyakin 379
- Pollution from the Automobile Transport Influencing Biochemical
and Morphological Condition Indicators of Oak Trees
*N. Yu. Kulakova, A. V. Kolesnikov, I. N. Kurganova, Ye. V. Shuyskaya,
A. V. Mironova, and D. M. Skorobogatova* 393
- Morphometric Parameters of the Scots Pine Assimilation Apparatus in the Mountains
of the Central Caucasus
M. Z. Mollaeva 406
- History of the Arboreal and Shrub Communities of the Largest Ravine-Gully Habitat
Complex of the Trans-Volga Region
A. V. Bykov, A. V. Kolesnikov, and Yu. D. Nukhimovskaya 415
- Changes in the Properties of Calcareous Soils after Clearcutting
in the Coniferous-Deciduous Forests of the Northwestern Caucasus
*K. Sh. Kazeev, V. P. Soldatov, A. K. Shkhatpasev, N. Ye. Shevchenko, Ye. A. Grabenko,
O. Yu. Yermolaeva, and S. I. Kolesnikov* 426

Short Communications

- Soils' Enzymatic Activity Under the Boxelder Maple in Floodland Forest Biogeocenoses
O. L. Tsandekova and V. I. Ufimtsev 437

Anniversaries

- Yudif Lvovna Tselniker (100th Birthday) 446
-
-

УДК 630*431.5

ОЦЕНКА ПОЖАРНОЙ ОПАСНОСТИ И ЕЕ ДИНАМИКИ В ЛЕСНЫХ РАЙОНАХ СИБИРИ¹

© 2021 г. Л. В. Буряк^{a, b, *}, Е. А. Кукавская^c, В. А. Иванов^b, О. Ф. Малых^d, Р. В. Котельников^a

^aФилиал ФБУ ВНИИЛМ “Центр лесной пирологии”, ул. Крупской, 42, Красноярск, 660062 Россия

^bСибирский государственный университет науки и технологий им. академика М.Ф. Решетнева,
пр. Мира, 82, Красноярск, 660049 Россия

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

^dИнститут природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, ул. Недорезова, 16а, Чита, 672014 Россия

*E-mail: lburak@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2017 г.

После доработки 17.11.2019 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Проанализированы существующие методы оценки пожарной опасности. Для лесных районов Сибири, отличающихся наиболее высокими показателями горимости, приведены данные по степени природной, погодной пожарной опасности и опасности от источника возгорания. Предложено природную пожарную опасность оценивать с учетом зонально-географических и лесопожарных особенностей лесорастительных зон и лесных районов Сибири. Установлена необходимость учета динамики пожарной опасности, прежде всего, после пожароопасных сезонов, характеризующихся чрезвычайной степенью горимости. В отдаленных районах предложено динамику природной пожарной опасности территорий оценивать на основе прогнозирования состояния лесных экосистем после воздействия пожаров. Предложенный метод прогнозирования апробирован на территории Нижнеангарского лесного района, выявлена высокая достоверность в оценке послепожарного состояния древостоев (в 87% случаев). На основе прогноза последствий воздействия пожаров проведена оценка динамики природной пожарной опасности в Кодинском и Гремучинском лесничествах Красноярского края. Выявлено значительное увеличение площади лесных земель, характеризующихся I классом природной пожарной опасности после воздействия нескольких крупных пожаров 1996 и 2006 г., и возрастание класса пожарной опасности в части участковых лесничеств и на территории Гремучинского лесничества в целом.

Ключевые слова: пожарная опасность, лесные районы, зонально-географические особенности, динамика пожарной опасности, методика прогноза.

DOI: 10.31857/S0024114821040033

Наибольший ущерб лесным экосистемам России в настоящее время наносят пожары растительности. Первоочередной задачей лесных служб является повышение эффективности охраны лесов от пожаров (Валендик, 2007).

В России значительная доля лесных земель находится в Сибири, где пожары ежегодно охватывают несколько миллионов гектар (Vivchar, 2011; Goldammer et al., 2013; Kukavskaya et al., 2013; Барталев и др., 2015). В настоящее время в регионе наблюдается значительный рост частоты пожаров и горимости лесов (Швиденко, Шепашенко, 2013; Пономарев, Харук, 2016; Лупян и др., 2017). Это происходит вследствие урбанизации территории и, в то же время, снижения финансирова-

ния и неоднократных реорганизаций предприятий лесной отрасли (Ковалев, 2008; и др.). Ситуация усугубляется в результате потепления климата (Шутов, Рябинин, 2009; и др.). Так, согласно глобальным климатическим моделям в конце XXI века температура поверхности Земли увеличится на 0.3–4.8°C в сравнении с периодом 1986–2005 гг., при этом наибольший рост ожидается на территории Северной Евразии (IPCC, 2013). По прогнозам отечественных и зарубежных специалистов, изменение климата будет сопровождаться увеличением числа и интенсивности пожаров, продолжительности пожароопасных сезонов и горимости лесов (Flannigan et al., 2009, Швиденко, Шепашенко, 2013; Jolly et al., 2015; Groisman et al., 2017).

В случае развития сильных засух возможно распространение пожаров на площади, достигающей несколько миллионов гектар (Валендик,

¹ Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (15-04-06567).

Иванова, 1996; и др.). Так, по данным спутникового мониторинга, только в Забайкальском крае в 2003 г. пожарами было пройдено 5.6 млн. га лесных земель (Kukavskaya et al., 2016). В случае совпадения засушливых условий с сильными ветрами пожары растительности превращаются в стихийное бедствие. Пример тому – лесопожарные ситуации, сложившиеся 1–2 мая 2000 г. в Читинском лесничестве Забайкальского края и 12–13 апреля 2015 г. – в Хакасии, Шушенском лесничестве Красноярского края и центральных районах Забайкальского края, когда в результате катастрофических пожаров растительности сгорели объекты инфраструктуры и погибли люди.

В складывающихся условиях необходима разработка системы управления лесными пожарами, основой для которой должен послужить весь спектр имеющихся на данный момент знаний о природе лесных пожаров и последствий их воздействия на лесные экосистемы. В связи с этим целью работы явилась оценка пожарной опасности на территории Сибири с учетом зонально-географических особенностей лесных районов и динамики природной пожарной опасности на основе прогноза последствий пожаров с учетом региональных особенностей каждого лесного района.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектом исследования являются методы оценки пожарной опасности в лесах, динамика пожарной опасности и возможность прогноза динамики пожарной опасности.

В статье приводятся оценка различных видов пожарной опасности и анализ существующих методов классификации пожарной опасности (Мелехов, 1947; Вонский и др., 1981; Приказ Рослесхоза ..., 2011). Метеорологические условия характеризовались показателем пожарной опасности по условиям погоды ПВ-1 (Вонский и др., 1981).

В качестве объектов исследований выбраны наиболее горимые лесные районы Сибири. Оценка пожарной опасности по условиям погоды, напряженности пожароопасных сезонов, характеристик горимости и анализ причин возникновения пожаров были проведены для всех лесорастительных зон Сибири: таежной (Среднесибирский плоскогорный таежный, Нижнеангарский таежный лесные районы), лесостепной (Среднесибирский подтаежно-лесостепной и Забайкальский лесостепной лесные районы) и Южно-Сибирской горной. В пределах Южно-Сибирской горной зоны оценены показатели для всех лесных районов: Алтае-Саянского горнотаежного и горнолесостепного, Байкальского и Забайкальского горного. Анализ горимости в лесных районах проведен по данным региональных диспетчерских служб за период с 2010 по 2019 гг. и по

данным ИСДМ-Рослесхоз за период с 2000 по 2019 гг. При оценке горимости были определены среднесезонные показатели по длительности фактического пожароопасного сезона, частоте пожаров (по числу случаев на 1 млн га), степени горимости (по площади пройденной огнем в га на 1 тыс. га охраняемой площади), средней площади пожара и причинам возникновения пожаров.

Пример карт природной пожарной опасности на различные периоды пожароопасного сезона приведен для менее нарушенного пожарами Среднесибирского плоскогорного таежного района.

Динамика природной пожарной опасности оценена на примере Нижнеангарского таежного района, отличающегося в последние годы высокими показателями горимости.

Сбор базы данных по оценке состояния древостоев и участков лесных земель, пройденных пожарами, и их природной пожарной опасности в лесных районах Сибири производился с 1995 по 2018 г. Всего было заложено 650 пробных площадей, в том числе 115 – в Нижнеангарском таежном районе. Пробные площади закладывали в соответствии с общепринятыми методиками В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961), таксацию древостоев проводили по методикам, описанным Н.П. Ануциным (1982). Вид, форму и интенсивность пожара устанавливали по высоте нагара на стволах, прогоранию корки и корневых лап деревьев, степени прогорания напочвенного покрова (Матвеев, 2006). Состояние деревьев определяли по степени повреждения и (или) усыхания их кроны (Софронов, 1998). Влияние пожаров на древостой оценивали в соответствии с выделенным для каждого лесного района комплексом факторов, оказывающих наиболее существенное воздействие на лесные экосистемы, характеристики пожаров и их последствия. В Нижнеангарском таежном районе оценка велась в соответствии с типом условий местопрорастания (богатством и влажностью почвы) и группой возраста древостоев (Буряк, 2015). Результаты статистической обработки данных по степени повреждения древостоев пожарами были обобщены в виде таблиц.

Для оценки динамики природной пожарной опасности в труднодоступных районах Сибири ранее была разработана методика прогноза последствий воздействия пожаров (Скудин и др., 2010; Буряк, 2015). Данная методика основана на использовании лесоустроительной базы данных, материалов наземных исследований и данных спутниковой информации и состоит из нескольких этапов. На первом этапе работы на космическим способом высокого разрешения наносились границы гарей, кварталов и выделов, входящих в эти границы. Далее отмечались участки, контрастные по спектральным характеристикам, предположительно, с насаждениями, имеющими различные

таксационные показатели (что сверялось с лесо-устроительными материалами) или различную степень повреждения. Вид, форму и интенсивность пожаров прогнозировали по сопряженному анализу данных спутниковых систем, лесоустроительной базы данных и значений показателей пожарной опасности по условиям погоды на каждый день развития пожара. Затем, используя обобщенные статистические данные по степени повреждения древостоев пожарами, проводили перерасчет запаса и полноты жизнеспособной части древостоев в каждом выделе. По полноте жизнеспособной части древостоев прогнозировали категорию участков лесных земель. Гарью считали участки лесных земель, где полнота жизнеспособной части древостоев после воздействия пожаров составляла менее 0.3. Далее для каждого выдела, пройденного пожаром, производилась переоценка класса природной пожарной опасности (КППО) в соответствии с классификацией природной пожарной опасности, утвержденной приказом Рослесхоза от 5 июля 2011 № 287. Согласно данной классификации, считали, что выделы, представленные после воздействия пожаров гарями, характеризуются I КППО. Затем для оценки динамики пожарной опасности, пересчитывались средневзвешенные классы природной пожарной опасности в целом для территорий участков лесничеств и лесничеств, где действовали пожары, с учетом площади выделов, изменивших КППО.

Для построения карт природной пожарной опасности использовались данные лесоустройства по распределению участков лесных земель по различным категориям, типам леса, типам условий местопрорастания, экспозиции и крутизне склона, возрасту древостоев и их полноте. Оценка природной пожарной опасности каждого выдела производилась с использованием действующей классификации природной пожарной опасности лесов, шкалы природной пожарной опасности И.С. Мелехова (1947), данных М.А. Софронова, А.В. Волокитиной (2002) и материалов собственных исследований. Прежде всего, для травяных типов леса пожарную опасность в весенний и летний периоды пожароопасного сезона считали различной: так, сосняки разнотравные, согласно шкале И.С. Мелехова (1947), а также березняки разнотравные и участки гарей – в соответствии с данными М.А. Софронова, А.В. Волокитиной (2002) и результатами наших исследований, в весенний период оценивали очень высоким I КППО.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что лесной пожар возникает и развивается при следующих условиях: при наличии горючего материала, готовности этого материала к горению и наличия источника огня (Мелехов,

1947). Соответственно этому было выделено три вида пожарной опасности: по условиям погоды, природная и антропогенная. Поскольку во многих лесных районах Сибири значительное число пожаров возникает от гроз (Иванов, Иванова, 2010), по нашему мнению, корректнее было бы говорить не об антропогенной пожарной опасности, а о пожарной опасности от источника возгорания.

Пожарную опасность по погодным условиям, которая в значительной степени зависит от климатических условий лесных районов, на каждый день пожароопасного сезона определяют по комплексу метеорологических элементов. Для определения классов пожарной опасности используются шкала В.Г. Нестерова или местные шкалы. Например, в настоящее время специалистами Красноярской базы авиационной и наземной охраны лесов используется шкала В.Г. Нестерова (1945), несмотря на то, что для каждого периода пожароопасного сезона ранее были разработаны местные шкалы, а на Читинской базе авиационной охраны лесов для определения класса пожарной опасности по условиям погоды используются местные шкалы. Пожарная опасность по погодным условиям в значительной степени определяет характеристики горимости в границах лесных районов или других территориальных единиц и динамику показателей горимости по годам. Р.М. Коганом, В.А. Глаголевым (2016) было выявлено, что изменение напряженности пожароопасных сезонов в Хабаровском крае и Еврейской автономной области определяется, в первую очередь, числом дней с высокой пожарной опасностью по условиям погоды. Сумму дней с IV и V классами пожарной опасности по условиям погоды (КПО) авторы характеризуют как показатель суровости пожароопасного сезона. В результате проведенных нами исследований также было установлено, что число возникших на территории лесных районов пожаров находится в зависимости от числа дней, характеризующихся высокими классами пожарной опасности по условиям погоды (рис. 1). Не отмечается тесной зависимости числа пожаров от суммы дней с высокими классами КПО в Среднесибирском подтаежно-лесостепном районе. Это вероятнее всего обусловлено тем, что в настоящее время при оценке пожарной опасности по погодным условиям используется шкала В.Г. Нестерова (1945), где нижней границей IV КПО является показатель 4 тыс. единиц, а пожарное созревание участков лесных земель в весенний период максимума горимости в данном лесном районе происходит значительно быстрее. Следует отметить, что в местных шкалах, разработанных для данного региона, в весенний период нижняя граница IV КПО составляла 1.2 тыс. единиц. Следовательно, при оценке пожарной опасности по условиям погоды более рациональным является использование местных региональных шкал.

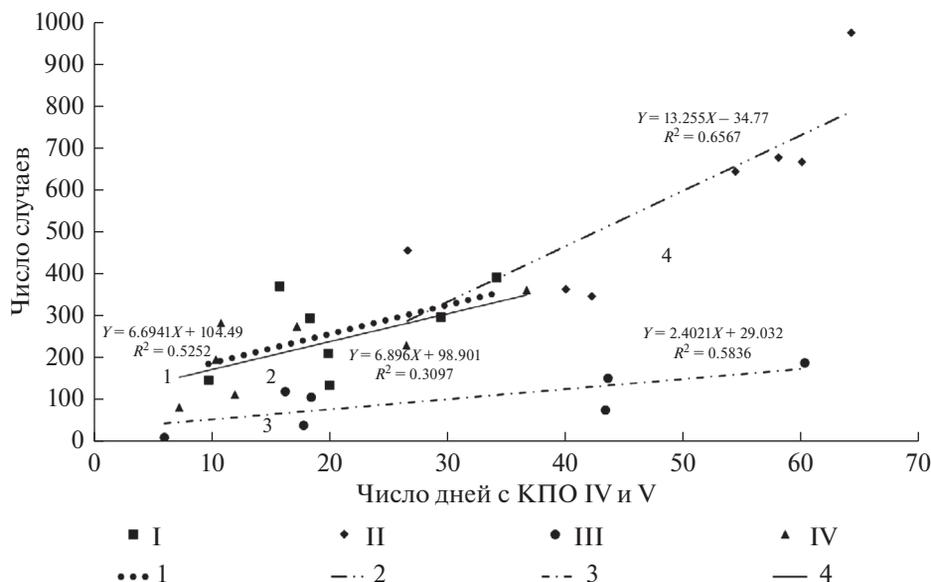


Рис. 1. Зависимость числа пожаров от числа дней с классами пожарной опасности IV и V в лесных районах Сибири. Число пожаров - по данным диспетчерских региональных служб за период с 2010 по 2017 г. КПО – по данным всех метеостанций, работающих в приведенных лесных районах. Лесные районы: I – Алтае-Саянский горно-таежный, II – Нижнеангарский таежный, III – Среднесибирский плоскогорный таежный, IV – Среднесибирский подтаежно-лесостепной; 1 – Алтае-Саянский горно-таежный, 2 – Нижнеангарский таежный, 3 – Среднесибирский плоскогорный таежный, 4 – Среднесибирский подтаежно-лесостепной.

Региональными особенностями характеризуется и пожарная опасность от источника возгорания. В лесных районах и на территориях, отличающихся высокой плотностью населения и хорошо развитой дорожной сетью, преобладают антропогенные причины возникновения пожаров (табл. 1). В Сибири высокая плотность населения отмечается, прежде всего, в южной части региона, за исключением горных районов. Так, например, в Среднесибирском подтаежно-лесостепном районе плотность населения составляет 46.1 чел. км⁻², а в Среднесибирском плоскогорном таежном районе – всего лишь 0.24 чел. км⁻². Южным равнинным территориям свойственна и более развитая дорожная сеть. Соответственно, высокая доля пожаров по антропогенным причинам отмечается в более южных Среднесибирском подтаежно-лесостепном и Забайкальском лесостепном, Забайкальском и Байкальском горных лесных районах и в южной части Нижнеангарского лесного района. В более северных лесных районах с низкой плотностью населения основной причиной возникновения пожаров является грозовая деятельность. В Сибири к таким регионам относится большая часть таежной и Южно-Сибирской горной зон (Иванов, Иванова, 2010). При этом следует отметить, что и в этих зонах для участков лесных земель, расположенных в непосредственной близости с населенными пунктами и дорогами общего назначения, характерно возникновение пожаров по вине человека.

Основой для оценки природной пожарной опасности служит шкала, предложенная И.С. Мелеховым (1947) и, с учетом дополнений, включенная в последующие нормативные документы по охране лесов от пожаров. Следует отметить, что используемая в настоящее время классификация, дает оценку, определяющую пожарную опасность участков лесных земель в летний период пожароопасного сезона. Соответственно этому, сенокосы классифицируются V (низким) (КППО), а насаждения травяных типов леса – IV (ниже среднего) КППО, что действительно соответствует степени их пожарной опасности в летний период пожароопасного сезона. В весенний и осенний периоды насаждения травяных типов леса и не покрытые лесом участки лесных земель, а также сенокосы и травяные болота, отличаются высокой природной пожарной опасностью. В шкале И.С. Мелехова (1947), например, сосняки травяные и сосновые вырубki отнесены к I КППО. Сравнительный анализ данных показал, что средний КППО в исследуемых лесных районах характеризуется средней природной пожарной опасностью, он варьируется от 2.6 до 3.3, составляя в среднем – III класс при совершенно различных характеристиках длительности пожароопасных сезонов и показателях фактической горимости территорий (табл. 2). Выявлено, что в Среднесибирском подтаежно-лесостепном лесном районе и в горных лесах Сибири наибольшие число пожаров и наибольшие площади, пройденные огнем, отмечают-

Таблица 1. Доля от числа пожаров в зависимости от различных причин (%) (по данным региональных диспетчерских служб за период с 2010 по 2019 г.)

Лесной район	От гроз	Местное население	Выжигание травы	Лесопользователи	По вине организаций	Переход с иных категорий	Не выявлено
Среднесибирский плоскогорный таежный	93.1	2.6	0	0.2	0.2	0.5	3.4
Нижнеангарский таежный	46.2	31.3	1.2	1.4	3.9	4.0	12
Среднесибирский подтаежно-лесостепной	2.9	68.3	4.7	0.2	1.3	12.5	10.1
Забайкальский лесостепной	11.2	51.9	20.4	0.1	2.6	13.1	0.7
Алтае-Саянский горно-лесостепной	13.1	55.7	5.3	4.4	0.5	9.7	11.3
Алтае-Саянский горно-таежный	21.8	53.5	4.0	1.2	1.2	8.3	10
Байкальский горный лесной	16.3	52.1	5.7	0.1	1.5	4	20.3
Забайкальский горный лесной	7.0	74.3	10.3	0.1	2.0	6.1	0.2

Таблица 2. Средний класс природной пожарной опасности и характеристики горимости лесных земель по лесным районам Сибири

Лесной район	Средний КППО	Среднегодовые показатели			
		длительность пожароопасного сезона, дней	частота пожаров, шт. 1 млн га ⁻¹	горимость, га 1 тыс. га ⁻¹	средняя площадь пожара, га
Среднесибирский плоскогорный таежный	2.7	<u>99.3*</u>	<u>3.40</u>	<u>9.65</u>	<u>1 677.2</u>
		86.2**	1.35	2.63	904.4
Нижнеангарский таежный	2.7	<u>138.2</u>	<u>50.35</u>	<u>7.52</u>	<u>138.7</u>
		118.8	8.76	6.13	560.4
Среднесибирский подтаежно-лесостепной	2.8	<u>170.2</u>	<u>49.83</u>	<u>3.22</u>	<u>48.2</u>
		136.6	17.53	4.21	179.0
Забайкальский лесостепной	3.0	<u>186.9</u>	<u>14.40</u>	<u>15.11</u>	<u>976.9</u>
		164.0	9.52	11.29	774.9
Алтае-Саянский горно-лесостепной	3.4	<u>127.9</u>	<u>36.45</u>	<u>1.14</u>	<u>50.9</u>
		92.3	12.19	1.31	112.6
Алтае-Саянский горно-таежный	3.3	<u>134.1</u>	<u>15.12</u>	<u>0.93</u>	<u>65.4</u>
		97.6	8.07	0.86	177.9
Байкальский горный лесной	2.6	<u>172.9</u>	<u>47.60</u>	<u>7.65</u>	<u>152.8</u>
		135.9	7.03	7.27	658.9
Забайкальский горный лесной	3.0	<u>207.6</u>	<u>45.90</u>	<u>14.38</u>	<u>268.23</u>
		167.7	13.49	22.60	1135.3

Примечание. В числителе – по данным ИСДМ-Рослесхоз за период с 2000 по 2019 г. В знаменателе – по данным региональных диспетчерских служб за период с 2010 по 2019 г.

ся в весенние месяцы (рис. 2). Это связано с преобладанием в этих лесных районах травяных типов леса и участков лесных земель. В последние десятилетия в связи с возрастанием нарушенности территорий в результате рубок и пожаров в южной и средней частях таежной зоны, где ранее доминировали моховые типы леса и пик горимости приходился на летние месяцы, увеличивается

доля участков лесных земель с травяным покровом. Вследствие этого в настоящий период в Нижнеангарском таежном районе весной отмечается наибольшее число пожаров, возникших чаще по вине местного населения на нарушенных участках лесных земель с травяным напочвенным покровом. Такие участки, как правило, приурочены к населенным пунктам и дорогам. В лет-

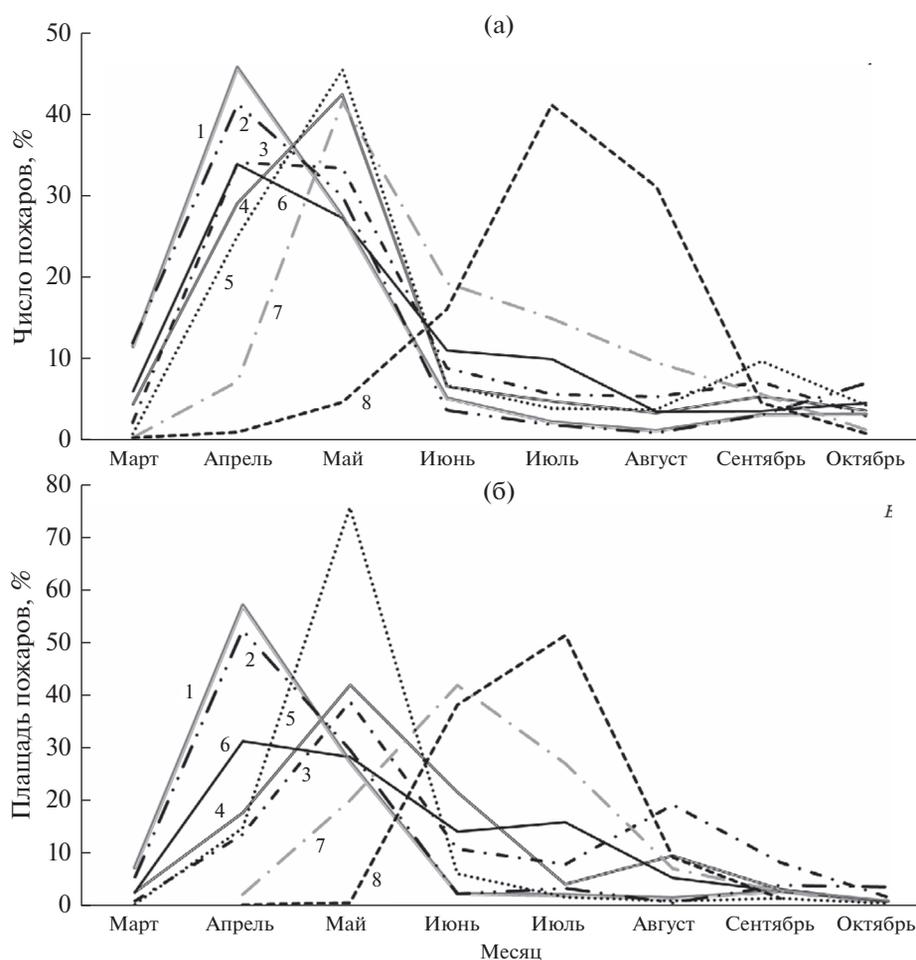


Рис. 2. Распределение пожаров в лесных районах Сибири по месяцам пожароопасного сезона (%): (а) – по числу; (б) – по площади. 1 – Забайкальский горный лесной район, 2 – Забайкальский лесостепной район, 3 – Алтае-Саянский горно-лесостепной район, 4 – Алтае-Саянский горно-таежный район, 5 – Среднесибирский подтаежно-лесостепной район, 6 – Байкальский горный лесной район, 7 – Нижнеангарский таежный район, 8 – Среднесибирский плоскогорный таежный район.

ний период пожары возникают чаще от гроз, как правило, на труднодоступных участках в насаждениях с моховым покровом. Вследствие удаленности и сложности тушения пожаров в этих условиях на летний период приходится наибольшие площади, пройденные пожарами.

При организации охраны лесов от пожаров желательна разработка классификации природной пожарной опасности и составление карт на каждый период пожароопасного сезона. В случае недостатка финансирования необходимо учитывать зонально-географические особенности лесных районов. Прежде всего целесообразно ориентироваться на максимумы пожарной опасности, выявленные при оценке фактической горимости территорий. В соответствии с выявленными максимумами горимости для территорий, расположенных в Среднесибирском подтаежно-лесостепном лесном районе и Южно-Сибирского горной зоне,

классификацию природной пожарной опасности, оценку земель лесного фонда и карты природной пожарной опасности, прежде всего, необходимо разрабатывать для весеннего периода. Для территорий, расположенных в лесостепной зоне (Среднесибирский подтаежно-лесостепной и Забайкальский лесостепной районы), Байкальском и Забайкальском горных лесных районах, горных лесах Тывы и южной части Нижнеангарского лесного района следует разрабатывать две или даже три шкалы и карты природной пожарной опасности (весна–осень и лето или весна, лето, осень). Такая необходимость обусловлена вероятностью возникновения пожаров в течение всего пожароопасного сезона.

Предложенные рекомендации послужили основой для разработки региональных шкал природной пожарной опасности и подготовки на их основе карт природной пожарной опасности на

часть территорий Сибири. Было разработано районирование территории Красноярского края по среднему классу природной пожарной опасности для весенне-осеннего и летнего периодов пожароопасного сезона (Буряк и др., 2013). В соответствии с рекомендуемой классификацией природной пожарной опасности специалистами Востоксиблеспоекта в 2010 г. были составлены карты природной пожарной опасности территории Перовского лесничества национального парка «Шушенский бор» (Буряк, 2015). Разработаны карты природной пожарной опасности на территорию заповедника «Центральносибирский», расположенного в Среднесибирском плоскогорном таежном районе. Для данного лесного района с учетом фенологических особенностей и характеристик горимости были предложены шкалы и составлены карты природной пожарной опасности для весеннего (с началом лета) и летнего периодов пожароопасного сезона, используемые в настоящее время при организации охраны лесов на территории заповедника. На рисунке 3 приведен фрагмент карт природной пожарной опасности.

Отмечается временная динамика всех показателей пожарной опасности. Оценка индексов пожарной опасности по условиям погоды выявила, что пожарная опасность в Сибири за последние 100 лет возросла (Groisman et al., 2007), зарегистрировано и сокращение межпожарных интервалов (Kharuk et al., 2013). В последние десятилетия в южных лесных районах Сибири наблюдались многолетние засухи. При этом значения показателя пожарной опасности ПВ-1 нередко достигали величин, которые характеризовали степень пожарной опасности по погодным условиям как чрезвычайную, а в отдельные пожароопасные сезоны они превышали этот показатель в несколько раз. Например, в Забайкальском крае засуха продолжалась с 1995 по 2008 г. Самая высокая пожарная опасность по погодным условиям зафиксирована в Забайкальском горном лесном районе в июле 2003 г., когда показатель ПВ-1 превышал 40 тыс. единиц. В Нижнеангарском лесном районе показатель ПВ-1 в 2003 и 2006 г. достигал 14–16 тыс. единиц, а в Среднесибирском плоскогорно-таежном районе в 2012 г. составил более 13 тыс. единиц. Анализ данных, полученных на Богучанской метеостанции за период с 2007 по 2016 г., показал, что пожарная опасность по погодным условиям, даже по среднемесячным значениям ПВ-1, практически каждый пожароопасный сезон достигала показателей, превышающих 2–3 тыс. единиц, а в июне 2012 г. среднемесячный показатель ПВ-1 превышал 6,9 тыс. единиц (рис. 4). Соответственно местной шкале, разработанной для каждого периода пожароопасного сезона сотрудниками Института леса СО РАН совместно с работниками Красноярской базы авиационной и наземной охраны лесов и применяемой ранее, такие показатели ха-

рактеризуют пожарную опасность по условиям погоды как высокую и очень высокую (IV и V КПО).

В южных регионах Сибири наблюдается рост плотности населения. Увеличение степени нарушенности земель лесного фонда обуславливает возрастание грозовой активности (Иванов, Иванова, 2010), что в совокупности с возрастающей антропогенной нагрузкой приводит к увеличению вероятности возникновения пожаров.

Высокая частота пожаров и степень горимости, неоднократное воздействие пожаров на участки лесных земель приводят к дальнейшему увеличению степени нарушенности земель лесного фонда Сибири и снижению устойчивости лесных экосистем. Так, в результате высокой степени горимости в лесных районах Забайкальского края отмечается значительное увеличение площади ослабленных и погибших лесов. Анализ данных Центра защиты леса Забайкальского края показал, что площадь ослабленных и погибших насаждений за период с 2005 по 2014 гг. в крае возросла в 38 раз и в 2014 г. превышала 800 тыс. га. С увеличением площади нарушенных участков лесных земель возрастает и степень их пожарной опасности. Кроме того, установлено, что изменение климатических условий сопровождается и сменой лесных формаций в сторону более засухо- и пожароустойчивых видов растительности, которые характеризуются и более высокой природной пожарной опасностью (Буряк, 2015). Прежде всего, в лесных районах Сибири увеличивается доля светлохвойных насаждений и участков лесных земель с травяным покровом.

Совокупность этих факторов и направленность их динамики в настоящий период, вероятнее всего, будет способствовать дальнейшему возрастанию степени нарушенности лесных районов Сибири. Соответственно, при организации охраны лесов от пожаров обязателен учет не только зонально-географических особенностей пожарной опасности, но и учет ее динамики. Так, в отдельные годы доля площади, пройденной пожарами за один пожароопасный сезон, в части лесничеств Нижнеангарского лесного района (1996, 2006, 2019 гг.) и Забайкальского края (2003, 2012, 2015 гг.) превышала 10%, достигая, в некоторых случаях 25–30% от общей площади земель лесного фонда. Пожары распространялись в засушливые периоды при высоких показателях ПВ-1, соответственно набирали высокую силу, переходили в устойчивую форму или развивались в верховые. Последствием таких пожаров является полная гибель древостоев на значительной площади. В результате увеличения площади нарушенных участков лесных земель возрастает и природная пожарная опасность территориальных подразделений, поскольку не покрытые лесом участки, прежде всего, вырубки и гари, отличаются

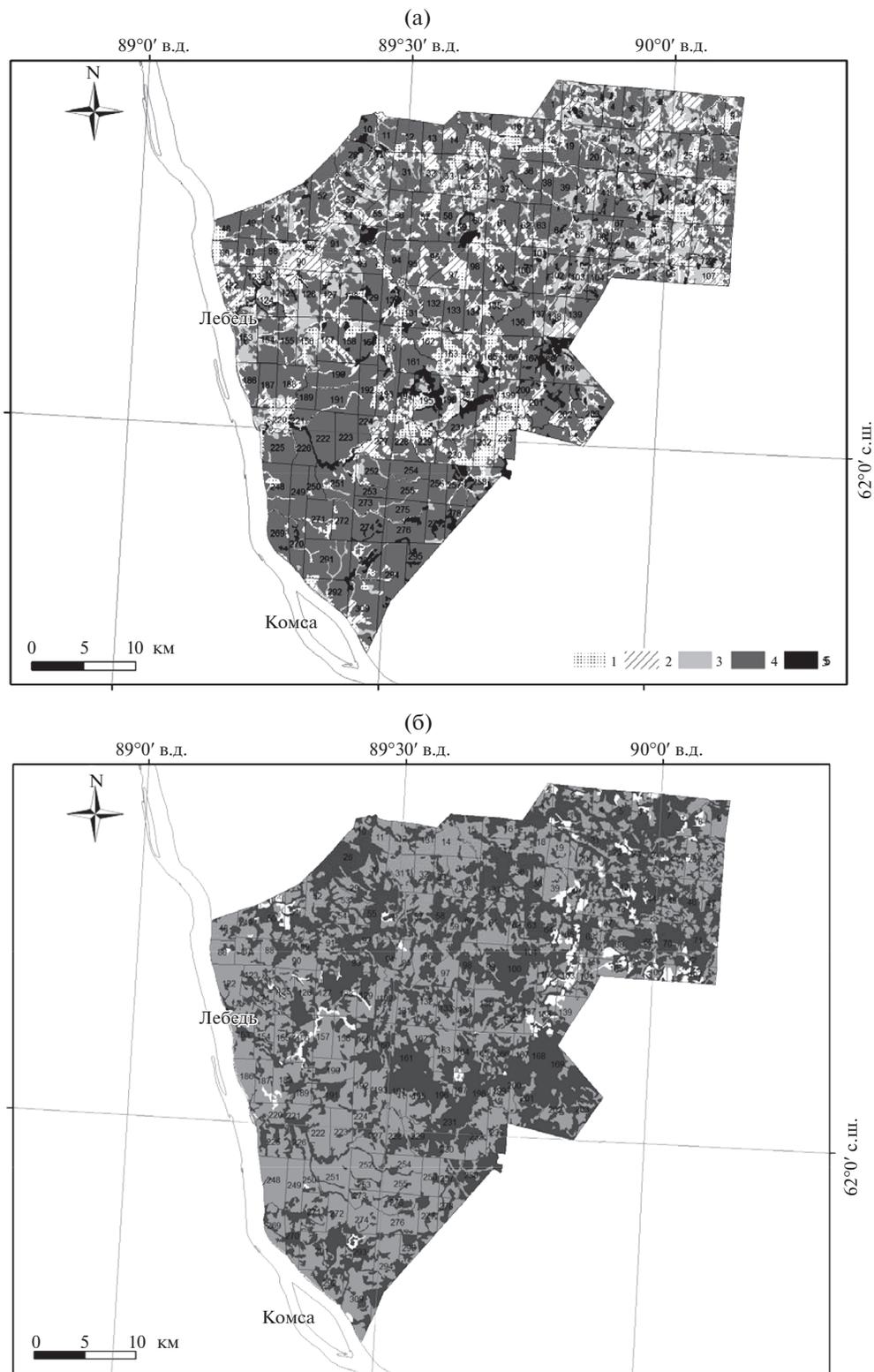


Рис. 3. Карта-схема природной пожарной опасности части территории заповедника “Центральносибирский” в периоды пожароопасного сезона: (а) – весенний (с началом лета), (б) – летний период. Природная пожарная опасность: 1 – I КППО (пожарная опасность очень высокая), 2 – II КППО (пожарная опасность высокая), 3 – III КППО (пожарная опасность средняя), 4 – IV (пожарная опасность слабая), 5 – V КППО (пожарная опасность отсутствует).

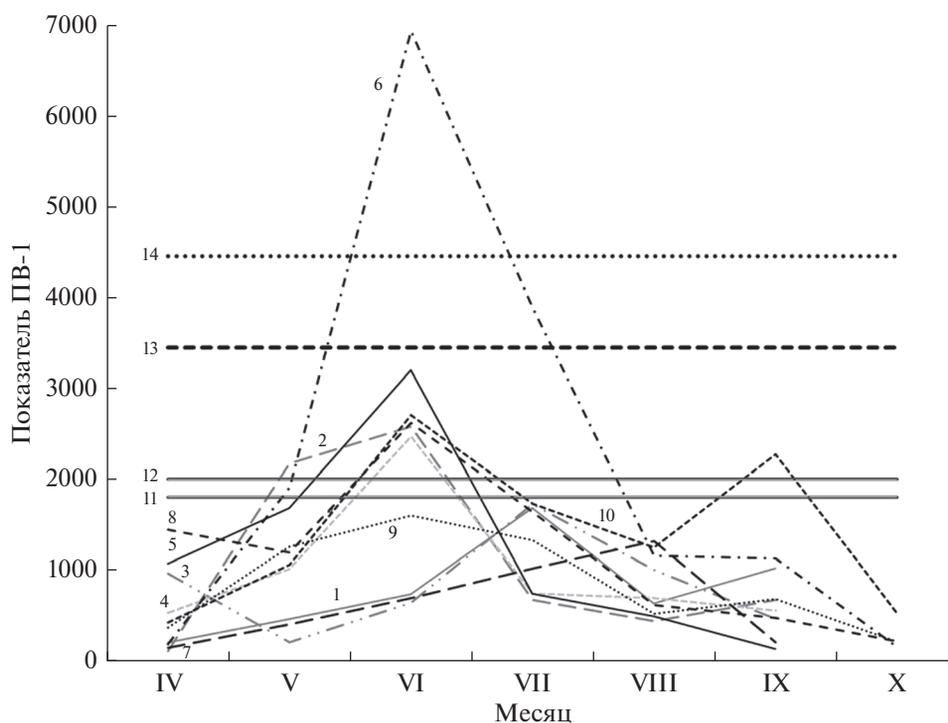


Рис. 4. Динамика показателя ПВ-1 по данным м/с Богучаны. Среднемесячные значения, 2007 – 2016 гг. Приведены среднемесячные значения за 2007–2016 гг.: 1 – 2007 г., 2 – 2008 г., 3 – 2009 г., 4 – 2010 г., 5 – 2011 г., 6 – 2012 г., 7 – 2013 г., 8 – 2014 г., 9 – 2015 г., 10 – 2016 г. Приведены нижние границы показателя ПВ-1 в соответствии с местной шкалой КПО: 11 – IV КПО весна, 12 – IV КПО лето–осень, 13 – V КПО весна, 14 – V КПО лето–осень.

ся наивысшей степени пожарной опасности (Мелехов, 1947; Софронов, Волокитина, 2002; и др.). В связи с этим после пожароопасных сезонов, характеризующихся высокой и чрезвычайной степенью горимости, возникает необходимость корректировки оценки территорий лесничеств (или других субъектов) по степени природной пожарной опасности. В отдаленных районах корректировка возможна с использованием прогнозирования последствий воздействия пожаров на лесные экосистемы. На необходимость ежегодной актуализации карт КППО указывали А.С. Плотникова и Д.В. Ершов (2015). Авторами предложен метод актуализации карт для лесной территории с использованием спутниковых тематических продуктов. Отмечено, что совершенствование метода возможно при использовании данных высокого пространственного разрешения.

Оценка динамики природной пожарной опасности на основе разработанной нами методики прогноза состояния лесных насаждений после воздействия пожаров была апробирована на территории Нижнеангарского лесного района. Предварительно, с 2000 по 2006 г., был собран банк данных наземных исследований по оценке состояния древостоев после пожаров, проведено обобщение и статистическая обработка данных (табл. 3). Кроме того, для прогноза использовались данные

спутниковых систем, лесостроительные материалы и метеорологические сведения на период развития пожаров. Прогнозировались последствия пожаров 2006 г. Опытные работы по прогнозированию последствий воздействия пожаров были проведены для участков крупных пожаров в Кодинском и Гремучинском лесничествах. Сопреженный анализ съемки спутниковой системы Landsat-7 (за 2006 г.), метеорологических показателей и наземного банка данных с таксационными характеристиками участков земель лесного фонда позволил нам предположить послепожарный отпад в древостоях в каждом выделе (табл. 4). Так, крупный пожар растительности 2006 года в Кодинском лесничестве развивался с 1 по 31 июля при чрезвычайной опасности по погодным условиям, поскольку показатель ПВ-1 в этот период составлял от 6000 до 10000 единиц. Следовательно, предполагалось, что пожар развивал устойчивую форму и характеризовался высокой интенсивностью. Проведенная работа по прогнозированию состояния древостоев, пройденных пожаром, выявила, что значительная доля участков лесных земель после воздействия огня трансформировалась в гари. В 2007 г. на данном пожарном участке были проведены наземные исследования, которые позволили изучить последствия воздействия огня, контролировать и уточнить сделанный нами про-

Таблица 3. Отпад древостоев по запасу (%) в различных типах условий местопроизрастания и группах возраста в Нижнеангарском лесном районе в зависимости от силы и формы пожара

Интенсивность пожара	Тип условий местопроизрастания									
	А ₀ , А ₁ , песчаные очень сухие и сухие почвы		В ₁ , супесчаные сухие почвы		В ₂ , В ₃ , С ₂ , С ₃ , супесчаные и суглинистые свежие и влажные почвы			В ₄ , В ₅ , С ₄ , С ₅ , суглинистые сырые и мокрые почвы		
	средне-возрастные	спелые	средне-возрастные	спелые	средне-возрастные	спелые	перестойные	средне-возрастные	спелые	перестойные
Слабая	$\frac{45 \pm 1.3}{-^*}$	$\frac{3 \pm 0.4}{-^*}$	$\frac{25 \pm 1.5}{-^*}$	$\frac{8 \pm 0.9}{-^*}$	$\frac{19 \pm 1.2}{66 \pm 0.9}$	$\frac{13 \pm 0.7}{30 \pm 2.0}$	$\frac{17 \pm 2.4}{35 \pm 4.2}$	$\frac{-^{**}}{88 \pm 7.2}$	$\frac{-^{**}}{33 \pm 4.2}$	$\frac{-^{**}}{39 \pm 2.1}$
Средняя	$\frac{67 \pm 2.4}{-^*}$	$\frac{5 \pm 0.6}{-^*}$	$\frac{44 \pm 2.7}{-^*}$	$\frac{19 \pm 2.1}{-^*}$	$\frac{62 \pm 5.4}{86 \pm 2.6}$	$\frac{30 \pm 3.1}{71 \pm 6.4}$	$\frac{35 \pm 3.8}{86 \pm 0.7}$	$\frac{-^{**}}{96 \pm 3.7}$	$\frac{-^{**}}{73 \pm 3.7}$	$\frac{-^{**}}{83 \pm 3.3}$
Сильная	$\frac{100}{-^*}$	$\frac{75 \pm 6.9}{-^*}$	$\frac{87 \pm 8.3}{-^*}$	$\frac{42 \pm 3.3}{-^*}$	$\frac{100}{100}$	$\frac{72 \pm 3.5}{73 \pm 1.9}$	$\frac{79 \pm 7.2}{96 \pm 1.5}$	$\frac{-^{**}}{100}$	$\frac{-^{**}}{100}$	$\frac{-^{**}}{100}$

* Пожары не переходят в устойчивую форму из-за незначительного количества напочвенного горючего материала.

** Пожары распространяются при высоких классах пожарной опасности по условиям погоды и, как правило, имеют устойчивую форму.

Примечание. В числителе – отпад после воздействия беглых низовых пожаров, в знаменателе – отпад после воздействия устойчивых низовых пожаров.

Таблица 4. Предполагаемое состояние участков лесных земель после пожара 2006 г. в Кординском лесничестве в сравнении с данными наземных исследований 2007 г.

Лесной квартал, выдел	Состав, возраст древостоя	Тип условий местопроизрастания	Вид, форма и интенсивность пожара	Отпад, %*	Полнота**	Тип леса, гари ***	КППО****
Кв. 260, выд. 24	3Л1С2К 2Е1П1Б 190 лет	С3-4	Низовой, устойчивый, сильный	$\frac{100}{100}$	$\frac{0.4}{0}$	$\frac{\text{Л вкт}}{\text{гарь вейн}}$	$\frac{4}{1}$
Кв. 260, выд. 31	3К2П1Е 2Л1С1Б 250 лет	В2	Низовой, устойчивый, сильный	$\frac{96}{93}$	$\frac{0.5}{0.02}$	$\frac{\text{К осрт}}{\text{гарь кипр}}$	$\frac{3}{1}$
Кв. 261, выд. 25	3К3П2Е2Б 50 лет; ед.8Л2К 190 лет	В2	Верховой	$\frac{100}{100}$	$\frac{0.6}{0}$	$\frac{\text{К чзм}}{\text{гарь кипр}}$	$\frac{3}{1}$
Кв. 261, выд. 32	9С1Л+К 190 лет	В2	Низовой, устойчивый, средней	$\frac{71}{57}$	$\frac{0.7}{0.36}$	$\frac{\text{С чзм}}{\text{гарь кипр}}$	$\frac{3}{1}$
Кв. 262, выд. 36	8С1Л1К 190 лет	В2	Низовой, устойчивый, средней	$\frac{71}{55}$	$\frac{0.7}{0.32}$	$\frac{\text{С чзм}}{\text{вейн кипр}}$	$\frac{3}{1}$

* В числителе – прогнозируемый отпад от запаса древостоев, в знаменателе – фактический отпад, определенный по данным наземных исследований 2007 г.

** В числителе – полнота древостоя до пожара, в знаменателе – полнота древостоя после пожара.

*** В числителе – тип леса, гари до пожара, в знаменателе – тип леса, гари после пожара.

**** В числителе – КППО до пожара, в знаменателе – КППО после пожара. Примечание. Показатели до пожара взяты по данным таксационных описаний; тип леса (гари) после пожара определен по данным наземных исследований 2007 г.

Таблица 5. Распределение площади земель лесного фонда Кодинского лесничества по классам природной пожарной опасности

Участковые лесничества	Площадь, га	В том числе по классам пожарной опасности					Средний КППО
		1	2	3	4	5	
Цембинское	225413	<u>0</u>	<u>88946</u>	<u>116691</u>	<u>19776</u>	<u>0</u>	<u>2.7</u>
		5892	85978	113767	19776	0	2.7
Лаушкардинское	244172	<u>13179</u>	<u>145983</u>	<u>73623</u>	<u>11387</u>	<u>0</u>	<u>2.3</u>
		26634	132528	73623	11387	0	2.3
Пановское	297003	<u>0</u>	<u>111412</u>	<u>160695</u>	<u>24896</u>	<u>0</u>	<u>2.7</u>
		34027	112282	130112	20582	0	2.5
Всего по лесничеству, га	3197929	<u>27791</u>	<u>1034772</u>	<u>1513030</u>	<u>613001</u>	9335	<u>2.8</u>
		81165	1019219	1479523	608687		2.8
Всего по лесничеству, %	100	<u>0.9</u>	<u>32.3</u>	<u>47.3</u>	<u>19.2</u>	0.3	—
		2.5	31.8	46.3	19.1		

Примечание. В числителе – по данным лесоустройства 2005 г., в знаменателе – после пожаров 2006 г.

гноз (табл. 4). Фактические данные в 87% случаев подтвердили полученные при прогнозировании результаты.

Согласно полученным результатам, предложенная методика позволяет прогнозировать последствия воздействия пожаров с достаточно высокой достоверностью и может применяться в труднодоступных регионах для внесения текущих изменений в лесоводственно-таксационную характеристику насаждений. Применение данной методики возможно и в других районах, но с обязательным предварительным сбором и обработкой банка данных наземных исследований. Для увеличения точности оценки состояния участков лесных земель необходимо проведение исследований по совмещению результатов, полученных согласно изложенной методике, с прогнозом последствий воздействия пожаров по данным спутниковой съемки (Слинкина и др., 2008). Предложенная методика дает возможность не только оценить состояние насаждений после пожаров в каждом конкретном выделе, пройденном огнем, но и проводить переоценку природной пожарной опасности территорий субъектов в конце каждого напряженного пожароопасного сезона.

На основе полученного прогноза состояния участков лесных земель после воздействия пожаров нами была дана оценка динамики природной пожарной опасности в Гремучинском и Кодинском лесничествах Красноярского края, переоценены классы природной пожарной опасности выделов, пройденных пожарами 1996 и 2006 г. Затем был пересмотрен класс природной пожарной опасности по участковым лесничествам и лесничествам. Прогноз динамики пожарной опасности на территории Гремучинского лесничества, показал,

что площадь, трансформировавшаяся в I (очень высокий) КППО после воздействия 4 крупных пожаров 1996 и 2006 г., достигла 74.2 тыс. га, что составляет более 6% от общей площади земель лесного фонда. Средний класс природной пожарной опасности на территории Гремучинского лесничества увеличился с 2.6 до 2.5. В Кодинском лесничестве после воздействия 4 пожаров 2006 г. площадь, характеризующаяся I КППО, увеличилась на 53 тыс. га. В результате увеличения площади нарушенных лесных земель, в Пановском участковом лесничестве средний класс природной пожарной опасности повысился с 2.7 до 2.5 (табл. 5).

Соответственно полученным результатам переоценку природной пожарной опасности необходимо проводить в конце каждого напряженного пожароопасного сезона. Учет динамики пожарной опасности необходим, особенно в связи с переходом предприятий лесной отрасли на новые методы работы, предполагающие постоянную текущую инвентаризацию лесного фонда. При современном техническом и программном оснащении лесоустроительных предприятий возможность такой работы не вызывает сомнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных исследований позволяют утверждать, что пожарная опасность в каждом лесном районе Сибири характеризуется своими особенностями и динамикой во времени. Оценку природной пожарной опасности необходимо проводить на основе анализа напряженности пожароопасных сезонов с учетом зонально-географических особенностей лесных районов и отдельных территорий. Синтез материалов на-

земных исследований, лесоустроительной базы данных и данных космического мониторинга позволяет оценивать динамику природной пожарной опасности территорий на основе прогнозирования состояния лесных экосистем после воздействия пожаров. Разработка классификации природной пожарной опасности, соответствующей зонально-географическим особенностям расположения субъектов, составление на этой основе карт и своевременный учет динамики пожарной опасности позволят увеличить эффективность при организации охраны лесов от пожаров и минимизировать ущерб от пожаров растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н.П.* Лесная таксация. 5-е изд. М.: Лесная пром-сть, 1982. 552 с.
- Барталев С.А., Стыценко Ф.В., Егоров В.А., Лупян Е.А.* Спутниковая оценка гибели лесов России от пожаров // *Лесоведение*. 2015. № 2. С. 83–94.
- Буряк Л.В.* Лесообразовательный процесс в нарушенных пожарами светлехвойных насаждениях юга Сибири: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук (06.03.02). Красноярск: СибГТУ, 2015. 37 с.
- Буряк Л.В., Иванов В.А., Пономарев Е.И.* Лесопожарное районирование территории Красноярского края // *Лесные пожары и изменение климата. Проблемы управления пожарами в природных и культурных ландшафтах Евразии*. Новосибирск, 2013. С. 62.
- Валендик Э.Н.* Пожароуправление в лесах // *Региональные проблемы экосистемного лесоводства*. Красноярск: СО РАН, 2007. С. 223–224.
- Валендик Э.Н., Иванова Г.А.* Экстремальные пожароопасные сезоны в бореальных лесах Средней Сибири // *Лесоведение*. 1996. № 4. С. 12–19.
- Вонский С.М., Жданко В.А., Корбут В.И., Семенов С.М., Тетюшева Л.В., Загородняя Л.С.* Определение природной пожарной опасности в лесу // *Методические рекомендации*. Л.: ЛенНИИ лесн. хоз-ва, 1981. 51 с.
- Иванов В.А., Иванова Г.А.* Пожары от гроз в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2010. 164 с.
- Ковалев Н.А.* Эффективность “Авиалесоохраны” в передовых технологиях // *Пожары в лесных экосистемах Сибири*. Красноярск: Институт леса СО РАН, 2008. С. 245.
- Коган Р.М., Глаголев В.А.* Тенденции изменения напряженности пожароопасных сезонов на территории Хабаровского края и Еврейской автономной области // *Региональные проблемы*. 2016. Т. 19. № 4. С. 75–83.
- Лупян Е.А., Барталев С.А., Балашов И.В., Егоров В.А., Ершов Д.В., Кобец Д.А., Сенько К.С., Стыценко Ф.В., Сычугов И.Г.* Спутниковый мониторинг лесных пожаров в 21 веке на территории Российской Федерации (цифры и факты по данным детектирования активногорения) // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2017. Т. 14. № 6. С. 158–175.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2017-14-6-158-175>
- Матвеев П.М.* Последствия пожаров в лиственных биогеоценозах на многолетней мерзлоте. Красноярск, СибГТУ, 2006. 268 с.
- Мелехов И.С.* Природа леса и лесные пожары. Архангельск: ОГИЗ, 1947. 60 с.
- Плотникова А.С., Ершов Д.В.* Метод актуализации классов природной пожарной опасности лесной территории с помощью спутниковых тематических продуктов // *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2015. Т. 12. № 1. С. 181–189.
- Пономарев Е.И., Харук В.И.* Горимость лесов Алтае-Саянского региона в условиях наблюдаемых изменений климата // *Сибирский экологический журн.* 2016. № 1. С. 38–46.
- Приказ Рослесхоза от 05.07.2011 № 287 “Об утверждении классификации природной пожарной опасности лесов и классификации пожарной опасности в лесах в зависимости от условий погоды”. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/902289183> (дата обращения: 21.09.2018).
- Скудин В.М., Сухинин А.И., Буряк Л.В., Каленская О.П., Пономарев Е.И.* Прогноз последствий пожаров в лесных экосистемах Нижнего Приангарья на основе комплексного ГИС-анализа // *Лесное хоз-во*. 2010. № 1. С. 36–38.
- Слинкина О.А., Сухинин А.И., Буряк Л.В.* Картографирование текущего состояния лесов Красноярского края с использованием данных дистанционного зондирования // *Вестник СибГАУ им. ак. М.Ф. Решетнева*. 2008. № 1(18). С. 70–74.
- Софронов М.А.* Связь пирологических характеристик и оценок как основа управления пожарами в бореальных лесах: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук (06.03.03). Красноярск: Институт леса СО РАН, 1998. 60 с.
- Софронов М.А., Волокитина А.В.* Пирологическая характеристика лесных экосистем вдоль трансекта // *Лесные экосистемы Енисейского меридиана*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 109–117.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В.* Методические указания по изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г.* Климатические изменения и лесные пожары в России // *Лесоведение*. 2013. № 5. С. 50–61.
- Шутов И.В., Рябинин Б.Н.* Лесная политика в условиях изменяющегося климата // *Лесное хоз-во*. М. 2009. № 2. С. 4–9.
- Flannigan M.D., Krawchuk M.A., de Groot W.J., Wotton B.M., Gowman L.M.* Implications of changing climate for global wildland fire // *International J. Wildland Fire*. 2009. V. 18. P. 483–507.
- Goldammer J.G., Stocks B.J., Sukhinin A.I., Ponomarev E.* Current fire regimes, impacts and the likely changes – II: Forest Fires in Russia – Past and Current Trends // *Vegetation fires and global change. Challenges for concerted international action: A white paper directed to the United Na-*

tions and international organizations. Remagen-Oberwinter: Kessel Publishing House, 2013. P. 51–76.

Groisman P.Y., Sherstyukov B.G., Razuvaev V.N., Knight R.W., Enloe J.G., Stroumentova N.S., Whitfield P.H., Førland E., Hannsen-Bauer I., Tuomenvirta H., Aleksandersson H., Mescherskaya A.V., Karl T.R. Potential forest fire danger over Northern Eurasia—Changes during the 20th century // *Global & Planetary Change*. 2007. V. 56. P. 371–386.

Groisman P., Shugart H., Kicklighter D., Henebry G., Tchekbakova N., Maksyutov S., Monier E., Gutman G., Gulev S., Qi J., Prishchepov A., Kukavskaya E., Porfiriev B., Shiklomanov A., Loboda T., Shiklomanov N., Nghiem S., Bergen K., Albrechtova J., Chen J., Shahgedanova M., Shvidenko A., Speranskaya N., Soja A., de Beurs K., Bulygina O., McCarty J., Zhuang Q., Zolina O. Northern Eurasia Future Initiative (NEFI): facing the challenges and pathways of global change in the twenty-first century // *Progress in Earth and Planetary Science*. 2017. V. 4. P. 1–48.
<https://doi.org/10.1186/s40645-017-0154-5>

IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. Cambridge-NY: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.

Jolly W.M., Cochrane M.A., Freeborn P.H., Holden Z.A., Brown T.J., Williamson G.J., Bowman D.M.J.S. Climate-induced variations in global wildfiredanger from 1979 to 2013 // *Nature Communications*. 2015. V. 6. Article number 7537. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1038/ncomms8537>

Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J. Fire return intervals within the northern boundary of the larch forest in Central Siberia // *International J. Wildland Fire*. 2013. V. 22. № 2. P. 207–211.
<https://doi.org/10.1071/WF11181>

Kukavskaya E.A., Buryak L.V., Shvetsov E.G., Conard S.G., Kalenskaya O.P. The impact of increasing fire frequency on forest transformations in southern Siberia // *Forest Ecology & Management*. 2016. V. 382. P. 225–235.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.015>

Kukavskaya E.A., Soja A.J., Petkov A.P., Ponomarev E.I., Ivanova G.A., Conard S.G. Fire emissions estimates in Siberia: Evaluation of uncertainties in area burned, land cover, and fuel consumption // *Canadian J. Forest Research*. 2013. V. 43. № 5. P. 493–506. Doi
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0367>

Vivechar A. Wildfires in Russia in 2000–2008: estimates of burnt areas using the satellite MODIS MCD45 data // *Remote Sensing Letters*. 2011. V. 2. № 1. P. 81–90.

Assessment of Fire Hazard and Its Dynamics in Forest Areas of Siberia

L. V. Buryak^{1,2,*}, E. A. Kukavskaya³, V. A. Ivanov², O. F. Malykh⁴, and R. V. Kotelnikov¹

¹*Center of the forest pyrology, development of forest ecosystem conservation, forest protection and regeneration technologies, Branch of the All-Russian Research Institute of Silviculture and Mechanization of Forestry, Krupskoy st., 42, Krasnoyarsk, 660062 Russia*

²*Reshetnev Siberian State University of Science and Technology, Mira ave., 82, Krasnoyarsk, 660049 Russia*

³*Sukachev Institute of Forest SB RAS – separate subdivision of the FRC KSC SB RAS, Akademgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

⁴*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Nedorezova st. 16a, Chita, 672014 Russia*

*E-mail: lburak@mail.ru

The existing methods for assessing fire hazard has been analyzed. For the forest regions of Siberia, which are known for the highest indicators of fire hazard, data has been assembled on the degree of natural and weather-dependent fire hazard as well as the hazard from a source of ignition. It was suggested to assess the natural fire hazard taking into account the geographical-zonal and general inflammability features of the forest-site types and forest regions of Siberia. The need to take into account the dynamics of fire hazard has been noted, especially after fire hazardous seasons, characterized by an extreme degree of inflammability. In remote areas, it has been proposed to assess the dynamics of the natural fire hazard of territories based on the predicted state of forest ecosystems after the impact of fires. The proposed method has been tested on the territory of the Nizhneangarsk forest region, and high reliability has been revealed in assessing the post-fire state of forest stands (in 87% of cases). Based on the prediction of the forest fire consequences, an assessment of the natural fire hazard dynamics in the Kodinsky and Gremuchinsky forest districts of the Krasnoyarsk Territory was carried out. There were also revealed significantly increased areas of forest lands characterized by the I class of natural fire hazard after the impact of several large fires in 1996 and 2006, and a fire hazard class increase in some of the forestry units and on the territory of the Gremuchinsky forest district as a whole.

Keywords: fire hazard, forest regions, geographical-zonal features, fire hazard dynamics, prediction method.

Acknowledgements: The work has been partially financed by RFBR (15-04-06567).

REFERENCES

- Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.
- Bartalev S.A., Stytsenko F.V., Egorov V.A., Loupian E.A., Sputnikovaya otsenka gibeli lesov Rossii ot pozharov (Satellite-based assessment of Russian forest fire mortality), *Lesovedenie*, 2015, No. 2, pp. 83–94.
- Buryak L.V., Ivanov V.A., Ponomarev E.I., Lesopozharnoe raionirovanie territorii Krasnoyarskogo kraia (Forest fire zoning of the territory of the Krasnoyarsk Territory), In: *Lesnye pozhary i izmenenie klimata, Problemy upravleniya pozharami v prirodnykh i kul'turnykh landshaftakh Evrazii* (Forest fires and climate change. Problems of fire management in natural and cultural landscapes of Eurasia), Novosibirsk, 2013, pp. 62.
- Buryak L.V., *Lesoobrazovatel'nyi protsess v narushennykh pozharami svetlokhvoinnykh nasazhdeniyakh yuga Sibiri. Avtoref. diss. d-ra s.-kh. nauk* (Forest forming process of light coniferous forests disturbed by fire in southern Siberia. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: SibGTU, 2015, 36 p.
- Flannigan M.D., Krawchuk M.A., de Groot W.J., Wotton B.M., Gowman L.M., Implications of changing climate for global wildland fire, *International J. Wildland Fire*, 2009, Vol. 18, pp. 483–507.
- Goldammer J.G., Stocks B.J., Sukhinin A.I., Ponomarev E., Current fire regimes, impacts and the likely changes – II: Forest Fires in Russia – Past and Current Trends, In: *Vegetation fires and global change. Challenges for concerted international action: A white paper directed to the United Nations and international organizations*, Remagen-Oberwinter: Kessel Publishing House, 2013, pp. 51–76.
- Groisman P., Shugart H., Kicklighter D., Henebry G., Tchebakova N., Maksyutov S., Monier E., Gutman G., Gulev S., Qi J., Prishchepov A., Kukavskaya E., Porfiriev B., Shiklomanov A., Loboda T., Shiklomanov N., Nghiem S., Bergen K., Albrechtova J., Chen J., Shahgedanova M., Shvidenko A., Speranskaya N., Soja A., de Beurs K., Bulygina O., McCarty J., Zhuang Q., Zolina O., Northern Eurasia Future Initiative (NEFI): facing the challenges and pathways of global change in the twenty-first century, *Progress in Earth and Planetary Science*, 2017. Vol. 4, pp. 1–48, DOI 10.1186/s40645-017-0154-5
- Groisman P.Y., Sherstyukov B.G., Razuvaev V.N., Knight R.W., Enloe J.G., Stroumentova N.S., Whitfield P.H., Førland E., Hannsen-Bauer I., Tuomenvirta H., Aleksandersson H., Mescherskaya A.V., Karl T.R., Potential forest fire danger over Northern Eurasia-Changes during the 20th century, *Global & Planetary Change*, 2007, Vol. 56, pp. 371–386.
http://docs.cntd.ru/document/902289183 (September 21, 2018).
- IPCC, 2013: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge-NY: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.
- Ivanov V.A., Ivanova G.A., *Pozhary ot groz v lesakh Sibiri* (Fires from thunderstorms in the forests of Siberia), Novosibirsk: Nauka, 2010, 160 p.
- Jolly W.M., Cochrane M.A., Freeborn P.H., Holden Z.A., Brown T.J., Williamson G.J., Bowman D.M.J.S., Climate-induced variations in global wildland fire danger from 1979 to 2013, *Nature Communications*, 2015, Vol. 6, Article number 7537, pp. 1–11.
https://doi.org/10.1038/ncomms8537
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Fire return intervals within the northern boundary of the larch forest in Central Siberia, *International J. Wildland Fire*, 2013, Vol. 22, No. 2, pp. 207–211,
https://doi.org/10.1071/WF11181
- Kogan R.M., Glagolev V.A., Tendentsii izmeneniya napryazhennosti pozharoopasnykh sezonov na territorii Khabarovskogo kraia i Evreiskoi avtonomnoi oblasti (Trends in the intensity of fire seasons tension in Khabarovsk territory and Jewish autonomous region), *Regional'nye problemy*, 2016, Vol. 19, No. 4, pp. 75–83.
- Kovalev N.A., Effektivnost' "Avialesookhrany" v pere-dovykh tekhnologiyakh (The effectiveness of "Avialesookhrana" in advanced technologies), In: *Pozhary v lesnykh ekosistemakh Sibiri* (Fires in forest ecosystems of Siberia), Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, 2008, pp. 245.
- Kukavskaya E.A., Buryak L.V., Shvetsov E.G., Conard S.G., Kalenskaya O.P., The impact of increasing fire frequency on forest transformations in southern Siberia, *Forest Ecology & Management*, 2016, Vol. 382, pp. 225–235,
http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.015
- Kukavskaya E.A., Soja A.J., Petkov A.P., Ponomarev E.I., Ivanova G.A., Conard S.G., Fire emissions estimates in Siberia: Evaluation of uncertainties in area burned, land cover, and fuel consumption, *Canadian J. Forest Research*, 2013, Vol. 43, No. 5, pp. 493–506, DOI 10.1139/cjfr-2012-0367
- Lupyan E.A., Bartalev S.A., Balashov I.V., Egorov V.A., Ershov D.V., Kobets D.A., Sen'ko K.S., Stytsenko F.V., Sychugov I.G., Sputnikovyi monitoring lesnykh pozharov v 21 veke na territorii Rossiiskoi Federatsii (tsifry i fakty po dannym detektirovaniya aktivnogo goreniya) (Satellite monitoring of forest fires in the 21st century in the territory of the Russian Federation (facts and figures based on active fires detection)), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2017, Vol. 14, No. 6, pp. 158–175.
- Matveev P.M., *Posledstviya pozharov v listvennichnykh biogeotsenozakh na mnogoletnei merzlotte* (Consequences of fires in larch biogeocenoses on permafrost), Krasnoyarsk: SibGTU, 2006, 268 p.
- Melekhov I.S., *Priroda lesa i lesnye pozhary* (Forest nature and forest fires), Arkhangel'sk: OGIZ, 1947, 60 p.
- Plotnikova A.S., Ershov D.V., Metod aktualizatsii klassov prirodnoi pozharnoi opasnosti lesnoi territorii s pomoshch'yu sputnikovykh tematicheskikh produktov (The method to update maps of forest natural fire danger levels using satellite-derived thematic products), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2015, Vol. 12, No. 1, pp. 181–189.
- 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.
- Shutov I.V., Ryabinin B.N., Lesnaya politika v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata (Forest policy in a changing climate), *Lesnoe khozyaistvo*, 2009, No. 2, pp. 4–9.
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Climate change and wildfires in Russia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 7, pp. 683–692.

- Skudin V.M., Sukhinin A.I., Buryak L.V., Kalenskaya O.P., Ponomarev E.I., Prognoz posledstviy pozharov v lesnykh ekosistemakh Nizhnego Priangar'ya na osnove kompleksnogo GIS-analiza (Forecast of the consequences of fires in forest ecosystems of the Lower Angara region based on a multivariate GIS analysis), *Lesnoe khozyaistvo*, 2010, No. 1, pp. 36–38.
- Slinkina O.A., Sukhinin A.I., Buryak L.V., Kartografirovaniye tekushchego sostoyaniya lesov Krasnoyarskogo kraya s ispol'zovaniem dannykh distantsionnogo zondirovaniya (Up-to date forest mapping of south and central taiga zones of Krasnoyarsk region using remote sensing data), *Vestnik SibGAU im. ak. M.F. Reshetneva*, 2008, No. 1(18), pp. 70–74.
- Sofronov M.A., *Svyaz' pirologicheskikh kharakteristik i otsenok kak osnova upravleniya pozharami v boreal'nykh lesakh. Avtoref. dis. d-ra s.-kh. nauk* (Connection between pyrological characteristics and estimates as a basis for fire management in boreal forests. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, 1998, 60 p.
- Sofronov M.A., Volokitina A.V., Pirologicheskaya kharakteristika lesnykh ekosistem vdol' transekta (Pyrological characteristics of forest ecosystems along the transect), In: *Lesnye ekosistemy Eniseiskogo meridiana* (Forest ecosystems of the Yenisei meridian), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2002, pp. 109–117.
- Sukachev V.N., Zonn S.V., *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* (Guidelines for the forest types study), Moscow: Izd. AN SSSR, 1961, 144 p.
- Valendik E.N., Ivanova G.A., Ekstremal'nye pozharopasnye sezony v boreal'nykh lesakh Srednei Sibiri (Extreme fire seasons in the boreal forests of Central Siberia), *Lesovedenie*, 1996, No. 4, pp. 12–19.
- Valendik E.N., Pozharoupravlenie v lesakh (Fire management in forests), In: *Regional'nye problemy ekosistemnogo lesovodstva* (Regional problems of ecosystem forestry), Krasnoyarsk: SO RAN, 2007, pp. 223–224.
- Vivchar A., Wildfires in Russia in 2000–2008: estimates of burnt areas using the satellite MODIS MCD45 data, *Remote Sensing Letters*, 2011, Vol. 2, No. 1, pp. 81–90.
- Vonskii S.M., Zhdanko V.A., Korbut V.I., Semenov S.M., Tetyusheva L.V., Zagorodnyaya L.S., Opredelenie prirodnoi pozharnoi opasnosti v lesu (Determination of natural fire hazard in the forest), In: *Metodicheskie rekomendatsii* (Methodical recommendations), Leningrad: LenNII lesn. khoz-va, 1981, pp. 51.

УДК 582.477:581.132.1:581.526.13

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ХВОИ В ГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО¹

© 2021 г. Е. А. Тишкина^{a, b, *}, Л. А. Семкина^a, А. А. Григорьев^{b, c}

^aБотанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

^bУральский государственный лесотехнический университет, Сибирский тракт, 37, Екатеринбург, 620100 Россия

^cИнститут экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*E-mail: elena.mlob1@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.04.2019 г.

После доработки 12.10.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Исследовано содержание фотосинтетических пигментов и соотношение их форм в хвое *Juniperus communis* L. подзоны южной тайги (окрестности озера Таватуй и сосновом лесу г. Реж), в горных среднетаежных темнохвойных лесах Южного Урала (хребет Большой Таганай) и Север Красноярского края лиственничного редколесья западной части плато Путорана. Сравнение ценопопуляций в горных и равнинных условиях позволяет оценить адаптационные возможности растений, заключающиеся в изменении соотношения форм пигментов, при этом содержание пигментного состава не зависит от возраста данных генеративных и постгенеративных особей. При сравнительной характеристике фотосинтетических пигментов внутри каждой ценопопуляции установлено, что величина корреляции зависит от географического положения района местообитания можжевельника. Таватуйская ценопопуляция находится в наиболее благоприятных микроклиматических и экологических условиях, и она отличается от других максимальным содержанием общего пигментного фонда. С увеличением высоты над уровнем моря в таганайской ценопопуляции изменяется соотношение различных форм пигментов, увеличивается содержание хлорофилла *b*, участвующего в светособирающем комплексе. В путоранской ценопопуляции отмечено самое высокое содержание каротиноидов, выполняющих функцию защиты от фотоингибирования, но самое низкое содержание зеленых пигментов. Следовательно, изменение соотношения форм пигментов определяет устойчивость растений и их выживаемость в самых суровых условиях.

Ключевые слова: *Juniperus communis* L., фотосинтетические пигменты, равнинные и горные ценопопуляции.

DOI: 10.31857/S0024114821040100

Исследования флористического разнообразия на функциональном уровне необходимы для понимания приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии (Головко и др., 2010). Для характеристики функционального состояния растений наиболее информативными считаются показатели фотосинтетического аппарата (Заленский, 1977; Пьянков, Мокронос, 1993), а среди них – состав, содержание и соотношение пигментов (Любименко, 1963; Maslova, Poroova, 1993; Дымова, Головко, 2007). Пигменты занимают

центральное место в фотосинтезе, обеспечивая поглощение и запасание солнечной энергии. К настоящему времени детально исследованы спектральные свойства и биосинтез основных фотосинтетических пигментов, разработана концепция антенных комплексов и реакционных центров, выявлены фундаментальные механизмы фотосинтеза (Blankenship, 2002). Вместе с тем, значительное разнообразие таксонов растений и экологических условий их обитания определяют актуальность изучения роли пигментов в сбалансированности всех жизненных процессов. Количественное содержание и качественный состав пигментов, изменение их соотношения в листьях – важные и чувствительные показатели физиологического состояния растений и их фотосинтетического аппарата, направленности адаптивных реакций при воздействии стрессовых условий (Лукья-

¹ Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботаническому саду УрО РАН (2018 г.) и Государственного задания Институту экологии растений и животных УрО РАН (2018 г.).

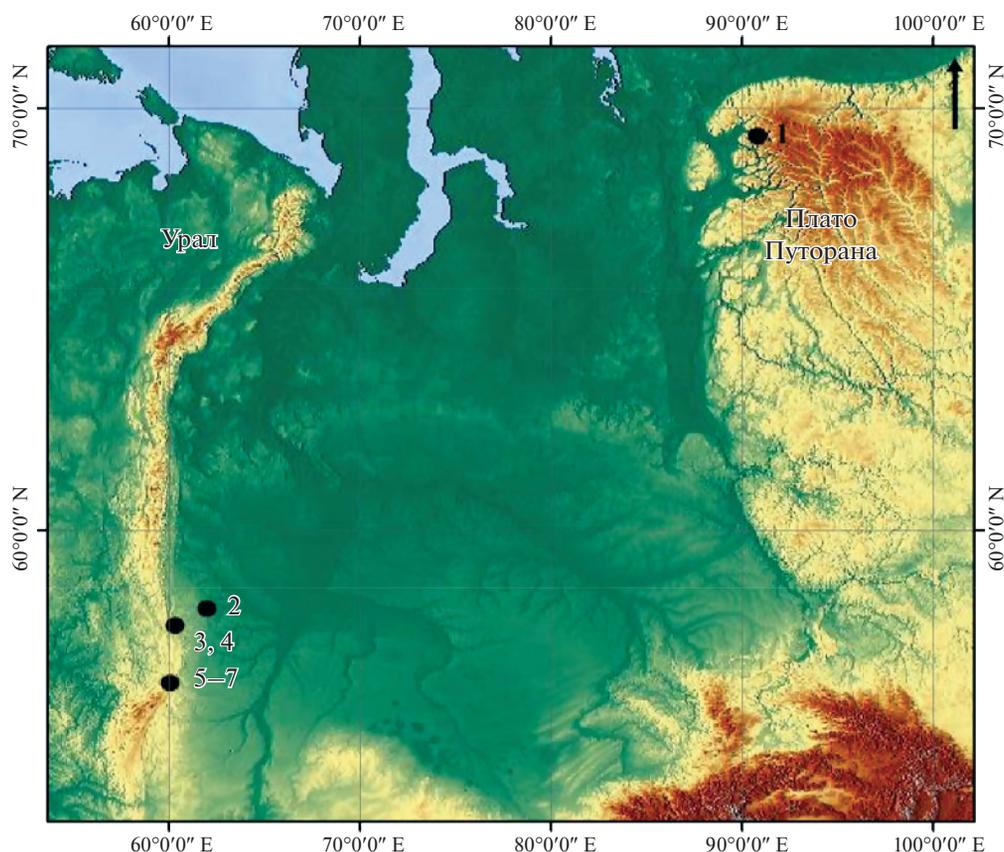


Рис. 1. Географическое положение районов исследования. Фрагменты ценопопуляций можжевельника: 1 – Путоранская, 2 – Режевская, 3, 4 – Таватуйская, 5–7 – Таганайская.

нова и др., 1986; Попова и др., 1984; Корнюшенко, 1992; Маслова и др., 1996). Исследования структурной организации фотосинтетического аппарата можжевельника обыкновенного и его сибирского подвида немногочисленны (Герлинг, 2009; Герлинг, Загирова, 2009).

Цель исследования – выявление особенности содержания пигментов в хвое *Juniperus communis* L. в равнинных и горных ценопопуляциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – фрагменты равнинных ценопопуляций *Juniperus communis* L. на Среднем Урале в районе светлохвойных лесов южной тайги (окрестности озера Таватуй и лесопарковая зона г. Реж) и горных ценопопуляций *Juniperus communis* L. subsp. *sibirica* на Южном Урале в подзоне горных среднетаежных темнохвойных лесов хребтовой полосы Урала (хребет Большой Таганай) (Урал и Приуралье, 1968) и в Красноярском крае (северный макросклон плато Путорана, массив Сухие горы) (рис. 1).

Расстояние между горными и равнинными объектами исследования составило 2150 км. Сбор

материала проведен с 5 июня по 13 августа 2018 г. Средние годовые показатели климата в исследованных районах представлены в табл. 1.

Для характеристики местообитания можжевельника определяли высоту над уровнем моря, тип леса или растительное сообщество, состав древостоя и сомкнутость древесного полога. Были отобраны особи *Juniperus communis* L. двух возрастных категорий: до 50 лет – молодые и свыше 100 лет – старые. Возраст определяли по методике А.А. Григорьева с соавт. (2018).

Хвою второго года отбирали в трех биологических повторностях с южной стороны кроны у пяти экземпляров можжевельника. Содержание пигментов определяли в лабораторных условиях в трех аналитических повторностях. Всего было исследовано 165 образцов. Определение хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов проводили прямым спектрофотометрированием на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (НАСН, США) в 100%-м ацетоне. Спектрофотометрирование проводили в кювете при длине волны 644, 662 и 440 нм в трех повторностях (Годнев, 1963). Расчеты концентрации каждого пигмента в вытяжке расчи-

Таблица 1. Характеристика местообитаний можжевельника

Ценопопуляция	Номер фрагмента ценопопуляции	Тип леса, растительное сообщество	Высота над уровнем моря, м	Географические координаты	Древостой		Средние климатические характеристики								
					Состав	Сомкнутость крон	2017 г.				2018 г.				
							Среднегодовая температура, °С	Сумма осадков, мм	Высота снежного покрова, см	Средняя температура июля, °С	Средняя температура января, °С	Сумма осадков за вегетационный период, мм			
Путоранская	1	Лиственный редколесье	600	69°25' с.ш., 90°54' в.д.	10Лц	0.2	-3.2	325	13.9	-4.3	422	12.2	11.5	-26.8	250
	2	Сосняк черничный	190	57°22' с.ш., 61°22' в.д.	10С	0.6	+2.1	202	32	1.7	474	19.2	19.5	-15.7	304
Таватуйская	3	Сосняк черничный	277	57°09' с.ш., 60°12' в.д.	10С	0.7	+2.8	243	24.3	2	453	13.2	19.8	-15.4	277
	4	Сосняк черничный													
Таганайская	5	Еловая редица	1060	55°21' с.ш., 59°54' в.д.	8Е2Б	0.1	+2.1	354	45.7	1.1	616	30.7	18.3	-15.8	332
	6	Еловое редколесье	1075		10Е	0.3									
	7	Лишайниково-гравийная горная тундра	1080		-	-									

Примечание. Состав древостоя: Лц – лиственница сибирская, С – сосна обыкновенная, Е – ель сибирская, Б – береза повислая.

тивали по стандартным формулам (Крючков, Булатова, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный – очень пластичный вид, легко адаптируется в разных экотопах (Тишкина, 2009). Растения имеют на опушках и по краям лесных полян исходную форму одноствольного дерева и прямостоячего кустарника, в тундрах – прижатого к почве стланика (Салахов, 2009). В исследованных ценопопуляциях в зависимости от условий обитания выявлены различные жизненные формы можжевельника. В таватуйской ценопопуляции можжевельник имеет лишь одну форму – одноствольного деревца. По данным Н.В. Панюшкиной с соавт. (2012) одноствольные растения могут менять жизненную форму, становясь немногоствольным деревом или кустарником, переходить к вегетативному размножению и образовывать куртины. В режевской ценопопуляции жизненная форма особей представлена на 26% – одноствольным деревцем и на 74% – формой “геоксильного” кустарника. При этом форма “геоксильного” кустарника в данной ценопопуляции формировалась в результате повреждения лидерной оси одноствольного деревца (обламывание ветвей можжевельника для хозяйственных целей) и укоренения нижних ветвей. В таганайской и пугоранской ценопопуляциях на крутых склонах в тундре и на каменистых россыпях выявлена только стланиковая форма *Juniperus communis* L. subsp. *sibirica*. По литературным данным аллозимного анализа не найдено различий между древесными и кустарниковыми формами (Хантемирова, Семериков, 2009).

В горных ценопопуляциях можжевельник встречается только в полосе между границей сомкнутых лесов и редколесий, так как достаточно светолюбив и неконкурентоспособен в условиях высокой сомкнутости древесного яруса и густого подроста и подлеска. Его можно встретить только в разреженных еловых и лиственничных древостоях пугоранской и таганайской ценопопуляций. На открытых участках можжевельник подвергается снежной абразии и морозному иссушению, а аккумуляция снежных масс на склоне обеспечивает его выживание в условиях высокогорий в зимнее время года (Григорьев и др., 2018). В основных фитоценозах равнинные ценопопуляции распространены при сомкнутости крон 0.6–0.7, и с увеличением сомкнутости полога происходит угнетение можжевельника из-за недостатка света. При корреляционном анализе внутри каждой ценопопуляции обнаружена положительная связь между сомкнутостью древес-

ного полога и высотой можжевельника ($r = 0.95$, $p < 0.05$).

Успешная адаптация растительного организма к климатическим условиям в значительной степени зависит от способности его ассимиляционного аппарата адекватно менять структурные параметры для поддержания продукционного процесса (Плюснина, Загирова, 2016). Климатические показатели для произрастания пугоранской ценопопуляции (Красноярский край) являются более суровыми – средняя температура в январе 2018 г. –26.8°C, в июле – +11.5°C с коротким вегетационным периодом по сравнению со Средним и Южным Уралом – 90 дней (средняя годовая температура варьирует от 1.1 до 2.8°C). Район светлохвойных лесов отличается сухостью и континентальностью (сумма осадков в 2017 г. не превышала 243 мм, а в 2018 г. – 474 мм, высота снежного покрова составляла до 32 мм в 2017 г. и до 19.2 мм в 2018 г.), при этом в районе местообитания таганайской ценопопуляции климат по сравнению с другими районами Урала более холодный и довольно влажный (сумма осадков в 2017 г. – 354 мм, в 2018 г. – 616 мм).

С увеличением географической широты в связи со снижением высоты солнцестояния уровень инсоляции уменьшается. При этом происходят изменения спектрального состава солнечной энергии и соотношения рассеянного и прямого излучения (Шульгин, 1963). Следовательно, вертикальные изменения режима солнечной радиации отражаются на пигментной системе листьев, от эффективности работы которой напрямую зависит фотосинтетическая продуктивность растений (Иванов и др., 2009).

Исследование показало, что содержание пигментного состава не зависит от возраста особей, поэтому дальнейший анализ производился по общей выборке в каждом фрагменте ценопопуляций можжевельника. Нами установлено, что содержание общего фонда пигментов в таватуйской ценопопуляции выше, чем в таганайской, режевской и пугоранской (рис. 2) (табл. 2). Это связано, во-первых, с оптимальными микроклиматическими и экологическими условиями, во-вторых, с фитоценотической защитой соснового древостоя. Низким содержанием пигментов характеризуются горные ценопопуляции можжевельника. Согласно исследованиям, Т.Г. Масловой и И.А. Поповой (Maslova, Popova, 1993) у растений, произрастающих в крайне суровых условиях, низкое содержание фотосинтетических пигментов связано с действием неблагоприятных факторов, таких как низкая температура или бедность почв. Большинство растений Восточного Памира отличается пониженным содержанием хлорофилла (Попова, 1958).

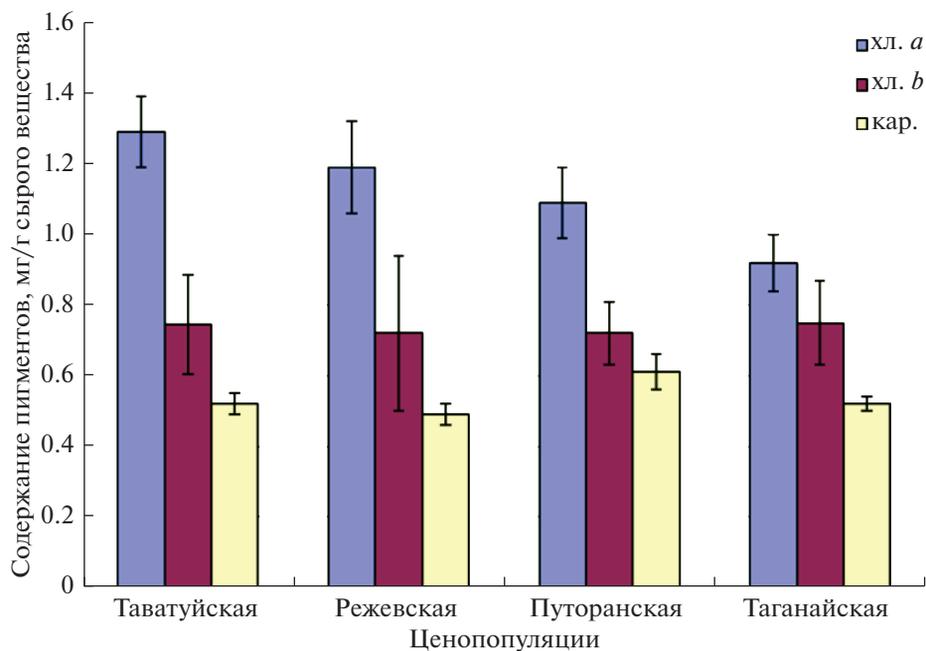


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов в горных и равнинных ценопопуляциях можжевельника: 1 – хлорофилл *a*, 2 – хлорофилл *b*, 3 – каротиноиды.

Таблица 2. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в хвое можжевельника в горных и равнинных ценопопуляциях

Номер фрагмента ценопопуляции	Содержание пигментов (мг/г ⁻¹) сырого вещества					Соотношение	
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хл. <i>a</i> + <i>b</i>	каротиноиды	сумма пигментов	хлорофилл <i>a</i> : <i>b</i>	хлорофиллы : каротиноиды
Путоранская ценопопуляция							
1	1.09 ± 0.10	0.72 ± 0.09	1.81 ± 0.19	0.61 ± 0.05	2.44 ± 0.22	1.5	3.0
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	1.09 ± 0.10	0.72 ± 0.09	1.81 ± 0.19	0.61 ± 0.05	2.44 ± 0.22	1.5	3.0
Режевская ценопопуляция							
2	1.19 ± 0.13	0.74 ± 0.22	1.93 ± 0.35	0.49 ± 0.03	2.37 ± 0.35	1.6	3.3
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	1.19 ± 0.13	0.72 ± 0.22	1.93 ± 0.35	0.49 ± 0.03	2.37 ± 0.35	1.6	3.3
Таватуйская ценопопуляция							
3	1.14 ± 0.05	0.72 ± 0.06	1.86 ± 0.11	0.45 ± 0.02	2.31 ± 0.12	1.6	4.1
4	1.44 ± 0.15	0.72 ± 0.22	2.16 ± 0.37	0.60 ± 0.04	2.76 ± 0.37	2	3.6
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	1.29 ± 0.1	0.72 ± 0.14	2.03 ± 0.24	0.52 ± 0.03	2.55 ± 0.24	1.8	3.9
Таганайская ценопопуляция							
5	0.89 ± 0.09	0.62 ± 0.10	1.51 ± 0.19	0.52 ± 0.04	2.03 ± 0.21	1.5	2.8
6	0.93 ± 0.08	0.79 ± 0.15	1.72 ± 0.24	0.54 ± 0.02	2.31 ± 0.23	1.2	3.2
7	0.94 ± 0.07	0.86 ± 0.10	1.8 ± 0.17	0.51 ± 0.02	2.31 ± 0.17	1.1	3.5
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	0.92 ± 0.08	0.76 ± 0.12	1.68 ± 0.20	0.52 ± 0.02	2.21 ± 0.20	1.2	3.2

Примечание. $\bar{X} \pm m\bar{x}$ – средняя величина со стандартной ошибкой. Во всех ячейках средняя величина со стандартной ошибкой.

По мере увеличения высоты над уровнем моря значительно повышается интенсивность света и меняется его качественный состав, а условия освещения определяют содержание и соотношение пигментов в листе (Тишкина, Семкина, 2017).

В результате исследования в таганайской ценопопуляции, в которой растения произрастают в разнообразных эколого-ценотических условиях на границе леса и тундры в амплитуде высот от 1060 до 1080 м, выявлено, что с увеличением высоты над уровнем моря увеличивается содержание хлорофиллов, при этом снижается соотношение $a : b$ с 1.5 до 1.1 и увеличивается отношение “хлорофиллы : каротиноиды” с 2.8 до 3.5 мг/г⁻¹. Подобные данные получены и другими исследователями (Иванов и др., 2013). Они утверждают, что с увеличением высоты уменьшается доля каротиноидов и увеличивается доля хлорофилла *b*. В условиях высокой освещенности достаточно небольшого количества хлорофилла для протекания фотосинтетического процесса и уменьшения опасности фотодеструкции клетки (Попова и др., 1984). Согласно нашим исследованиям в таганайской ценопопуляции содержание хлорофилла *b* является самым высоким. Анализ данных показал, что существует тесная положительная корреляция между накоплением хлорофилла *a* и *b* ($r = 0.76$, $p < 0.05$). В пигментном комплексе полифункциональную роль в адаптации растений к факторам среды выполняет хлорофилл *b* (Юдина, 2018). Мы предполагаем, что хлорофилл *b* может выполнять защитную функцию: чем больше хлорофилла *b*, тем меньше чувствительность к яркому свету.

Содержание каротиноидов различается в меньшей степени во всех ценопопуляциях можжевельника, кроме пудранской, где максимальная концентрация каротиноидов, скорее всего, связана с устойчивостью фотосинтетического аппарата к действию резких перепадов температур в течение суток и в период вегетации. Сходные данные получены у можжевельника сибирского на Северном Урале (Герлинг, Загирова, 2009), травянистых растений на Приполярном Урале (Головки и др., 2007) и в высокогорьях Малого Кавказа (Чхубианишвили и др., 2009). А по данным В. Demtig-Adams с соавт. (1996) в условиях высокой инсоляции часто повышена доля каротиноидов, выполняющих в данных условиях функцию защиты от фотоингибирования. Накопление каротиноидов часто положительно коррелирует с содержанием хлорофиллов, так как они являются обязательными компонентами пигмент-белковых комплексов фотосистемы (ФС) I и II (Иванов и др., 2013). Во всех ценопопуляциях можжевельника обнаружена положительная связь содержания хлорофилла *a* и каротиноидов ($r = 0.51$, $p < 0.05$).

Отношение (“хлорофиллы : каротиноиды”) в хвое можжевельника в пудранской ценопопуляции составляет 3.0, таганайской – 3.2, таватуйской – 3.8 и режевской – 3.3. Интенсивность фотосинтеза зависит не только от содержания хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, но и от их соотношения в хлоропластах. Соотношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* варьирует от 1.2 в таганайской до 1.8 в таватуйской ценопопуляции. Содержание зеленых пигментов в хвое равнинных ценопопуляций, произрастающих под пологом средневозрастного соснового древостоя, выше, чем в горных ценопопуляциях можжевельника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пигментный комплекс растений *Juniperus communis* L. чутко реагирует на уровень инсоляции. Сравнение ценопопуляций в горных и равнинных условиях позволяет оценить адаптационные возможности растений, заключающиеся в изменении соотношения форм пигментов, при этом содержание пигментного состава не зависит от данных возрастных категорий особей. Особую защитную роль при фотоингибировании выполняет хлорофилл *b* и каротиноиды. Наибольшее содержание хлорофилла *b* отмечено в самой высокой точке Таганая – над уровнем моря 1080 м – 0.86, а на абсолютной высоте 1060 м – 0.62 мг/г⁻¹. Самое высокое содержание каротиноидов найдено в пудранской ценопопуляции 0.61 мг/г⁻¹ (против 0.52, 0.49, 0.52), находящейся в самых суровых условиях существования, но, тем не менее, по сумме пигментов она почти не отличается от других изученных. При сравнительной характеристике фотосинтетических пигментов внутри каждой ценопопуляции установлено, что величина корреляции зависит от географического положения района местообитания можжевельника. Экологическая пластичность фотосинтетического аппарата заключается именно в соотношении различных форм пигментов. Наименьшее содержание пигментов в высокогорной таганайской ценопопуляции (2.21) следует отнести за счет наименьшего накопления основного ассимиляционного пигмента хлорофилла *a* – 0.92 по сравнению с другими ценопопуляциями – 1.29, 1.19, 1.09 мг/г⁻¹. Таким образом, пигментный комплекс растений может служить диагностическим показателем состояния растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герлинг Н.В., Загирова С.В. Структура и фотосинтез хвой *Juniperus sibirica* Burgsd. (Cupressaceae) на Северном Урале // Ботанический журн. 2009. № 11. С. 1672–1680.

- Герлинг Н.В. Структура и фотосинтез хвои видов р. *Juniperus* на Северо-Востоке европейской части России / Н.В. Герлинг: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.02.01) Сыктывкар: Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, 2010. 20 с.
- Годнев Т.Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 319 с.
- Головко Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Ботанический журн. 2007. Т. 92. С. 1732–1741.
- Головко Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 1. С. 39–46.
- Григорьев А.А., Ерохина О.В., Соковнина С.Ю., Шаламова Ю.В., Балакин Д.С. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2018. № 11(3). С. 218–236.
- Дымова О.В., Головко Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 47–53.
- Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л.: Наука, 1977. 56 с.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А. Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности // Доклады АН. 2009. Т. 428. С. 135–138.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 6. С. 856–864.
- Корнюшенко Г.А., Соловьева Л.В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Ботанический журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 55–77.
- Крючков В.А., Булатова И.К. Практикум по физиологии древесных растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2006. 248 с.
- Лукьянова Л.М., Марковская Е.Ф., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики Хибинский горный массив). Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1986. 127 с.
- Любименко В.Н. Работы по фотосинтезу и пигментам растений / Отв. ред. Любинского Н.А. Киев: Изд-во АН Украинской ССР, 1963. Т. 2. 681 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 437–449.
- Панюшкина Н.В., Карасева М.А., Демаков Ю.П., Бекмансуров М.В., Карасев В.Н. Распространение и структура ценопопуляций можжевельника в Республике Марий Эл // Вестник МарГТУ. 2012. № 1. С. 24–34.
- Плюснина С.Н., Загурова С.В. Структура фотосинтетического аппарата *Betula nana* (Betulaceae) на Северном и Приполярном Урале // Ботанический журн. 2016. Т. 101. № 3. С. 261–274.
- Попова И.А. О пигментах листьев памирских растений // Ботанический журн. 1958. Т. 48. № 11. С. 1550–1561.
- Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А., Маслова Т.Г. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журн. 1984. Т. 69. С. 334–344.
- Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115–130.
- Пьянков В.И., Мокроносос А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 4. С. 515–531.
- Салахов Н.В. Эколого-фитоценологическая приуроченность, жизненные формы и популяционная биология *Juniperus communis* L. в Республике Татарстан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). М.: Московский педагогический госуд. ун-т, 2009. 18 с.
- Тишкина Е.А. Закономерности распространения, формовое разнообразие и экологическая приуроченность *Juniperus communis* L. на Урале: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук (06.03.03). Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун.-т, 2009. 20 с.
- Тишкина Е.А., Семкина Л.А. Оценка состояния ценопопуляций можжевельника обыкновенного по содержанию фотосинтетических пигментов на Среднем и Южном Урале // Лесоведение. 2017. № 6. С. 127–132.
- Урал и Приуралье / Отв. ред. Комар И.В., Чикишев А.Г. М.: Наука, 1968. 459 с.
- Хантемирова Е.В., Семериков В.Л. Аллозимный полиморфизм разновидностей можжевельника обыкновенного // Лесоведение. 2009. № 1. С. 74–77.
- Чхубианишвили Е.И., Чанишвили Ш.Ш., Качарава Н.Ф., Бадридзе Г.Ш. Структурно-функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. № 2. С. 132–139.
- Шульгин И.А. Морфофизиологические приспособления растений к свету. М.: Изд-во МГУ, 1963. 74 с.
- Юдина П.К. Структурно-функциональные параметры листьев степных растений Северной Евразии: Дис. канд. биол. наук. (03.02.01). Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2018. 177 с.
- Blankenship R.E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis, 2002. 321 p.
- Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W. In vivo function of carotenoids in higher plants // FASEB J. 1996. V. 10. P. 403–412.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Pigment Systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195–203.

Ecological Plasticity of *Juniperus communis* L. Needles Pigment Complex in Highland and Lowland Coenopopulations

Ye. A. Tishkina^{1,2,*}, L. A. Semkina¹, and A. A. Grigor'yev^{2,3}

¹Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Bilimbaevskaya st. 32a, Yekaterinburg, 620134 Russia

²Ural State Forest Engineering University, Sibirsky tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia

³Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8-Marta st. 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

*E-mail: elena.mlob1@yandex.ru

The content of photosynthetic pigments and the ratio of their forms has been studied in the needles of *Juniperus communis* L. of the southern taiga subzone (the vicinity of Lake Tavatui and the pine forest of the city of Rezh), in the mountainous middle taiga dark coniferous forests of the Southern Ural (the Bolshoi Taganai ridge) and larch woodlands of the western part of the plateau Putorana in the Northern Krasnoyarsk Territory. Comparing the coenopopulations in mountainous and lowland conditions makes it possible to assess the plants adaptive capabilities, such as changing the ratio of pigment forms, however the content of the pigment composition does not depend on the age of these generative and postgenerative individuals. Comparative characteristics of photosynthetic pigments within each coenopopulation revealed that the magnitude of the correlation depends on the geographical position of the juniper habitat area. The Tavatui coenopopulation is located in the most favorable microclimatic and ecological conditions, and it differs from others in the maximum content of a total pigment fund. With an increase in altitude in the Taganai coenopopulation, the ratio of different forms of pigments changes, and the content of chlorophyll *b*, an essential part of the light-harvesting complex, increases. The Putorana coenopopulation has the highest content of carotenoids, which function as protection against photoinhibition, but the lowest content of green pigments. Thus, a change in the ratio of pigment forms determines the resistance of plants and their survival in the most severe conditions.

Keywords: *Juniperus communis* L., photosynthetic pigments, lowlands and highlands coenopopulations.

Acknowledgements: The study has been conducted within the framework of the State Contract with the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (2018) and the State Contract with the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (2018).

REFERENCES

- Blankenship R.E., *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*, Oxford and Malden (Massachusetts): Blackwell Science, 2002, 321 p.
- Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W., In vivo function of carotenoids in higher plants, *FASEB J.*, 1996, Vol. 10, pp. 403–412.
- Maslova T.G., Popova I.A., Adaptive Properties of the Pigment Systems, *Photosynthetica*, 1993, Vol. 29, pp. 195–203.
- Gerling N.V., Zagirova S.V., Struktura i fotosintez khvoi *Juniperus sibirica* (Cupressaceae) na Severnom Urале (Structure and photosynthesis of *Juniperus sibirica* (Cupressaceae) needles in the Northern Urals), *Botanicheskii zhurnal*, 2009, Vol. 94, No. 11, pp. 1672–1680.
- Gerling N.V., *Struktura i fotosintez khvoi vidov r. Juniperus na Severo-Vostoke evropeiskoi chasti Rossii. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Structure and photosynthesis of needles of species of *Juniperus* gen. in northeast of European part of Russia. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2010, 18 p.
- Godnev T.N., *Khlorofil: Ego stroenie i obrazovanie v rastenii* (Chlorophyll: The structure and genesis in plants), Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1963, 319 p.
- Golovko T.K., Tabalenkova G.N., Dymova O.V., Pigmentnyi kompleks rastenii Pripolyarnogo Urala (Pigment apparatus of Subpolar Ural plants), *Botanicheskii zhurnal*, 2007, Vol. 92, No. 11, pp. 1732–1742.
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Dymova O.V., Zakhzhii I.G., Tabalenkova G.N., Pigmentnyi kompleks rastenii prirodnoi flory Evropeiskogo Severo-Vostoka (Pigment complex of natural flora plants of the European North-East), *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*, 2010, No. 1, pp. 39–46.
- Grigor'yev A.A., Erokhina O.V., Sokovnina S.Y., Shalau-mova Y.V., Balakin D.S., Prodvizhenie drevessno-kustarnikovoii rastitel'nosti v gory i izmenenie sostava tundrovyykh soobshchestv (khr. Zikal'ga, Yuzhnyi Ural) (The advance of woody and shrub vegetation to the mountains and changes in the composition of tundra communities (Poperechnaya Mountain, the Zikalga Mountain Range in the Southern Urals)), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya*, 2018, No. 11(3), pp. 218–236.
- Dymova O.V., Golovko T.K., Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions, *Russian J. Plant Physiology*, 2007, Vol. 54, No. 1, pp. 39–45.
- Zalenskii O.V., *Ekologo-fiziologicheskie aspekty izucheniya fotosinteza* (Ecological and physiological aspects of the photosynthesis study), Leningrad: Nauka, 1977, 56 p.
- Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Changes in the specific density of leaves of Eurasian plants along the aridity gradient, *Doklady Biological Sciences*, 2009, Vol. 428, No. 1, pp. 430–433.
- Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K., Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South

- Ural, *Russian J. Plant Physiology*, 2013, Vol. 60, No. 6, pp. 812–820.
- Korniyushenko G.A., Solov'eva L.V., *Ekologicheskii analiz sodержaniya pigmentov v list'yakh gorno-tundrovyykh kustarnichkov* (The ecological analysis of pigment contents in leaves of the mountain-tundra dwarf-shrubs), *Botanicheskii zhurnal*, 1992, Vol. 77, No. 8, pp. 55–77.
- Kryuchkov V.A., Bulatova I.K., *Praktikum po fiziologii drevnykh rastenii* (Practical course of wooded plants physiology), Yekaterinburg: Izd-vo UrGU, 2006, 248 p.
- Luk'yanova L.M., Markovskaya E.F., Bulycheva T.M., *Gazoozheniya i pigmentnaya sistema rastenii Kol'skoi Subarktiki (Khibinskii gornyy massiv)* (Gaseous exchange and pigment system of plants in the Kola Subarctic (Khibiny mountain range)), Apatity: Izd-vo Kol'skogo filiala AN SSSR, 1986, 127 p.
- Lyubimenko V.N., *Raboty po fotosintezu i pigmentam rastenii* (Research on photosynthesis and plant pigments), Kiev: Izd-vo AN Ukrainkoi SSR, 1963, Vol. 2, 681 p.
- Maslova T.G., Popova I.A., Korniyushenko G.A., Koroleva O.Y., *Razvitiye predstavleniya o funktsionirovaniy violaxantinovogo tsikla v fotosintezе* (Development of understanding the functioning of the violaxanthin cycle in photosynthesis), *Fiziologiya rastenii*, 1996, Vol. 43, No. 3, pp. 437–449.
- Panyushkina N.V., Karaseva M.A., Demakov Y.P., Bekmansurov M.V., Karasev V.N., *Rasprostraneniye i struktura tsenopopulyatsii mozhzhevel'nika v Respublike Marii El* (Ground cedar cenopopulations structure and distribution in the Republic of Maru El), *Vestnik MarGTU, Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2012, No. 1, pp. 24–34.
- Plyusnina S.N., Zagirova S.V., *Struktura fotosinteticheskogo apparata Betula nana (Betulaceae) na Severnom i Pripol'yarnom Urale* (Structure of *Betula nana* (Betulaceae) photosynthetic apparatus in the Northern and Subpolar Urals), *Botanicheskii zhurnal*, 2016, Vol. 101, No. 3, pp. 261–274.
- Popova I.A., *O pigmentakh list'ev pamiirskikh rastenii* (Pigments of plant leaves in Pamir), *Botanicheskii zhurnal*, 1958, Vol. 43, No. 11, pp. 1550–1561.
- Popova O.F., Slemnev N.N., Popova I.A., Maslova T.G., *Soderzhanie pigmentov plastid u rastenii pustyn' Gobi i Karakumy* (The content of plastid pigments in the plants of Gobi and Karacum Deserts), *Botanicheskii zhurnal*, 1984, Vol. 69, No. 3, pp. 334–344.
- Popova I.A., Maslova T.G., Popova O.F., *Osobennosti pigmentnogo apparata rastenii razlichnykh botaniko-geograficheskikh zon* (Features of pigment apparatus of plants in different botanic and geographical domains), In: *Ekologo-fiziologicheskii issledovaniya fotosintezа i dykhaniya rastenii* (Eco-physiological studies of photosynthesis and plant respiration), Leningrad: Nauka, 1989, pp. 115–139.
- P'yankov V.I., Mokronosov A.T., *Osnovnyye tendentsii izmeneniya rastitel'nosti Zemli v svyazi s global'nym potepleniem klimata* (The main trends in changes in the vegetation of the Earth due to global warming), *Fiziologiya rastenii*, 1993, Vol. 40, No. 4, pp. 515–531.
- Salakhov N.V., *Ekologo-fitosenoticheskaya priurochennost', zhiznennyye formy i populyatsionnaya biologiya Juniperus communis L. v Respublike Tatarstan. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Eco-phytocoenotic preference, lifeforms and population biology of *Juniperus communis* L. in the Republic of Tatarstan. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MGPU, 2009, 18 p.
- Tishkina E.A., *Zakonomernosti rasprostraneniya, formovoye raznoobrazie i ekologicheskaya priurochennost' Juniperus communis L. na Urale. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Regularities in spatial patterns, diversity of forms, and environmental occurrence of *Juniperus communis* L. in Urals. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Yekaterinburg: UGLTU, 2009, 20 p.
- Tishkina E.A., Semkina L.A., *Otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii mozhzhevel'nika obyknovennogo po sodержaniyu fotosinteticheskikh pigmentov na Srednem i Yuzhnom Urale* (Health assessment based on photosynthetic pigments contents in cenopopulations of common juniper in Middle and Southern Ural), *Lesovedeniye*, 2017, No. 6, pp. 127–132.
- Ural i Priural'e* (Ural and Cis-Urals region), Moscow: Nauka, 1968.
- Khantemirova E.V., Semerikov V.L., *Allozimnyi polimorfizm raznovidnostei mozhzhevel'nika obyknovennogo* (Allozyme polymorphism of *Juniperus communis* L. varieties), *Lesovedeniye*, 2009, No. 1, pp. 74–77.
- Chkhubianishvili E.I., Chanishvili S.S., Kacharava N.F., Badridze G.S., *Strukturno-funktsional'nye osobennosti list'ev lugovykh rastenii v usloviyakh vysokogorii Malogo Kavkaza* (Structural and functional features of the leaves of meadow plants in the high mountains of the Caucasus Minor), *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 2009, Vol. 41, No. 2, pp. 132–139.
- Shul'gin I.A., *Morfofiziologicheskiiye prispособleniya rastenii k svetu* (Plants morphophysiological adaptations to light), Moscow: Izd-vo MGU, 1963, 74 p.
- Yudina P.K., *Strukturno-funktsional'nye parametry list'ev stepnykh rastenii Severnoi Evrazii. Dis. kand. biol. nauk.* (Structural and functional parameters of the leaves of steppe plants of Northern Eurasia. Candidate's biol. sci. thesis), Ekaterinburg: Institut ekologii rastenii i zhivotnykh UrO RAN, 2018, 177 p.

УДК 630*443.3

СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ДУБРАВАХ И СОСНЯКАХ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. Б. П. Чураков^{а, *}, Р. А. Чураков^а

^аУльяновский государственный университет, ул. Л. Толстого, 42, Ульяновск, 432017 Россия

*E-mail: churakovbp@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.02.2020 г.

После доработки 27.04.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2021 г.

Проведены исследования процессов естественного семенного возобновления дуба черешчатого в различных типах леса с кустарниковым подлеском разной густоты. Установлено, что во всех обследованных типах леса наибольшая густота разновозрастного самосева дуба отмечена в снытьевоясенниковых дубняках (2300 шт. га⁻¹), наименьшая в сосняках бруснично-зеленомошниковых (1700 шт. га⁻¹). Во всех типах леса густота самосева дуба постепенно снижается по мере увеличения его возраста. Во всех типах леса наибольшая густота самосева дуба отмечена в насаждениях с редким и средним по густоте подлеском. В обследованных насаждениях многовершинные дубки отсутствуют в однолетнем самосеве, но выявлены в самосеве старше 2 и 3 летнего возраста.

Ключевые слова: естественное возобновление, густота подлеска, дуб черешчатый, многовершинность дубков.

DOI: 10.31857/S0024114821030049

Состояние дубрав вызывает глубокую озабоченность не только ученых лесоводов, но и широкой общественности. На протяжении длительного времени они подвергаются периодическому усыханию и деградации. Эти процессы носят глобальный характер и наблюдаются на протяжении всего ареала дуба (Вакин, 1954; Енькова, 1976; Молчанов, 1978; Романовский, 2002; Рубцов, Уткина, 2008; Селочник, 2015; Petrescu, 1974, 1981; Delatour, 1983; Oleksyn, Przybyl, 1987; Сапек, Brutovsky D., Findo S., 1990; Oszako, 2004). По данным В.Г.Панина (1995), за период с 1990 по 1995 г. доля дубовых лесов в европейской части России сократилась на 180 тыс. га. За последние 130 лет площадь дубрав России уменьшилась в 3 раза (Фадеев, 1997). В.К.Тузов (2005) приводит данные о том, что за неполные 30 лет (с 1966 по 2003 г.) площадь дубрав в европейской части России сократилась почти на 30%, причем в основном за счет молодых (Ерусалимский, 2009). Большинство современных наших дубрав (63.9%) имеют порослевое происхождение (Царалунга, Харченко, 2006).

В Ульяновской области площадь дубовых лесов сократилась со 139 тыс. га в 1995 г. до 96.3 тыс. га в 2008 г., т.е. примерно на 30%. На столько же снизилась площадь молодняков дуба — с 14.0 тыс. га в 1995 г. до 9.4 тыс. га в 2008 г. Необходимо отметить, что 91.7% дубовых лесов области имеет порослевое происхождение.

Анализ отечественной и зарубежной литературы дает основание говорить о трех основных факторах, влияющих на стабильность лесных экосистем: абиотические, биотические и антропогенные. Для дубрав особенно опасно комплексное воздействие этих факторов (Ильющенко, Романовский, 2000; Калиниченко, 2000; Тузов, 2005; Каплина, Селочник, 2015; Селочник, 2015; Чеботарева, Чеботарев, Стороженко, 2015; Чеботарев, Чеботарева, Стороженко, 2016; Petrescu, 1974; Ragazzi, Moricca, Dellavalle, 1998), поскольку оно вызывает снижение жизнеспособности дуба, которое в сочетании с низкой устойчивостью порослевых насаждений приводит к сокращению продолжительности жизни дубрав.

Одной из причин сокращения площади дубовых лесов нужно считать, наряду с долговременным порослевым возобновлением, почти полное отсутствие естественного семенного возобновления (Царалунга, 2003; Тузов, 2005; Ерусалимский, 2009; Селочник, 2015; Яшнов, 1932). Это связано как со снижением репродуктивной способности порослевых деревьев, так и с отсутствием соответствующего ухода за появляющимся самосевом дуба (Калиниченко, 2000; Романовский, 2002).

В связи с вышеизложенным очень актуальными и своевременными являются исследования процессов естественного семенного возобновле-

Таблица 1. Таксационная характеристика насаждений

Квартал	Выдел	Площадь, га	Состав	Класс возраста	Класс бонитета	Полнота	Н _{ср} , м	Д _{ср} , см	Тип леса	Запас, м ³ га ⁻¹	Густота подлеса
1	3	11.8	7ДН 2СЕ1Л	ДН-VI СЕ-IV	III	0.7	18 22	20 28	ДСНЯС	80	Редкий
17	12	8.9	7ДН2Л 1СЕ	ДН-VII СЕ-V	II	0.6	20 24	24 32	ДСНЯС	90	Средний
34	8	7.8	8ДН 1СЕ1Л	ДН-VII СЕ-V	II	0.7	20 25	24 34	ДСНЯС	90	Густой
6	7	3.4	8ДН2СЕ + + Кл	ДН-VI СЕ-IV	III	0.7	16 19	20 24	ДМТР	80	Редкий
6	16	4.2	8ДН1СЕ 1Кл	ДН-VII СЕ-IV	III	0.7	17 19	20 24	ДМТР	80	Средний
6	20	12.5	7ДН2СЕ 1Кл	ДН-VII СЕ-V	II	0.7	16 24	20 32	ДМТР	90	Густой
116	12	7.8	8С2ДН	С-III ДН-V	II	0.7	18 15	22 18	СБРЗМ	150	Редкий
118	9	5.6	7С1ДН 1Б	С-IV ДН-V	II	0.7	22 16	28 18	СБРЗМ	190	Средний
118	16	6.2	8С2ДН	С-III ДН-IV	II	0.7	19 12	22 14	СБРЗМ	170	Густой

Примечание. ДН – дубняк низкоствольный, С – сосна обыкновенная, СЕ – сосна естественного происхождения, Б – береза повислая, Л – липа мелколистная, Кд – клен остролистный, Н_{ср} – средняя высота деревьев, Д_{ср} – средний диаметр.

ния дуба в разных лесорастительных условиях и влияния на эти процессы различных факторов.

Целью данного исследования является изучение хода естественного семенного возобновления дуба черешчатого в сосняках и порослевых дубравах с кустарниковым подлеском разной густоты.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследований послужили дубовые и сосновые насаждения Кузоватовского лесничества Ульяновской области. Во всех типах леса подлесок представлен в основном лещиной обыкновенной *Corylus avellana* L. с единичным участием бересклета бородавчатого *Euonymus verrucosa* Scop. и рябины обыкновенной *Sorbus aucuparia* L. Степень густоты подлеса определялась по степени сомкнутости крон кустарников: редкий подлесок – до 0.4; средний – от 0.4 до 0.6; густой – свыше 0.6.

Сосняки бруснично-зеленомошниковые (СБРЗМ): почва скрытоподзолистая, песчаная. Подлесок: лещина обыкновенная и бересклет бородавчатый. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника *Vaccinium vitis-idaea* L. и зеленые мхи *Polytrichum commune* L., *Pleurocium schreberi* L., *Dicranum undulatum* L. Общее проективное покрытие травяного яруса 25–30%.

Дубняки мелкотравные (ДМТР): почва темно-серая лесная, среднесуглинистая. Подлесок: ле-

щина обыкновенная, бересклет бородавчатый и рябина обыкновенная. Травяной ярус представлен мятликом луговым *Poa pratensis* L., грушанкой круглолистной *Pyrola rotundifolia* L., сочевичником весенним *Lathyrus vernus* L., земляникой лесной *Fragaria vesca* L., ландышем майский *Convallaria majalis* L., подмаренником северным *Galium boreale* L., звездчаткой ланцетовидной *Stellaria holostea* L. осокой лесной *Carex sylvatica* Huds. Общее проективное покрытие травяного яруса 65–70%.

Дубняки снытьево-ясменниковые (ДСНЯС): почва серая лесная, легкосуглинистая. Подлесок: лещина обыкновенная и бересклет бородавчатый. В травяном ярусе представлены сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria* L., ясменник пахучий *Asperula odorata* L. ландыш майский, герань лесная *Geranium sylvaticum* L., земляника лесная, будра плющевидная *Glechoma hederaceae* L. Общее проективное покрытие травяного яруса 70–75%.

В таблице 1 представлена таксационная характеристика обследованных насаждений.

Для определения возраста самосева в каждом типе леса отбиралось по 30 молодых дубков, которые срезались на уровне корневой шейки и под лупой определялось количество годовых колец. Таким образом, были исследованы 90 дубков в трех типах леса. Затем с помощью линейки измерялись высоты, а с помощью штангельциркуля – диаметры срезанных дубков и для каждого воз-

Таблица 2. Средние высоты и средние диаметры дубков в различных типах леса

Тип леса	Морфометрические показатели								
	однолетки, $X \pm S_x$			двухлетки, $X \pm S_x$			трехлетки, $X \pm S_x$		
	к-во, шт.	H_{cp} , см	D_{cp} , мм	к-во, шт.	H_{cp} , см	D_{cp} , мм	к-во, шт.	H_{cp} , см	D_{cp} , мм
ДСНЯС	13	4.6 ± 0.3	1.7 ± 0.2	9	7.2 ± 0.6	2.8 ± 0.3	8	9.0 ± 0.9	3.2 ± 0.2
ДМТР	11	4.5 ± 0.3	1.6 ± 0.2	10	7.0 ± 0.6	2.8 ± 0.3	9	9.2 ± 0.8	3.3 ± 0.3
СБРЗМ	12	4.4 ± 0.2	1.6 ± 0.1	10	6.8 ± 0.5	2.7 ± 0.2	8	9.1 ± 0.7	3.3 ± 0.2
Среднее	12	4.5	1.6	10	7.0	2.8	8	9.1	3.3

Примечание. X – среднееарифметическое значение показателя, S_x – ошибка среднееарифметического.

раста определялись средние высоты H_c и средние диаметры D_c для каждого возраста в каждом типе леса.

В каждом обследованном насаждении закладывались пробные площади размером $10 \times 20 \text{ м} = 200 \text{ м}^2$ в 6 кратной повторности, на которых проводился учет естественного семенного возобновления дуба с подразделением его на 3 возрастные группы: одно-, двух- и трехлетние. Полученные на пробных площадях результаты учета численности самосева переводились на 1 га.

Для оценки влияния типов леса и степени густоты кустарникового подлеска на численные показатели естественного возобновления дуба был использован двухфакторный дисперсионный анализ без повторений с использованием программы Excel.

При использовании дисперсионного анализа тип леса и степнь густоты подлеска оценивались в баллах: СБРЗМ – 1 балл, ДМТР – 2 балла, ДСНЯС – 3 балла; редкий подлесок – 1 балл, средний – 2 балла, густой подлесок – 3 балла.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Учет естественного возобновления дуба проводился в августе–сентябре 2019 г. На успешность лесовозобновления существенное влияние оказывают многие факторы: урожайность древесных пород, всхожесть семян, вредители и болезни, почвенно-климатические условия и др. В связи с тем, что учет естественного возобновления дуба осуществлялся единовременно, было решено условно не учитывать влияние перечисленных факторов, а обратить внимание на роль кустарникового подлеска в процессе естественного семенного возобновления дуба. А поскольку в обследованных насаждениях в подлеске преобладала лещина обыкновенная, акцент сделан именно на этот вид кустарника.

В таблице 2 представлены данные по определению средних высот и средних диаметров молодых дубков в обследованных типах дубняков.

Таким образом, однолетние дубки в обследованных насаждениях во всех типах леса имели средние высоты 4.5 см, средние диаметры 1.6 мм; двухлетний самосев соответственно – 7.0 см и 2.8 мм; трехлетний – 9.1 см и 3.3 мм. Дубки с высотами до 5.2 см относились к однолетним, от 5.2 до 8.0 см – к двухлетним, от 8.0 до 11.0 см – к трехлетним, поскольку в обследованных дубняках максимальную высоту самосев дуба имел высоту 11.0 см.

В таблице 3 приведены результаты учета естественного семенного возобновления дуба в разных типах леса.

Результаты исследований естественного возобновления дуба в различных типах леса дают основание констатировать следующее.

Наибольшее число самосева дуба отмечено в ДСНЯС (в среднем 2300 шт. га⁻¹), наименьшее – в СБРЗМ (в среднем 1700 шт. га⁻¹). Промежуточное положение по этому показателю занимают ДМТР (в среднем 2000 шт. га⁻¹).

Наибольшее число дубового самосева в ДСНЯС отмечено в насаждениях с редким подлеском – 2450 шт. га⁻¹, наименьшее – в насаждениях со средним подлеском – 2200 шт. га⁻¹. В ДСНЯС численность однолетнего самосева дуба во всех вариантах густоты подлеска находится примерно на одном уровне. Это говорит о том, что успешность возобновления дуба в данных условиях зависит в основном от урожая желудей и их всхожести. Во второй возрастной группе (двухлетки) численность самосева дуба в насаждениях с редким и средним подлеском находится примерно на одном уровне. Но в дубняках с густым подлеском картина меняется: численность самосева дуба падает по сравнению с насаждениями со средним и редким подлеском (соответственно на 34 и 20%). В третьей возрастной группе (трехлетки) численность самосева в насаждениях с редким и средним подлеском находится примерно на одном уровне, а в дубняках с густым подлеском отмечено увеличение численности самосева на 56% по сравнению с насаждениями с редким под-

Таблица 3. Результаты учета естественного семенного возобновления дуба

Тип леса	Густота подлеска	Численность самосева, шт.				
		однолетки, $X \pm S_x$	двухлетки, $X \pm S_x$	трехлетки, $X \pm S_x$	всего на пробной площади	итого на 1 га
ДСНЯС	Редкий	22 ± 1.1	18 ± 1.0	9 ± 0.7	49	2450
ДСНЯС	Средний	19 ± 1.2	15 ± 1.1	10 ± 1.1	44	2200
ДСНЯС	Густой	20 ± 0.6	12 ± 0.8	14 ± 0.5	46	2300
Среднее		20	15	11	46	2300
ДМТР	Редкий	17 ± 1.0	14 ± 0.9	9 ± 0.5	40	2000
ДМТР	Средний	18 ± 1.2	16 ± 0.8	10 ± 0.6	44	2200
ДМТР	Густой	16 ± 0.8	9 ± 0.6	11 ± 0.4	36	1800
Среднее		17	13	10	40	2000
СБРЗМ	Редкий	13 ± 0.7	10 ± 0.6	8 ± 0.4	31	1550
СБРЗМ	Средний	15 ± 0.8	14 ± 0.5	10 ± 0.4	39	1950
СБРЗМ	Густой	14 ± 0.6	6 ± 0.4	12 ± 0.5	32	1600
Среднее		14	10	10	34	1700

Примечание: пояснения в табл. 1 и 2. Для двухфакторного дисперсионного анализа приведены типовые формы таблиц и обозначений, которые выдает компьютерная программа Excel.

леском и на 40% по сравнению с насаждениями со средним подлеском.

В ДМТР численность однолетнего самосева дуба во всех вариантах опыта находится примерно на одном уровне. В двухлетней возрастной группе в дубняках с редким и средним подлеском численность самосева примерно одинаковая, но уменьшается в насаждениях с густым подлеском: на 36% по сравнению с дубняками с редким подлеском и на 44% по сравнению с дубняками со средним подлеском. В третьей возрастной группе в дубняках с редким и средним подлеском численность дубового самосева находится примерно на одном уровне, а в насаждениях с густым подлеском количество самосева учтено на 22% больше, чем в насаждениях с редким и на 11% больше, чем в дубняках со средним подлеском.

В СБРЗМ число дубового самосева в возрасте одного года в насаждениях с редким, средним и густым подлеском остается примерно на одном уровне. В возрасте двух лет в сосняках со средним подлеском оно увеличилось на 40% по сравнению с насаждениями с редким подлеском. В сосняках с густым подлеском наблюдается снижение численности самосева дуба на 40% по сравнению с насаждениями с редким и на 57% – средним подлеском. В третьей возрастной группе наблюдается увеличение числа самосева дуба по мере увеличения густоты подлеска.

С целью выявления зависимости естественного возобновления дуба от типа леса и густоты подлеска был проведен двухфакторный дисперсионный анализ без повторений. В табл. 4 представлены данные по двухфакторному дисперсионному

анализу зависимости численности однолетнего самосева дуба от типа леса и густоты подлеска.

Проведенный дисперсионный анализ дает основание констатировать, что в обследованных древостоях дуба численность однолетнего самосева зависит от типа леса ($F = 15.5 \rightarrow F_{\text{крит.}} = 6.9$), но не зависит от густоты подлеска ($F = 0.2 \leftarrow F_{\text{крит.}} = 6.9$). Следовательно, по мере улучшения лесорастительных условий от СБРЗМ к ДСНЯС численность однолетнего естественного возобновления дуба увеличивается.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для двухлетнего самосева дуба представлены в табл. 5.

Результаты проведенного дисперсионного анализа показывают, что численность двухлетнего самосева дуба мало зависит от типа леса ($F = 5.4 \leftarrow F_{\text{крит.}} = 6.9$), но зависит от густоты подлеска ($F = 8.9 \rightarrow F_{\text{крит.}} = 6.9$), т.е. с ее повышением численность двухлетнего самосева дуба уменьшается.

В таблице 6 представлены данные по двухфакторному дисперсионному анализу для трехлетнего самосева дуба.

Результаты дисперсионного анализа дают основание говорить о том, что в обследованных насаждениях численность трехлетнего самосева дуба не зависит от типа леса ($F = 1.2 \leftarrow F_{\text{крит.}} = 6.9$), но зависит от густоты подлеска ($F = 12.4 \rightarrow F_{\text{крит.}} = 6.9$) – с повышением густоты подлеска численность самосева дуба увеличивается.

Во всех обследованных типах леса численность однолетнего самосева дуба практически не зависит от густоты подлеска, но зависит от типа

Таблица 4. Двухфакторный дисперсионный анализ без повторений для однолетнего самосева дуба

ИТОГИ		Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия	
ДСНЯС, 3 балла.		3	61	20.3	2.3	
ДМТР, 2 балла		3	51	17.0	1.0	
СБРЗМ, 1 балл		3	42	14.0	1.0	
Редкий подросток, 1 балл		3	52	17.3	20.3	
Средний подросток, 2 балла		3	52	17.3	4.3	
Густой подросток, 3 балла		3	50	16.7	9.3	
Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F _{крит.}
Строки	60.2	2.0	30.1	15.5	0.0	6.9
Столбцы	0.9	2.0	0.4	0.2	0.8	6.9
Погрешность	7.8	4.0	1.9	—	—	—
Итого	68.9	8.0	—	—	—	—

Таблица 5. Двухфакторный дисперсионный анализ без повторений для двухлетнего самосева дуба

ИТОГИ		Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия	
ДСНЯС 3 балла		3	45	15	9	
ДМТР 2 балла		3	39	13	13	
СБРЗМ 1 балл		3	30	10	16	
Редкий подросток, 1 балл		3	42	14	16	
Средний подросток, 2 балла		3	45	15	1	
Густой подросток, 3 балла		3	27	9	9	
Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F _{крит.}
Строки	38	2	19	5.4	0.1	6.9
Столбцы	62	2	31	8.9	0.0	6.9
Погрешность	14	4	3.5	—	—	—

Таблица 6. Двухфакторный дисперсионный анализ без повторений для трехлетнего самосева дуба

ИТОГИ		Счет	Сумма	Среднее	Дисперсия	
ДСНЯС 3 балла		3	33	11.0	7.0	
ДМТР 2 балла		3	30	10.0	1.0	
СБРЗМ 1балл		3	30	10.0	4.0	
Редкий подросток, 1 балл		3	26	8.7	0.3	
Средний подросток, 2 балла		3	30	10.0	0.0	
Густой подросток, 3 балла		3	37	12.3	2.3	
Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F _{крит.}
Строки	2.0	2.0	1.0	1.2	0.4	6.9
Столбцы	20.7	2.0	10.3	12.4	0.0	6.9
Погрешность	3.3	4.0	0.8	—	—	—
Итого	26.0	8.0	—	—	—	—

Таблица 7. Число многовершинных дубков (“торчков”) в самосеве дуба

Тип леса	Густота подлеска	Число “торчков”, шт. (%)				
		однолетки	двухлетки	трехлетки	всего на пробе	итого на 1 га
ДСНЯС	Редкий	0	2 ± 0.3 (11.1)	3 ± 0.8 (33.3)	5 (10.2)	250 (10.2)
ДСНЯС	Средний	0	3 ± 0.5 (20.0)	4 ± 0.7 (40.0)	7 (15.9)	350 (15.9)
ДСНЯС	Густой	0	1 ± 0.6 (8.3)	2 ± 0.5 (14.2)	3 (6.5)	150 (6.5)
Среднее ДМТР	Редкий	0	2 (13.3)	3 (27.2)	5 (10.9)	250 (10.9)
ДМТР	Средний	0	2 ± 0.4 (14.2)	4 ± 0.2 (44.4)	6 (15.0)	300 (15.0)
ДМТР	Средний	0	2 ± 0.5 (12.5)	3 ± 0.5 (30.0)	5 (11.4)	250 (11.4)
ДМТР	Густой	0	1 ± 0.4 (11.1)	2 ± 0.3 (18.2)	3 (8.3)	150 (8.3)
Среднее СБРЗМ	Редкий	0	2 (15.4)	3 (30.0)	5 (12.2)	250 (12.2)
СБРЗМ	Редкий	0	2 ± 0.4 (20.0)	3 ± 0.6 (37.5)	5 (16.1)	250 (16.1)
СБРЗМ	Средний	0	1 ± 0.5 (7.1)	2 ± 0.6 (20.0)	3 (7.7)	150 (7.7)
СБРЗМ	Густой	0	1 ± 0.3 (16.7)	2 ± 0.4 (16.7)	3 (9.4)	150 (9.4)
Среднее			1 (10.0)	2 (20.0)	4 (11.8)	200 (11.8)

леса. Определяющими факторами в данном случае являются урожай желудей и их всхожесть. Во всех типах леса наблюдается постепенное снижение численности двухлетнего и увеличение - трехлетнего самосева по мере увеличения густоты подлеска.

Количественное преобладание самосева дуба в ДСНЯС, по сравнению с ДМРТ и СБРЗМ можно объяснить следующими обстоятельствами. Во-первых, в данном типе леса более благоприятные для роста дуба лесорастительные условия (по трофности и влажности почв). Во-вторых, густой травяной покров создает оптимальный для прорастания желудей и роста самосева дуба микроклимат. Кроме того, в составе древостоя присутствует липа мелколистная, которая по данным В.П. Тимофеева (1966) и В.Г. Болычевцева (1965) оказывает положительное влияние на фитосреду и произрастание дуба. По М.В. Колесниченко (1968), активаторами по отношению к дубу являются липа мелколистная, лещина обыкновенная, клены остролистный и татарский, ингибиторами — береза бородавчатая, вязы обыкновенный и мелколистный, ясень обыкновенный, клен ясенелистный, осина, сосна обыкновенная. И.Н. Рахтеенко (1968) указывает на то, что при совместном произрастании дуб и липа поглощают фосфор из почвы в 2–3 раза активнее, чем в чистых насаждениях.

Дуб черешчатый очень чувствителен к поздним весенним и ранним осенним заморозкам. От поздних весенних заморозков в Среднем Поволжье часто страдают молодые листья, побеги и цветки, что приводит к снижению урожая желудей. Ранними осенними заморозками повреждаются побеги второго (летнего) роста (Яковлев А., Яковлев И., 1999). Все это, в сочетании с поражением подростка дуба мучнистой росой, нередко приводит к отмиранию побегов и появлению многовершинности дубков — “торчков”. Проведен учет таких “торчков” в штуках и в процентах от общего числа самосева дуба (табл.7).

Анализ данных табл. 7 показывает, что в обследованных насаждениях многовершинные дубки отсутствуют в однолетнем самосеве, но выявлены в самосеве в возрасте двух и трех лет. Меньше всего таких дубков в СБРЗМ. По нашему мнению, это может быть связано с тем, что в этих насаждениях наименьшее число самосева дуба, снижена инфекционная нагрузка в связи с незначительным участием дуба в составе древостоя и довольно высокой фитонцидной активностью сосны. Кроме того, в среднем наблюдается тенденция к увеличению относительного количества “торчков” по мере повышения возраста подростка во всех типах леса.

ВЫВОДЫ

1. Наибольшая численность самосева дуба отмечена в снытьево-яснениковых дубняках.
2. Во всех обследованных типах леса среднее число естественного возобновления дуба постепенно снижается по мере увеличения его возраста.
3. Наилучшие результаты по естественному возобновлению дуба во всех типах леса отмечены в насаждениях с редким и средним по густоте кустарниковым подлеском.
4. Многовершинные дубки отсутствуют в одноплетном самосеве, но выявлены в самосеве 2 и 3 летнего возраста.
5. Наименьшая численность многовершинных дубков выявлено в бруснично-зеленомошниковых сосняках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большевцев В.Г.* Особенности возобновления и роста дуба в северной части его массивного распределения: автореф. дисс. ... канд. с-х. наук (06.03.02). М.: Изд-во МЛТИ, 1965. 15 с.
- Вакин А.Т.* Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского лесничества // Тр. Института леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 5–109.
- Енькова Е.И.* Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: изд-во Воронежского гос. университета, 1976. 213 с.
- Ерусалимский В.И.* Естественное возобновление на вырубках в дубравах хвойно-широколиственных лесов // Тр. Южно-Европейской лесной опытной станции: "Леса степной зоны европейской части России и ведение хозяйства в них". М.: Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации, 2009. С. 77–81.
- Ильошенко А.Ф., Романовский М.Г.* Формирование вторичной кроны дуба и ее роль в динамике состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 3. С. 65–72.
- Калиниченко Н.П.* Дубравы России. М.: Всероссийский научно-исследовательский информационный центр – ресурс. 2000. 532 с.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н.* Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение, 2015. № 3. С. 191–201.
- Колесниченко М.В.* Биохимические взаимодействия древесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1968. 150 с.
- Молчанов А.А.* Воздействие антропогенных факторов на лес. М.: Наука, 1978. 36 с.
- Панин В.Г.* Проблемы сохранения дубрав // Лесохозяйственная информация. 1995. № 7. С. 1–7.
- Рахтеенко И.Н.* Рост и развитие культур дуба в посевах и посадках // Эколого-физиологические особенности взаимодействия растений в растительном сообществе. Минск, 1968. С. 84–90.
- Романовский М.Г.* Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов Европейской России. М.: Изд-во МГУЛ, 2002. 91 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф и К^о, 2008. 302 с.
- Селочник Н.Н.* Состояние дубрав среднерусской лесостепи и их грибные сообщества. М.-СПб.: Институт лесоведения РАН, 2015. 216 с.
- Тимофеев В.П.* Влияние липы на устойчивость и продуктивность насаждений // Лесн. хоз-во, 1966. № 2. С. 14–22.
- Тузов В.К.* Анализ основных факторов, определяющих неудовлетворительное состояние дуба черешчатого // Повышение устойчивости и продуктивность дубрав. Опыт и перспективы выращивания насаждений лиственницы в европейской части России. Чебоксары, Казань. 2005. С. 37–40.
- Фадеев А.В.* За состояние дубрав ответственны не только лесоводы // Лесн. хоз-во, 1997. № 5. С. 15–16.
- Царалунга В.В., Харченко А.А.* Санитарные рубки в дубравах: обоснование и оптимизация. Воронеж: Воронежская лесотехническая академия, 2003. 240 с.
- Чеботарева В.В., Чеботарев П.А., Стороженко В.Г.* Деградация дубовых лесов России и пути их восстановления // North Charleston, USA: Матер. VI междунар. конф. "21 век: фундаментальная наука и технологии". 2015. Т. 1. С. 1–4.
- Чеботарев П.А., Чеботарева В.В., Стороженко В.Г.* Структура и состояние древостоев в дубравах лесостепи естественного происхождения (на примере лесов Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН Воронежской области) // Лесоведение. 2016. № 5. С. 43–49.
- Яковлев А.С., Яковлев И.А.* Дубравы Среднего Поволжья. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. тех. университета, 1999. 32 с.
- Яинов Л.И.* О естественном возобновлении сосны и дуба в некоторых типах леса Татарской республики // Изв. Казанского лесн. института. Казань, 1932. Вып. 1. С. 27–48.
- Čapek M., Brutovsky D., Findo S.* Oak decline and status of *Ophiostoma* spp. on oak Europe. Fungi, associated with oak decline // OEPP / EPPO, 1990. Bull. 20. P. 405–422.
- Delatour C.* Les deperissements de chemes en Europe // Review Forest. 1983. № 35. P. 265–282.
- Oleksyn J., Przybyl K.* Oak decline in the Soviet Union – scale and hypothesis // European J. Forest Pathology 1987. V. 17. № 6. P. 321–336.
- Oszako T.* Protection of forest against pests and diseases // European oak decline study case. Forest research institute. Warsaw: 2004. P. 45–56.
- Petrescu M.* Le deperissement du chene in Rpmania // Pathology of trees and strubs. With special reference in Britain. Oxford: Claredon press, 1974. V. 4. № 4. P. 222–227.
- Ragazzi A., Moricca S., Dellavalle I.* Status of oak decline studies in Italy and some views of European situation // Paper presented at the IUFRO workshop Working Party S 7.02.06. Disease environment interaction in forest decline. March 16–21. Viena, Austria. 1998. P. 57–64.

Seed Renewal of Petiolate Oak in Oak and Pine Forests of the Ulyanovsk Region

B. P. Churakov^{1, *} and R. A. Churakov¹

¹Ulyanovsk state University, L. Tolstogo St., 42, Ulyanovsk, 432017 Russia

*E-mail: churakovbp@yandex.ru

Studies of the processes of natural renewal of petiolate oak in different types of forest with undergrowth of different densities have been carried out. It was found that in all the surveyed forest types, the largest number of different-age self-seeding offspring of oak was observed in aegopodium-woodruff oak forests (1800 PCs./ha), the smallest in cowberry-green moss pine forests (1183 PCs./ha). In all types of forest, the number of self-seeding oak gradually decreases as its age increases. In all types of forest, the largest number of self-seeding oak trees were found in plantations with sparse and medium-density undergrowth. In the surveyed plantations, multi-top oaks are absent in annual self-seeding, but they were found in self-seeding older than 2 and 4 years of age.

Keywords: natural regeneration, density of undergrowth, the oak, multiple top of the oaks.

REFERENCES

- Bolychevtsev V.G., *Osobennosti vozobnovleniya i rosta duba v severnoi chasti ego massivnogo raspredeleniya. Avtoref. diss. kand. s-kh. nauk* (Features of the renewal and growth of oak in the northern part of its massive distribution. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Moscow: Izd-vo MLTI, 1965, 15 p.
- Čapek M., Brutovsky D., Findo S., Oak decline and status of *Ophiostoma* spp. on oak Europe. Fungi, associated with oak decline, *OEPP/EPPO*, 1990, Bull. 20, pp. 405–422.
- Chebotarev P.A., Chebotareva V.V., Storozhenko V.G., *Struktura i sostoyanie drevostoev v dubravakh lesostepi estestvennogo proiskhozhdeniya (na primere lesov Tellermanovskogo opytnogo lesnichestva ILAN RAN Voronezhskoi oblasti)* (Structure and health of oak forests in Tellerman experimental forest entity), *Lesovedenie*, 2016, No. 5, pp. 43–49.
- Chebotareva V.V., Chebotarev P.A., Storozhenko V.G., *Degradatsiya dubovykh lesov Rossii i puti ikh vosstanovleniya* (Degradation of oak forests in Russia: ways of reforestation), *21 century: fundamental science and technology VI*, Proc. Conf., North Charleston, USA, 20–21 April 2015, Moscow: SPC Academic, 2015, Vol. 1, pp. 1–4.
- Delatour C., *Les deperissements de chemes en Europe*, *Review Forest*, 1983, No. 35, pp. 265–282.
- En'kova E.I., *Tellermanovskii les i ego vosstanovlenie* (Recovery of Tellerman forest), Voronezh: Izd-vo VGU, 1976, 214 p.
- Erusalimskii V.I., *Estestvennoe vozobnovlenie na vyrubkakh v dubravakh zony khvoino-shirokolistvennykh lesov* (Natural reforestation on cuts in oak stands of the mixed forests zone), In: *Les stepnoi zony evropeiskoi chasti Rossii i vedenie khozyaistva v nikh* (Forests of the steppe zone of European Russia and forest management), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2009, pp. 77–81.
- Fadeev A.V., *Za sostoyanie dubrav otvetstvenny ne tol'ko lesovody* (Forest managers are not the only one in charge of the state of oak forests), *Lesnoe khozyaistvo*, 1997, No. 5, pp. 15–16.
- Il'yushenko A.F., Romanovskii M.G., *Formirovanie vtorichnoi krony duba i ee rol' v dinamike sostoyaniya drevostoev* (Development of secondary oak crown and its role in the dynamics of stand condition), *Lesovedenie*, 2000, No. 3, pp. 65–72.
- Kalinichenko N.P., *Dubravyy Rossii* (Oak-forests of Russia), Moscow: Vserossiiskii nauchno-issledovatel'skii informatsionnyi tsentr – resurs, 2000, 532 p.
- Kaplina N.F., Selochnik N.N., *Tekushchee i dolgovremennoe sostoyanie duba chereshchatogo v trekh kontrastnykh tipakh lesa yuzhnoi lesostepi* (Current and long-term state of the English oak in three contrasting forest types in southern foreststeppe), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 191–201.
- Kolesnichenko M.V., *Biokhicheskie vzaimovliyaniya drevesnykh porod* (Biochemical interactions of tree species), Moscow: Lesn. prom-st', 1968, 150 p.
- Molchanov A.A., *Vozdeistvie antropogennykh faktorov na les* (Human factors affecting forests), Moscow: Nauka, 1978, 136 p.
- Oleksyn J., Przybyl K., *Oak decline in the Soviet Union – scale and hypothesis*, *European J. Forest Pathology*, 1987, Vol. 17, No. 6, pp. 321–336.
- Oszako T., *Protection of forest against pests and diseases*, In: *European oak decline study case*, Warsaw: Forest research institute, 2004, pp. 45–56.
- Panin V.G., *Problemy sokhraneniya dubrav* (Challenges in conservation of oak forest), *Lesokhozyaistvennaya informatiya*, 1995, Vol. 7, pp. 1–6.
- Petrescu M., *Le deperissement du chene in Rumania*, In: *Pathology of trees and strubs. With special reference in Britain*, Oxford: Clarendon press, 1974, Vol. 4, No. 4, pp. 222–227.
- Ragazzi A., Moricca S., Dellavalle I., *Status of oak decline studies in Italy and some views of European situation*, *Disease environment interaction in forest decline*. Proc. of the IUFRO workshop Working Party S 7.02.06, March 16–21, Viena, Austria, 1998, pp. 57–64.
- Rakhtenko I.N., *Rost i razvitie kul'tur duba v posevakh i posadkakh* (Growth and development of oak crops in crops and plantings), In: *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti vzaimodeistviya rastenii v rastitel'nom soobshchestve* (Ecological and physiological features of the interaction of plants in the plant community), Minsk, 1968, pp. 84–90.
- Romanovskii M.G., *Produktivnost', ustoychivost' i bioraznobraziye ravninnykh lesov evropeiskoi Rossii* (Productivity, tolerance and biodiversity of the plain forests in European part of Russia), Moscow: Izd-vo MGUL, 2002, 91 p.

- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaktsii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.
- Selochnik N.N., *Sostoyanie dubrav srednerusskoi lesostepi i ikh gribnye soobshchestva* (The state of oak forests of the Central Russian forest-steppe and their fungal communities), Moscow, St. Petersburg: Institut lesovedeniya RAN, 2015, 216 p.
- Timofeev V.P., *Vliyanie lipy na ustoichivost' i produktivnost' nasazhdenii* (The influence of linden on the stability and productivity of forest plantations), *Lesn. khoz-vo*, 1966, No. 2, pp. 14–22.
- Tsaralunga V.V., *Sanitarnye rubki v dubravakh: obosnovanie i optimizatsiya* (Salvage fellings in oak forests: the merits and optimisation), Moscow: MGUL, 2003, 240 p.
- Tuzov V.K., *Analiz osnovnykh faktorov, opredelyayushchikh neudovletvoritel'noe sostoyanie duba chereshchatogo* (Analysis of the main factors that determine the unsatisfactory state of the English oak), In: *Povyshenie ustoichivosti i produktivnost' dubrav. Opyt i perspektivy vyrashchivaniya nasazhdenii listvennitsy v evropeiskoi chasti Rossii* (Increasing the stability and productivity of oak forests. Experience and prospects of growing plantations of larch in the European part of Russia), Cheboksary, Kazan: 2005, pp. 37–40.
- Vakin A.T., *Fitopatologicheskoe sostoyanie dubrav Tellermanovskogo lesa* (Health of oak forests in Tellermanovskii woodlands), In: *Patologiya lesnykh porod i zashchita lesa* (Pathology of forest species and forest protection), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1954, pp. 5–109.
- Yakovlev A.S., Yakovlev I.A., *Dubravyy Srednego Povolzh'ya* (Oak forests of Middle Volga Region), Ioshkar-Ola: Izd-vo Mariiskogo gos. tekhn. universiteta, 1999, 32 p.
- Yashnov L.I., *O estestvennom vozobnovlenii sosny i duba v nekotorykh tipakh lesa Tatarskoi respubliky* (On the natural renewal of pine and oak in some types of forest of the Tatar Republic), *Izv. Kazanskogo lesn. instituta*, 1932, Vol. 1, pp. 27–48.

УДК 632.78:630:630.4

ПОСЛЕДСТВИЯ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ТОПОЛЕВОЙ НИЖНЕСТОРОННЕЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ И ДРУГИХ МИНИРУЮЩИХ МИКРОЧЕШУЕКРЫЛЫХ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

© 2021 г. Буй Динь Дык^{a, b}, Л. Л. Леонтьев^b, С. В. Барышникова^c, А. В. Селиховкин^{a, d, *}^aВьетнамский национальный университет Лесного хозяйства,
21A Street, Hanoi City, Xuan Mai Town, 13417 Vietnam, VNUF^bСанкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
Институтский пер., 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия^cЗоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия^dСанкт-Петербургский государственный университет,
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*E-mail: a.selikhovkin@mail.ru

Поступила в редакцию 17.02.2020 г.

После доработки 08.11.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка *Phyllonorycter populifoliella*, хорошо известный вредитель из семейства Gracillariidae, впервые отмечена в Санкт-Петербурге в середине прошлого века. Первую вспышку массового размножения этот вид дал в 1991–1999 гг., после чего последовала гибель значительной части тополей в городе и пригородах. Несмотря на значимость этой группы вредителей, данных о влиянии повреждений ассимиляционного аппарата минирующими насекомыми на состояние кормовых растений немного. Проведено сравнение изменения радиального прироста тополя берлинского *Populus × berlinensis* (70–80 лет), интенсивно повреждавшегося во время вспышки массового размножения, и тополя белого *Populus alba* (средний возраст – 100 лет), повреждения которого были значительно слабее. Прирост тополя белого в период вспышки (1991–1998) несколько снизился – с 4.79 мм (1942–1990) до 3.61 мм (1991–1998), быстро восстановившись до исходного уровня 4.86 мм (1999–2018). Прирост тополя берлинского за те же периоды резко снизился – с 6.29 до 2.45, и 1.80 мм соответственно. Показано резкое снижение прироста тополя берлинского через 5–7 лет с начала вспышки размножения и последующее сохранение прироста на низком уровне. Сделан вывод о возможных необратимых последствиях для тополей в случае продолжительного и интенсивного повреждения минирующими вредителями. Существенное влияние минирующих вредителей на состояние насаждений определяет необходимость организации мониторинга и принятия мер для контроля распространения вредителей этой группы. Обостряет проблему появление на территории Санкт-Петербурга и окрестностей трех видов инвазионных минирующих чешуекрылых – липовой моли пестрянки *Ph. issikii*, каштановой минирующей моли *Cameraria ohridella* и дубовой широкоминирующей моли *Acrocercops brongniardella*.

Ключевые слова: тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка, мины, радиальный прирост, состояние насаждений.

DOI: 10.31857/S0024114821040021

Вспышки массового размножения микрочешуекрылых из семейства молей-пестрянок (Lepidoptera: Gracillariidae) в последние два десятилетия привлекают к себе все большее внимание. В значительной степени это связано с одновременной инвазионной активностью представителей этого семейства в течение относительно короткого временного интервала в конце XX – начале XXI в. В этот период на территории России, расширяя свой ареал, проявили себя как вредители *Parectopa robiniella* Clemens, 1863, *Macrosaccus robiniella* (Clemens, 1859), *Caloptilia roscipennella*

(Hübner, 1796), *Cameraria ohridella* Deshka et Dimić, 1986, *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) и *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Схвитаридзе и др., 2006; Антюхова, 2010; Щуров, Раков, 2011; Масляков, Ижевский, 2011; Гниненко и др., 2011; Карпун, 2018).

Три вида молей пестрянок, липовая моль-пестрянка *Ph. issikii*, каштановая минирующая моль (охридский минер) *C. ohridella* и широкоминирующая дубовая моль *Acrocercops brongniardella* (Fabricius, 1798), проникли в насаждения Санкт-Петербурга в последние два десятилетия, при

этом их вторичные ареалы достигли северной границы распространения кормовых пород (Селиховкин и др., 2018, 2020; Буй Динь Дык и др., 2020).

Тополевая нижнесторонняя моль-пестрянка (далее – тополевая моль) *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) также относится к семейству молей-пестрянок Gracillariidae. Это широко распространенный массовый вредитель тополя, дающий продолжительные вспышки массового размножения, особенно часто – в городских условиях. В фундаментальной статье И.В. Ермолаева (2019) детально рассмотрены распространение и особенности биологии этого вида на популяционно-видовом и организменном уровнях на основе литературных и собственных данных. В Санкт-Петербурге и окрестностях тополевая моль стала известна с 1974 г. (Львовский, 1994). До этого единственная достоверная находка сделана А.М. Герасимовым в 1936 г. (Селиховкин и др., 2018). Массовые посадки тополей в послевоенные годы обеспечили возможность распространения этого вредителя в Санкт-Петербурге и возникновение вспышки массового размножения тополевого моли в 1992–1999 гг. (Селиховкин, 2010; Селиховкин и др., 2012).

Тополевая моль и названные выше инвазивные виды – липовая моль-пестрянка, охридский минер и широкоминирующая дубовая моль – хорошо известны как серьезные вредители, дающие вспышки массового размножения. Сплошное повреждение листьев и раннее их опадение резко снижают эстетический облик насаждений и приводит к существенному ухудшению состояния повреждаемых ими древесных пород – тополя, липы, дуба и конского каштана. В частности, при плотности популяции липовой моли-пестрянки 2–3 мины на лист происходит достоверное снижение радиального прироста и длины побегов, ухудшение репродуктивных характеристик липы (Ермолаев, Зорин, 2011). Показано также некоторое снижение прироста тополя осинообразного *Populus tremuloides* Michx. в результате размножения минирующей моли *Phyllocnistis populiella* Chambers, 1875 (Phyllocnistidae) в Северной Америке (Wagner et al., 2008). Однако исследование связи динамики радиального прироста и плотности популяции липовой моли-пестрянки в Санкт-Петербурге, проведенное Ю.А. Тимофеевой (2015), не выявило достоверных корреляционных связей при плотности популяции от 1 до 4 мин на лист. Автор справедливо замечает, что в Санкт-Петербурге факторов экологического стресса больше, чем на объектах, которые исследовали И.В. Ермолаев и Д.А. Зорин (2011). Соответственно при относительно низкой плотности популяции влияние поврежденных листьев насекомыми проявляется не так отчетливо, и получение репрезентативной выборки требует значительно большего объема материала.

Сложность анализа взаимосвязи прироста и повреждаемости ассимиляционного аппарата насекомыми дуба черешчатого хорошо проиллюстрирована на примере влияния осадков и других метеофакторов на размножение зеленой дубовой листовертки и других чешуекрылых-филлофагов (Рубцов, Рубцова, 1984). Радиальный прирост – кумулятивный показатель, зависящий от сочетания целого ряда факторов. Кроме того, следует учитывать адаптационные реакции листовых деревьев, позволяющие минимизировать потерю прироста при однократной дефолиации крон. Соответственно оценки потерь прироста оказываются более точными не для одного года, а для более длительных периодов (Рубцов, Уткина, 2008). Если для открытоживущих насекомых-филлофагов такие исследования ранее выполнялись (Varley, Gradwell, 1960; Рубцов, Рубцова, 1984; Simmons et al., 2014), то в отношении минирующих видов нам известны только вышеупомянутая работа И.В. Ермолаева и Д.А. Зорина (2011) и приведенная ими же публикация Н.М. Завада (1987, цит. по: Ермолаев, Зорин, 2011), согласно которой ежегодная дефолиация дуба широкоминирующей дубовой молью приводит к снижению радиального прироста. Однако в последнем обзоре литературы по этому вредителю подобных сведений не содержится (Уткина, Рубцов, 2019).

Таким образом, роль микрочешуекрылых, приобретающих все большее значение как вредители ассимиляционного аппарата древесных растений, в ослаблении насаждений неясна. Выяснение влияния вспышек массового размножения минирующих чешуекрылых на изменение состояния древесных растений в аспекте изменения радиального прироста стало целью нашей работы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Тополевая моль, давшая единственную, хорошо локализованную во времени, очень сильную и чрезвычайно продолжительную вспышку массового размножения в Санкт-Петербурге в 1991–1999 гг., была выбрана в качестве основного объекта исследований (Бондаренко, 2008; Селиховкин, 2010; Селиховкин и др., 2012, 2018). В Санкт-Петербурге преобладают тополь берлинский *Populus × berolinensis* Dippel и тополь бальзамический *Populus balsamifera* L. В период вспышки все листья на всех тополях, относящихся к этим видам, были полностью покрыты минами. Наблюдалось раннее опадение листьев. Потеря ассимиляционного аппарата частично компенсировалась развитием побегов из спящих почек, однако и на листьях этих побегов появлялись мины первого, чаще второго поколения. В Санкт-Петербурге встречается также тополь белый *Populus alba* L. В период вспышки эти тополя практически не повреждались тополевым молью. Среднее коли-

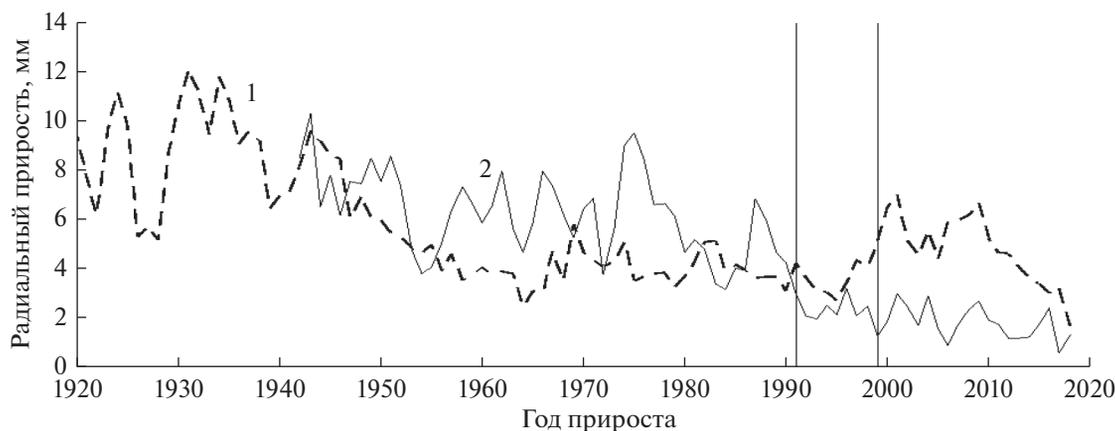


Рис. 1. Последствия массового размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* и других минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге. 1 – тополь белый; 2 – тополь берлинский. Две вертикальные линии соответствуют периоду вспышки массового размножения вида.

чество мин на одном листе варьировало от одной до четырех. Доля поврежденных тополевыми молью листьев не превышала 10% при одной, редко двух минах на лист.

Видовая принадлежность моли в период вспышки во всех случаях определялась по имаго. Было проанализировано 700 самцов. Все особи принадлежали к одному виду, *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Lepidoptera: Gracillariidae). В связи с этим повреждения тополей этой молью были выбраны как модельный объект для оценки влияния повреждений на изменения состояния деревьев.

Радиальный прирост принят как инструмент для оценки изменения состояния деревьев.

Керны для оценки динамики изменения прироста отбирались со старых тополей, возраст которых варьировал от 70 до 100 лет. В парке Лесотехнического университета керны отбирались с тополя белого (20 кернов, координаты – 59°59'41" с.ш., 30°20'16" в.д.); в Палевском сквере и рядом с ним у проспекта Елизарова – с тополя берлинского (20 кернов, координаты – 59°53'37" с.ш., 30°25'02" в.д.). Измерения прироста проводились с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9.

Все вычисления проведены по взятым кернам. Для каждой точки математическое ожидание среднего арифметического значения рассчитывалось по всем кернам по каждому году прироста.

Сравнение приростов и оценка различия проводились по совокупности всех деревьев в каждом варианте по всем годам за период до вспышки (с 1942 по 1991 г) и после вспышки (за период с 1992 по 2018 г). Гипотеза о принадлежности выборок к одной генеральной совокупности проверялась по *t*-критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 1 и на рисунке 1 показано изменение прироста до и после вспышки массового размножения тополевой моли. Вспышка продолжалась с 1991 по 1999 г. В трех случаях эти данные иллюстрируют достоверно различающиеся показатели:

1 до вспышки, с 1942 по 1990 гг. средний прирост тополя берлинского был выше прироста тополя белого;

2 во время и после вспышки, с 1991 по 2018 гг. средний прирост тополя берлинского был значительно ниже среднего прироста тополя белого;

3 после вспышки, с 1999 по 2018 гг. средний прирост тополя берлинского существенно снизился по сравнению с предыдущим периодом и достиг минимальных значений за весь период роста; при этом прирост тополя белого увеличился и достиг исходных значений периода 1942–1990 гг.

Таблица 1. Средние значения прироста тополей (мм) для разных периодов времени, сопряженных со вспышкой массового размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) в Санкт-Петербурге

Вид тополя	1942–1990 гг.*	1991–1998 гг.* (вспышка)	1999–2018 гг.*
Тополь берлинский <i>Populus × berolinensis</i>	6.29 ± 0.24	**2.45 ± 0.16	**1.80 ± 0.15
*Тополь белый <i>Populus alba</i>	***4.79 ± 0.24	*3.61 ± 0.21	***4.86 ± 0.31

* Различия значимы при $p \leq 0.001$, ** различия значимы при $p \leq 0.01$, *** различия не значимы.

Следует отметить, что все тополя, на которых отбирались керны, были примерно одного возраста, от 100 до 70 лет, тополь белый – 100 лет, берлинский – 70–80 лет. Достоверное снижение прироста поврежденных молью тополей берлинских, более молодых тополей по сравнению с тополями белыми, хорошо иллюстрирует негативные последствия вспышки массового размножения тополевой моли. Отчетливо снижение прироста начинает проявляться через 5–7 лет после начала вспышки. Эти видно из рисунка 1, иллюстрирующего общую динамику прироста. При этом на графике резкое снижение прироста заметно на пятый–шестой год вспышки. Мы провели расчет средних значений прироста для двух периодов: (1) до появления вероятной ответной реакции деревьев, выразившейся в резком снижении прироста, 1942–1996 гг.; (2) начало резкого снижения прироста как проявление вероятной ответной реакции на повреждение, 1997–2018 гг. Для этих периодов мы получили следующие средние значения прироста в мм: для тополя берлинского – 5.88 ± 0.27 и 1.85 ± 0.14 соответственно (различия значимы при $p \leq 0.001$); для тополя белого – 4.64 ± 0.22 и 4.80 ± 0.28 (различия незначимы). Эти показатели иллюстрируют существенное запаздывание ответной реакции на сильное повреждение у тополя берлинского и отсутствие отложенной ответной реакции при слабом повреждении у тополя белого.

Приведенные результаты показывают существенное снижение прироста после повреждения нижнесторонней тополевой молью-пестрянкой. Резкое снижение прироста через 5–7 лет с начала вспышки размножения и последующее сохранение прироста на низком уровне, свидетельствует о принципиальном ухудшении состояния деревьев после многократного повреждения тополевой молью. Следует отметить и снижение прироста тополя белого. Среднее число мин на один лист на этом виде тополя во время вспышки размножения не превышало четырех, но даже такая относительно невысокая повреждаемость листьев привела к заметному снижению прироста. Это соответствует выводам, сделанным ранее в отношении липовой моли-пестрянки: снижение прироста было заметным при плотности минирования 1–2 мины на лист (Ермолаев, Зорин, 2011). При подобном, не очень значительном повреждении листьев дерева, по-видимому, быстро восстанавливаются. В частности, в нашем случае, несмотря на то, что средний возраст деревьев тополя белого был на 30 лет больше, чем тополя берлинского, прирост тополя белого быстро восстановился и в дальнейшем не снижался.

Известно, что минирующие вредители оказывают существенное влияние на физиологию растений. Повреждения мезофилла листьев этими насекомыми приводит к снижению интенсивности фотосинтеза, нарушению обменных процессов, снижению прироста и ослаблению растений (Rai-

mondo et al. 2003; Wanhua et al., 2015). У липовой и тополевой молей-пестрянок мины располагаются с нижней стороны листа, что оказывает особенно сильный негативный эффект, так как нарушает работу устьиц (Welter, 1989; Ермолаев, 2011). В нашем случае в период вспышки размножения тополевой моли фотосинтезирующую способность листьев утрачивали к концу июля, начиная опадать к середине августа. В процессе вспышки повреждались все листья, включая листья на побегах, развивавшихся из спящих почек. Повреждения листьев на летних побегах наносили гусеницы второго поколения. Они не успевали полностью развиться и погибали, но все же листья повреждались довольно сильно. На каждом листе образовывалось по 3–8 мин (Бондаренко, 2008; Селиховкин, 2010).

Помимо непосредственного повреждения листьев, массовое размножение минирующих микрощучеккрылых может, по-видимому, способствовать распространению микогенных заболеваний (Gottwald et al., 2007). Ранее высказывалось предположение, что массовая гибель тополей в придорожных аллеях посадках Санкт-Петербурга и Ленинградской области в конце 1990-х–начале 2000-х годов связана с последствиями вспышки тополевой моли, в частности, ослаблением тополей и распространением патогенов (Селиховкин, 2010; Селиховкин и др., 2018).

Несмотря на очевидную важность проблемы массового размножения минирующих микрощучеккрылых, контролю плотности популяций видов этой группы в системе лесопатологического мониторинга и защиты городских и пригородных насаждений от этой группы насекомых не уделяется сколь-нибудь серьезного внимания. Начиная с 2017 г, в Санкт-Петербурге сформировался устойчивый очаг тополевой моли, в котором постепенно возрастает плотность популяции (Мамаев, 2019; Ситникова, 2019). Серьезную тревогу вызывает появление в Санкт-Петербурге инвазивных видов – каштановой минирующей моли, липовой моли-пестрянки и дубовой широкоминирующей моли. Вышеперечисленные негативные последствия повреждений листьев могут проявляться после возрастания численности охридского минера, липовой моли-пестрянки, широкоминирующей дубовой моли и других минирующих листьев вредителей, имеющих тенденцию к резкому увеличению плотности популяций. Плотность популяции каштановой минирующей моли в 2019 г уже достигла высокого уровня. Численность липовой и дубовой моли пока находится на низком уровне. Однако известно, что адаптация инвазиверов к новым местобитаниям может занимать весьма продолжительное время (Алимов, Богущкая, 2004). В частности, тополевая моль до 1974 г в Санкт-Петербурге практически не встречалась (Львовский, 1994), а затем, через 17 лет после повсеместного появления топо-

ля в насаждениях города, дала мощную и продолжительную вспышку массового размножения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Негативное влияние на состояние насаждений массового размножения минирующих микрочешуекрылых, показанное на примере тополевой нижнесторонней моли-пестрянки, несомненно. Повреждения этим видом оказывают сильное и, по-видимому, необратимое воздействие на состояние взрослых тополей в результате продолжительной (более 5 лет) вспышки массового размножения при ежегодном повреждении большей части ассимиляционного аппарата растений. Существенное влияние этой группы вредителей на состояние насаждений во время вспышек массового размножения и возможная последующая гибель насаждений определяют необходимость организации мониторинга и принятия мер для контроля распространения вредителей этой группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богоуцкая Н.Г. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Антохова О.В. Белоакациевая моль-пестрянка (*Parectopa robiniella* Clemens) — опасный вредитель *Robinia pseudoacacia* L. в Приднестровье // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 4—11.
- Бондаренко Е.А. Массовое размножение тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) на территории г. Санкт-Петербурга // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2008. Вып. 182. С. 45—55.
- Буй Дить Дык, Денисова Н.В., Барышникова С.В., Шевченко С.В., Селиховкин А.В. Актуальные изменения видового состава и плотности популяций насекомых-филлофагов в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2020. № 230. С. 73—99.
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2020.230.73-99>
- Гиненко Ю.И., Костоков В.В., Кошелева О.В. Новые инвазивные насекомые в лесах и озеленительных посадках Краснодарского края // Защита и карантин растений. 2011. № 4. С. 49—51.
- Ермолаев И.В. Экологические механизмы неперiodической популяционной волны на примере тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) // Журн. общей биологии. 2019. Т. 10. № 6. С. 451—476.
- Ермолаев И.В., Зорин Д.А. Экологические последствия инвазии *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в липовых лесах Удмуртии // Зоологический журн. 2011. Т. 90. № 6. С. 717—723.
- Карпун Н.Н. Структура комплексов вредных организмов древесных растений во влажных субтропиках России и биологическое обоснование мер защиты. Дис. ... д-ра биол. наук (спец. 06.01.07). Сочи: Всероссийский НИИ цветоводства и субтропических культур, 2018. 394 с.
- Львовский А.Л. Чешуекрылые насекомые (Insecta, Lepidoptera) в пределах Санкт-Петербурга // Известия Харьковского энтомологического общества. 1994. Т. 2. № 1. С. 4—48.
- Мамаев Н.А. Вспышка массового размножения тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* в Невском районе г. Санкт-Петербурга // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве: Матер. III междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых (06—08 ноября 2019 г., Санкт-Петербург, СПбГЛТУ), СПб.: Полиграф-экспресс, 2019. С. 205—207.
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в Европейскую часть России. М.: Институт географии РАН, 2011. 289 с.
- Рубцов В.В., Рубцова Н.Н. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука, 1984. 184 с.
- Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф и К, 2008. 302 с.
- Селиховкин А.В. Особенности популяционной динамики тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 192. С. 220—235.
- Селиховкин А.В., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Динамика плотности популяций минирующих микрочешуекрылых в Санкт-Петербурге // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 148—159.
- Селиховкин А.В., Барышникова С.В., Денисова Н.В., Тимофеева Ю.А. Видовой состав и динамика плотности популяций доминирующих чешуекрылых-дендрофагов в Санкт-Петербурге и его окрестностях // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97. № 4. С. 617—639.
- Селиховкин А.В., Дренкхан Р., Мандельштам М.Ю., Мусолин Д.Л. Инвазии насекомых — вредителей и грибных патогенов древесных растений на северо-западе европейской части России // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2020. Т. 65. Вып. 2. С. 263—283.
- Ситникова Д.Д. Плотность популяции тополевой нижнесторонней моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1883) (Lepidoptera: Gracillariidae) в разных географических зонах в 2019 г. // Актуальные вопросы в лесном хозяйстве: Матер. III междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых (06—08 ноября 2019 г., Санкт-Петербург, СПбГЛТУ), СПб.: Полиграф-экспресс, 2019. С. 217—220.
- Схвитаридзе О., Лоладзе З.П., Парцвания М.Ш. Цитрусовая минирующая моль // Защита и карантин растений. 2006. № 2. С. 42—43.
- Тимофеева Ю.А. Оценка влияния листоядных вредителей на состояние липы в парковых насаждениях Санкт-Петербурга. Дис. ... канд. биол. наук (спец. 06.03.02). СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, 2015. 144 с.
- Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль — давно известный, но до сих пор малоизученный вид // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 228. С. 42—57.
- Щуров В.И., Раков А.Г. Инвазивные виды дендрофильных насекомых в Краснодарском крае. Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2011. Вып. 196. С. 287—294.
- Gottwald T.R., Bassanezi R.B., Amorim L., Bergamin Filho A. Spatial pattern analysis of citrus canker-infected plantings

in São Paulo, Brazil, and augmentation of infection elicited by the Asian leafminer // *Phytopathology*. 2007. V. 97. № 6. P. 674–683.

Raimondo F., Ghirardelli L.A., Nardini A., Sallee S. Impact of the leaf miner *Cameraria ohridella* on photosynthesis, water relations and hydraulics of *Aesculus hippocastanum* leaves // *Trees*. 2003. V. 17. P. 176–382.

Simmons M.J., Lee T.D., Mark J., Ducey M.J., Elkinton J.S., Boettner G.H., Dodds K.J. Effects of Invasive Winter Moth Defoliation on Tree Radial Growth in Eastern Massachusetts, USA // *Insects*. 2014 Jun. V. 5. № 2. P. 301–318.

Varley G.C., Gradwell G.R. The effect of partial defoliation by caterpillars on the timber production of oak trees in En-

gland // *Proceedings of the 11th International Congress of Entomology*, (17–25 August 1960. Vienna, Austria. Vienna, 1960. P. 211–214.

Wagner D., DeFoliart L., Doak P., Schneiderheinze J. Impact of epidermal leaf mining by the aspen leaf miner (*Phyllocnistis populiella*) on the growth, physiology, and leaf longevity of quaking aspen // *Oecologia*. 2008. V. 157. P. 259–267.

Wanhua L., Xiaohua D.i, Jiasheng X. Influences of leaf-mining insects on their host plants: A review // *Collectanea Botanica*. 2015. V. 34.005. 15 p.

Welter S.C. Arthropod impact and plant gas exchange // *Insect-plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton, 1989. V. 1. P. 135–150.

Consequences of the Outbreaks of the Poplar Leaf Miner and Other Mining Microlepidoptera in St. Petersburg

Bùi Đình Đức^{1,2}, L. L. Leont'ev², S. V. Baryshnikova³, and A. V. Selikhovkin^{1,4}, *

¹Vietnam National University of Forestry, Vietnam, 13417 Hanoi City, Xuan Mai Town, 21A Street, VNUF

²Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln. 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

³Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, University Naberezhnaya, 1, St. Petersburg, 199034 Russia

⁴Saint-Petersburg State University, Universitetskaya emb., 7–9, Saint Petersburg, 199034 Russia

*E-mail: a.selikhovkin@mail.ru

The poplar leaf miner *Phyllonorycter populifoliella*, a well-known pest from the Gracillariidae family, was first recorded in St. Petersburg in the middle of the last century. This species had its first outbreak in 1991–1999, followed by death of a significant part of poplars in the city and suburbs. Despite the prominence of this group of pests, there are few data on the effect of damage caused by mining insects to the trees' assimilation apparatus on the state of host plants. A comparison was made between the changes in the radial growth of the Berlin poplar, *Populus × berolinensis*, (70–80 years), which was intensely damaged during the outbreak, and the white poplar *Populus alba* (the average age is 100 years), the damage to which was much lighter. The growth of white poplar during the outbreak (1991–1998) has slightly decreased – from 4.79 mm (1942–1990) to 3.61 mm (1991–1998), quickly recovering to the initial values and up to 4.86 mm (1999–2018). The growth of the Berlin poplar over the same time periods fell sharply – from 6.29 to 2.45 and 1.80 mm, respectively. A sharp decrease in the growth of Berlin poplar in 5–7 years from the beginning of the outbreak has been shown, as well as the persisting low levels of growth afterwards. It lead to a conclusion about possible irreversible consequences for poplars in case of prolonged and intense damage by mining pests. A significant impact of mining pests on the state of plantations determines the need for monitoring and taking measures to control the spread of pests of this group. The problem is further aggravated by the appearance on the territory of St. Petersburg and the surrounding territories of three species of invasive mining lepidoptera – the lime leaf miner *Ph. issikii*, the horse-chestnut leaf miner *Cameraria ohridella*, and the leaf blotch miner moth *Acrocercops brongniardella*.

Keywords: poplar leaf miner, leaf mines, radial growth, stands' state.

REFERENCES

- Gottwald T.R., Bassanezi R.B., Amorim L., Bergamin Filho A., Spatial pattern analysis of citrus canker-infected plantings in São Paulo, Brazil, and augmentation of infection elicited by the Asian leafminer, *Phytopathology*, 2007, Vol. 97, No. 6, pp. 674–683.
- Raimondo F., Ghirardelli L.A., Nardini A., Sallee S., Impact of the leaf miner *Cameraria ohridella* on photosynthesis, water relations and hydraulics of *Aesculus hippocastanum* leaves, *Trees*, 2003, Vol. 17, pp. 176–382.
- Simmons M.J., Lee T.D., Mark J., Ducey M.J., Elkinton J.S., Boettner G.H., Dodds K.J., Effects of Invasive Winter Moth Defoliation on Tree Radial Growth in Eastern Massachusetts, USA, *Insects*, 2014 Jun., Vol. 5, No. 2, pp. 301–318.
- Varley G.C., Gradwell G.R., The effect of partial defoliation by caterpillars on the timber production of oak trees in England, *The 11th International Congress of Entomology*, Proceedings, Vienna, 17–25 August 1960, Vienna, Austria, 1960, pp. 211–214.
- Wagner D., DeFoliart L., Doak P., Schneiderheinze J., Impact of epidermal leaf mining by the aspen leaf miner (*Phyllocnistis populiella*) on the growth, physiology, and leaf longevity of quaking aspen, *Oecologia*, 2008, Vol. 157, pp. 259–267.
- Wanhua L., Xiaohua D.i, Jiasheng X., Influences of leaf-mining insects on their host plants: A review, *Collectanea Botanica*, 2015, Vol. 34.005, 15 p.
- Welter S.C., Arthropod impact and plant gas exchange, In: *Insect-plant Interactions*, CRC Press, Boca Raton, 1989, Vol. 1, pp. 135–150.
- Alimov A.F., Bogutskaya N.G., *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh* (Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems), Moscow, St. Petersburg: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004, 436 p.

- Antyukhova O.V., Beloakatsievaya mol' -pestryanka (*Parectopa robiniella* Clemens) – opasnyi vreditel' *Robinia pseudoacacia* L. v Pridnestrov'e (*Parectopa robiniella* Clemens – dangerous pest of *Robinia pseudoacacia* L. in Pridnestrovie region), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi gosudarstvennoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2010, Vol. 192, pp. 4–11.
- Bondarenko E.A., Massovoe razmnozhenie topolevoi moli-pestryanki *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) na territorii g. Sankt-Peterburga (Outbreak of *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Lepidoptera, Gracillariidae) in Saint-Petersburg), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi gosudarstvennoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2008, Vol. 182, pp. 45–55.
- Bui Din' Dyk, Denisova N.V., Baryshnikova S.V., Shevchenko S.V., Selikhovkin A.V., Aktual'nye izmeneniya vidovogo sostava i plotnosti populyatsii nasekomykh-fillofagov v Sankt-Peterburge (Actual changes in the species composition and the population density of phyllophagous insects in St. Petersburg), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2020, Vol. 230, pp. 73–99, DOI 10.21266/22079-24304.22020.21230.21273-21299
- Gninenko Y.I., Kostyukov V.V., Kosheleva O.V., Novye invazivnye nasekomye v lesakh i ozelenitel'nykh posadkakh Krasnodarskogo kraia (New invasive insects in the forests and greenery of the Krasnodar kraia), *Zashchita i karantin rastenii*, 2011, No. 4, pp. 49–51.
- Ermolaev I.V., Ekologicheskie mekhanizmy neperiodicheskoi populyatsionnoi volny na primere topolevoi moli-pestryanki *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae) (Ecological mechanisms of nonperiodical population wave: a case study of the poplar leafminer – *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae)), *Zhurnal obshchei biologii*, 2019, Vol. 10, No. 5, pp. 451–476.
- Ermolaev I.V., Zorin D.A., Ecological mechanisms of non-periodical population wave: a case study of the poplar leafminer – *Phyllonorycter populifoliella* (Lepidoptera, Gracillariidae), *Entomological Review*, 2011, Vol. 91, No. 5, pp. 592–598.
- Karpun N.N., *Struktura kompleksov vrednykh organizmov drevesnykh rastenii vo vlahnykh subtropikakh Rossii i biologicheskoe obosnovanie mer zashchity. Diss. d-ra biolog. nauk* (Structure of harmful organisms complexes on wood plants in the humid subtropics of Russia and biological substantiation of protection measures. Doctor's biol. sci. thesis), Sochi: Vserossiiskii NII tsvetovodstva i subtropicheskikh kul'tur, 2018, 394 p.
- L'vovskii A.L., Cheshuekrylye nasekomye (Insecta, Lepidoptera) v predelakh Sankt-Peterburga (Lepidopterous insects (Insecta, Lepidoptera) within St. Petersburg territory), *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva*, 1994, Vol. 2, No. 1, pp. 4–48.
- Mamaev N.A., Vspyshka massovogo razmnozheniya topolevoi nizhnestoronnei moli-pestryanki *Phyllonorycter populifoliella* v Nevskom raione g. Sankt-Peterburga (An outbreak of the poplar mining moth *Phyllonorycter populifoliella* in the Nevsky district of St. Petersburg), *Aktual'nye voprosy v lesnom khozyaistve (Major aspects in forestry)*, Proc. of III International Research and Practice Conf., St. Petersburg, 6–8 November, 2019, St. Petersburg: Poligraf-ekspress, pp. 205–207.
- Maslyakov V.Y., Izhevskii C.C., *Invazii rastitel'noyadnykh nasekomykh v Evropeiskuyu chast' Rossii* (Alien phytophagous insects invasions in the European part of Russia), Moscow: Institut geografii RAN, 2011, 289 p.
- Rubtsov V.V., Rubtsova N.N., *Analiz vzaimodeistviya listogryzushchikh nasekomykh s dubom* (Analysis of the interaction between leaf-eating insects and oaks), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.
- Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnye reaktzii duba na defoliatsiyu* (Adaptive feedback to defoliation of an oak), Moscow: Grif i K, 2008, 302 p.
- Selikhovkin A.V., Osobennosti populyatsionnoi dinamiki topolevoi nizhnestoronnei moli-pestryanki *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae) (Peculiarities of the population dynamics of the poplar lower sided mottled moth *Phyllonorycter populifoliella* Tr. (Gracillariidae)), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2010, Vol. 192, pp. 220–235.
- Selikhovkin A.V., Denisova N.V., Timofeeva Y.A., Dinamika plotnosti populyatsii miniruyushchikh mikrocheshuekrylykh v Sankt-Peterburge (Population dynamics of mining Microlepidoptera in Saint-Petersburg), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2012, No. 200, pp. 148–159.
- Selikhovkin A.V., Baryshnikova S.V., Denisova N.V., Timofeeva Y.A., Vidovoi sostav i dinamika plotnosti populyatsii dominiruyushchikh cheshuekrylykh-dendrofagov v Sankt-Peterburge i ego okrestnostyakh (Species composition and population dynamics of dominant dendrophagous moths (Lepidoptera) in St. Petersburg and its environs), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2018, Vol. 97, No. 4, pp. 617–639.
- Selikhovkin A.V., Drenkhan R., Mandel'shtam M.Y., Musolin D.L., Invazii nasekomykh - vreditel'ei i gribykh patogenov drevesnykh rastenii na severo-zapade evropeiskoi chasti Rossii (Invasions of insect pests and fungal pathogens of woody plants into the northwestern part of European Russia), *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Nauki o Zemle*, 2020, Vol. 65, No. 2, pp. 263–283.
- Sitnikova D.D., Plotnost' populyatsii topolevoi nizhnestoronnei moli-pestryanki *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1883) (Lepidoptera: Gracillariidae) v raznykh geograficheskikh zonakh v 2019 godu (Population density of *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1883) (Lepidoptera: Gracillariidae) in different geographic regions in 2019), *Aktual'nye voprosy v lesnom khozyaistve (Major aspects in forestry)*, Proc. of III International Research and Practice Conf., St. Petersburg, 6–8 November, 2019, St. Petersburg: Poligraf-ekspress, pp. 217–220.
- Skhvitardze O., Loladze Z.P., Partsvaniya M.S., Tsitrusovaya miniruyushchaya mol' (The citrus leafminer), *Zashchita i karantin rastenii*, 2006, No. 2, pp. 42–43.
- Timofeeva Y.A., *Otsenka vliyaniya listoyadnykh vreditel'ei na sostoyanie lipy v parkovykh nasazhdeniyakh Sankt-Peterburga. Diss. kand. biol. nauk* (Evaluation of the influence of phyllophagous pests on the state of lime in parks of St. Petersburg. Candidate's biol. sci. thesis), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet, 2015, 144 p.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' – davno izvestnyi, no do sikh por maloizuchennyi vid (Brown oak slender is a long known, but still little studied species), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2019, Vol. 228, pp. 42–57.
- Shchurov V.I., Rakov A.G., Invazivnye vidy dendrofil'nykh nasekomykh v Krasnodarskom krae (Invasive dendrophagous insects in Krasnodarskiy kraia), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi gosudarstvennoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2011, Vol. 196, pp. 287–294.

УДК 575.174.015.3:630*17:582.475.4

ВЛИЯНИЕ РУБОК РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ НА ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОДРОСТА СОСНЫ В СЕВЕРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ¹

© 2021 г. И. В. Тихонова^а, *, А. К. Экарт^б, А. Н. Кравченко^б, Н. А. Тихонова^б, Д. А. Семенякин^б

^аЗападно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН,
ул. Жуковского, 100/1, Новосибирск, 663082 Россия

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

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

Поступила в редакцию 19.04.2019 г.

После доработки 19.05.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Представлены результаты анализа аллозимной изменчивости в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих в Красноярской, Ачинской и Канской лесостепи Средней Сибири. Сравниваются основные показатели генетического разнообразия у подростка сосны обыкновенной, появившегося на вырубках разной интенсивности, и в контроле. Установлено сокращение числа редких и низкочастотных аллелей в полиморфных локусах изоферментных маркеров, среднего числа аллелей на locus у подростка, появившегося после сплошной рубки и выборочных рубок высокой интенсивности. Не выявлено существенных отклонений в генетическом разнообразии у подростка предварительной и последующих генераций после выборочной рубки интенсивностью 35%, проведенной через 10 лет после низового пожара. Из остальных вариантов рубок наименьшее сокращение числа редких аллелей наблюдалось у подростка после узколесосечной рубки. В наиболее нарушенных рубками популяциях отмечен самый низкий уровень гетерозиготности, высокие значения индекса фиксации Райта (F), наименьшее число аллелей изоферментных локусов, что в дальнейшем может привести к снижению продуктивности и устойчивости новых поколений деревьев в небольших популяциях сосны обыкновенной, произрастающих в лесостепной зоне, где ареал вида характеризуется высокой фрагментированностью. Рассматриваются методические аспекты организации генетического мониторинга хвойных лесов как необходимого дополнения в комплексе с лесохозяйственным мониторингом их нарушенности. Отмечена необходимость организации генетических резерватов во всех крупных лесостепных борах, а также в других местах ограниченного распространения вида по всему его ареалу.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, подрост сосны, рубки, лесостепные боры Сибири.

DOI: 10.31857/S0024114821040094

Как известно, Красноярская, Ачинская и Канская лесостепь Средней Сибири является “островной” и расположена в окружении тайги (Берг, 1947). Ведущая роль в составе ее растительного покрова также отводится лесным фитоценозам (Антипова, 2012), лесистость варьирует от 20 до 50% – наименьшая в Канской лесостепи. Вместе с тем лесные массивы тяготеют к берегам крупных рек, занимаемая ими площадь обратно пропорциональна обилию населенных пунктов, и по мере удаления от городов и основных транспорт-

ных магистралей заметно сокращается доля распаханых земель, повышается лесистость территории, а лесостепь постепенно переходит в подтайгу и далее – в тайгу. Все это указывает на антропогенное происхождение северной (как, вероятно, и южной, с более длительной историей антропогенеза) лесостепи Средней Сибири, появившейся в результате рубки южной тайги (Леса СССР, 1969; Побединский, 1973; Сочава, 1980), в отдельные эпохи голоцена территория была покрыта темнохвойными лесами, периодически сменяемыми светлохвойной подтайгой (Савина, 1986). Необходимо отметить, что в составе лесов здесь преобладают березняки и сосново-березовые леса, доля чистых сосняков невелика, они приурочены ближе к окраинам лесостепи.

¹ Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ФГБНУ ЗСО ИЛ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН (00356-2019-0024) и при финансовой поддержке РФФИ, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки (18-44-240002-р_а).

Поэтому их можно рассматривать в качестве резервного генофонда для восстановления светлых лесов при смене экономической и лесохозяйственной политики России на более рациональную (национальную) ресурсосберегающую.

От интенсивных рубок пострадали как пригодные леса лесостепной зоны, так и значительная часть таежных лесов Сибири в целом (Сочава, 1980; Калашников, 1998; Бузыкин, Пшеничкова, 2008; Степанов, 2014). Это вызывает тревогу не только у экологов, но и лесопромышленников, учитывая, что большая часть вырубаемой древесины (до 70–80%) отправляется на экспорт (Синицких, 2015), вырубается лучшие леса, они часто сменяются вторичными мелколиственными сообществами. При этом многие фундаментальные научные проблемы лесопользования мало изучены. Например, недостаточно исследовано влияние рубок на показатели генетического разнообразия популяций видов. Не разработаны общие методические подходы к мониторингу состояния генофондов лесных древесных видов (Ирошников и др., 1989; Fussi et al., 2016). Не исследованы пределы допустимого сокращения генетического разнообразия популяций для их полноценного воспроизводства и устойчивости. Эта проблема активно изучается за рубежом, начиная с 90-х годов XX века (Ratnam et al., 2014). В России и в странах бывшего СССР такие работы пока единичны (Динамика ..., 2004; Падутов и др., 2008; Ильинов и др., 2010).

Цель данного исследования заключалась в изучении генетического разнообразия аллозимов (изоферментов) в сосняках северной лесостепи Средней Сибири и оценке влияния вариантов рубок на показатели генетического разнообразия у подраста.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих вблизи населенных пунктов Красноярск, Сухая, Ачинск, Погорелка, Большая Мурта. Всего проанализировано 445 деревьев в 15 выборках, по 25–30 деревьев в каждой. В их числе 6 выборок подроста и 2 выборки взрослых деревьев из оставшихся на лесосеке на месте сплошных и выборочных рубок разной интенсивности: сплошной широколесосечной рубки 28-летней давности площадью 352 га – “Малый Кемчуг” и 8 га – “Ачинск” (проведена 5 лет назад), 35-летние культуры на месте сплошной широколесосечной рубки площадью 37 га “Погорелка”; сплошной узколесосечной рубки 22-летней давности площадью 1 га – “Сухая”; выборочной рубки интенсивности 70% площадью 32 га (проведена 8 лет назад) – “Большая Мурта”, 35% и 50%, проведенной 9 лет назад методом узких лент шириной 25 м (пасеки) и техно-

логическим коридором (волоком) 5 м, общей площадью 50 га – “Погорелка” (табл. 1). В определении типа рубки мы учитывали его кратковременность, как одного из этапов процесса восстановления исходного типа леса после его нарушения (Солодухин, 1961). Следует отметить, что на большей части сплошной рубки “Малый Кемчуг” были полностью удалены верхние горизонты почвы вместе с живым напочвенным покровом (и весь подрост), а подстилающие почву глинистые отложения спустя 28 лет после рубки сильно эродированы и травяной покров на них отсутствует. На участке выборочной рубки интенсивностью 35% за 10 лет до рубки прошел (или был проведен) низовой пожар, вызвавший активное возобновление сосны (28 тыс. шт. га⁻¹). Так как все популяции расположены недалеко от населенных пунктов и подвержены длительному антропогенному влиянию (от рекреации и пожаров до рубок), для сравнительного анализа использовали 2 контрольных участка: ненарушенные недавней рубкой части популяций; и один общий региональный контроль – наименее нарушенная популяция (часть популяции) с наиболее высокими показателями генетического разнообразия. Предварительно оценивали генетическую изменчивость популяций вида в этой части ареала на контрольных, нетронутых рубками участках (9 популяций), и для ранее полученных нами данных (4 популяции) (Экарт и др., 2014). С этой целью всего проанализировано 676 деревьев, по 30–60 в каждой популяции. В дополнение к выше перечисленным, это пункты Тарутино, Назарово, Юкеево, Березовка, Есаулово, Кускун, Рыбное, Гмирянка, Канск.

С каждого дерева для электрофоретического анализа изоферментов осенью отбирали вегетативные почки. Проанализировано 20 локусов, 17 из них полиморфны при 99%, а 16 – при 95%-ном уровне значимости – это локусы ферментных систем малатдегидрогеназы (Mdh–2, Mdh–3, Mdh–4), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (Got–1, Got–2, Got–3), шикиматдегидрогеназы (Skdh–1, Skdh–2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-Pgd–2), форматдегидрогеназы (Fdh), фосфоглюкомутаза (Pgm–1), глутаматдегидрогеназы (Gdh), флуоресцентной эстеразы (Fe–2), алкогольдегидрогеназы (Adh–1, Adh–2), лейцинаминопептидазы (Lap–1, Lap–2). Используемые в работе методы электрофоретического анализа изоферментов и гистохимического окрашивания были описаны нами ранее (Экарт и др., 2014).

Для каждой популяции с помощью программы GenAlex 6 (Peakall, Smouse, 2006) вычисляли следующие показатели генетической изменчивости: процент полиморфных локусов (P), среднее (N_A) и эффективное число аллелей на локус (N_E), наблюдаемая (H_O) и ожидаемая гетерозиготность (H_E), не-

Таблица 1. Краткая характеристика популяций

Популяция, давность рубки	Воз- растная группа	Выборка	Состав древостоя/ Тип вырубки	Возраст, лет	Полнота (густота у подроста, тыс. шт.га ⁻¹)	Географические координаты	
						с. ш.	в. д.
Красноярск, контроль Сухая, СУР, 20 лет	В	35	7С2Б1Л С. ос.разн.зелм.	70–120	1.0	56°00′	92°45′
	П	30	6Б4Сед.Е С-Б. мох.ос.разн.	10–20	48.0	56°13′	92°58′
М. Кемчуг, СШР, 10 лет	П	25	6Ос3Б1СедЕП Б-Ос. разн.вейн.	5–8	0 0.1	56°12′	92°27′
	В	29	10С	80–150	0.7	56°18′	90°30′
Ачинск, контроль	П	30	7С2Б1Е С.разн.зелм.	7–14	2.0	56°14′	90°33′
	В	30	6С4Б	50–60	0.1	56°16′	90°33′
Ачинск, СШР, 5 лет	П	30	6Б3С1Ос С-Б. ос.вейн.разн.	5–10	0.5		
	В	28	10С	50–120	1.0	56°22′	92°58′
Погорелка, контроль	П	30	10С	5–18	5.6		
	В	29	10С С. бр.разн.зелм.	35	1.3	56°23′	92°59′
Погорелка СШР, 40 лет, культуры	В	29	10С	35	1.3	56°23′	92°59′
	П	30	10С С. земл.разн.	5–10	28.0	56°22′	92°59′
Погорелка ВР35, 5 лет	П	30	10С	5–10	28.0	56°22′	92°59′
	В	29	10С С. кипр.бр.разн.зелм.	5–8	7.2		
ВР50, 5 лет	П	29	10С	5–8	7.2		
	В	29	10С С. бр.земл.вейн.разн.	5–8	7.2		
Б. Мурга ВР70, 5 лет	П	30	8С2Е С. разн.вейн.кипр.	5–7	1.0	56°53′	93°05′
	В	30	8С2Б	40–100	0.8	56°53′	93°12′
Б. Мурга, контроль	В	30	8С2Б	40–100	0.8	56°53′	93°12′
	П	30	10С С. мох.ос.разн.	6–15	3.0		

Примечание: СШР – сплошная широколесосечная вырубка, СУР – сплошная узколесосечная вырубка, ВР35 и ВР70 – выборочная рубка интенсивностью 35 и 70%. Возрастная группа: В – взрослые деревья, П – подрост. Состав древостоя и тип вырубki (тип леса в контроле): С – сосна, Л – лиственница, Е – ель, П – пихта, Б – береза, Ос – осина, бр. – брусничник, разн. – разноразный, земл. – зеленомошный, ос. – осочковый, вейн. – вейниковый, кипр. – кипрейный.

смещенная оценка гетерозиготности (UHe), индекс разнообразия Шенона (I), индекс фиксации Райта (F), число иммигрантов на поколение (Nm). Соответствие распределения генотипов уравнению Харди–Вайнберга также оценивали с помощью программы GenAlex 6, используя критерий χ^2 , по каждому локусу в каждой выборке, по всем локусам в каждой выборке и в целом по всем локусам, объединив все выборки. Степень генетической подразделенности между популяциями и внутри популяций определяли с помощью F -статистик Райта F_{IS} (уровень инбридинга особи относительно популяции), F_{IT} (уровень инбридинга особи относительно вида), F_{ST} (уровень инбридинга популяции относительно вида – подразделенность популяций) (Wright, 1978; Хедрик, 2003), их значимость оценивали также с помощью χ^2 . Степень различий между выборками определяли по генетическому расстоянию Неи (Nei, 1972), достоверность различий по частотам

аллелей вычисляли с помощью точного критерия Фишера с использованием метода Марковских цепей для всего набора локусов и полокусно в программе Genepop (Raymond, Rousset, 1995). Также с помощью точного критерия Фишера вычисляли достоверность различий с контролем по частотам редких аллелей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные показатели генетической изменчивости 13 популяций, без учета подроста с вырубкой варьировали в пределах: $P = 70–85\%$, $N_A = 2.46$ (2.25–2.65), $N_E = 1.392$ (1.357–1.432), $H_O = 0.225$ (0.202–0.248); $H_E = 0.224$ (0.214–0.243), $F = -0.002$ (–0.069...0.072). Межпопуляционные различия, оцененные с помощью F_{ST} , составили 1.7%. На различия между группами популяций трех лесостепей приходится только 0.2%, внутри популяций остается 98.3% генетической изменчивости.

Такая низкая дифференциация, в общем, характерна для изучаемого вида (Гончаренко и др., 1996; Санников и др., 2002; Семериков и др., 2014). В более широких географических пределах всей сибирской части ареала и Монголии различия между популяциями по аналогичному набору локусов достигают 4.5% (Экарт и др., 2014), наибольшие — по локусам *Skdh-2* (15.8%), *Adh-2* (7.1%), *Pgm-1* (7.1%), *Mdh-4* (6.2%).

В суммарной выборке деревьев всех популяций северной лесостепи Средней Сибири установлены достоверные отклонения в распределении генотипов 6 локусов относительно равновесия Харди–Вайнберга, в 5 из них (*Mdh-3*, *Got-2*, *Skdh-1*, *Adh-2*, *Pgm-1*) наблюдается превышение доли гомозиготных генотипов над гетерозиготными. По-видимому, это объясняется в большей степени эффектом Валунда — влиянием различий между популяциями по частоте встречаемости аллелей (Хедрик, 2003), а также инбридингом, связанным с их изолированностью друг от друга, значительно большей в лесостепной зоне, чем в таежной (Санников и др., 2002). Генетические дистанции Неи (Nei, 1972) между популяциями в границах исследуемой части ареала вида, рассчитываемые по частотам аллелей, составили 0.002–0.010, наибольшие — между популяциями, удаленными на расстояние ≥ 200 км. Более низкие значения N_m и более высокие F_{IS} и F_{IT} (0.040–0.153) получены по 5 перечисленным выше локусам и локусам *Gdh* и *Lap-2*.

В связи с тем, что данное исследование не было запланированным экспериментом с предваряющим рубку детальным обследованием насаждений и анализом генетического разнообразия древостоев до рубки, не все особенности возобновления удалось учесть: исходную полноту, точный состав и строение древостоев, численное соотношение предварительного и последующего возобновления, длительность периода после рубки. На данном этапе перед нами стояла задача выяснить, могут ли сплошные и выборочные рубки оказать влияние на генетическую структуру одного из ветроопыляемых хвойных видов, приуроченных к первому этапу восстановительно-возрастных сукцессий. В дальнейшем, при условии полноценного бюджетного финансирования тематики исследования (размера регионального гранта, на который оно было проведено, для решения такой задачи недостаточно) можно было бы собрать необходимые данные, координируя работы с лесопользователями и детальнее проработав методическую сторону вопроса.

В 4 исследуемых популяциях сосны обыкновенной, где проводились рубки, показатели генетического разнообразия выборки подроста и взрослых деревьев в местном контроле и на вырубках варьировали в следующих пределах: $P =$

$= 70\text{--}80\%$, $N_A = 2.303$ (2.100–2.500), $N_E = 1.376$ (1.288–1.433), $H_O = 0.217$ (0.195–0.235); $H_E = 0.219$ (0.191–0.243), $F = 0.002$ (–0.075–0.064) (табл. 2). В целом данные популяции сосны обыкновенной находятся в состоянии относительного генетического равновесия (по числу гомо- и гетерозиготных генотипов). Достоверные отклонения от равновесия Харди–Вайнберга при полокусном анализе отмечены в 8 выборках из 15 по 1–2 локусам. В обобщенном многолокусном анализе достоверное превышение гомозиготных генотипов над ожидаемым их числом обнаружено только в локусах *Adh-2* ($\chi^2 = 17.4$, d. f. = 6, $p < 0.008$) и *Lap-2* ($\chi^2 = 29.2$, d. f. = 10, $p < 0.0012$). Согласно результатам анализа AMOVA, 0.8% генотипической изменчивости приходится на межпопуляционные различия, 1.1% — на различия между выборками внутри популяций, подразделенность всех выборок по F_{ST} составляет 2.3%. Большой вклад в межпопуляционные различия вносит локус *Adh-1* ($F_{ST} = 3.0\%$, $N_m = 8.0$). Внутри популяций дифференциация между выборками наблюдалась по локусам: *Mdh-3* (3.5%) и *Skdh-1* (4.1%) в популяции “Красноярск”; *Lap-1* (2.7%) в популяции “Погорелка”; *Got-2* (4.2%), *6-Pgd-2* (6.5%), *Pgm-1* (6.3%), *Fe-2* (3.5%) в популяции “Ачинск”.

Как видно из табл. 2, наибольшие различия между участками, пройденными рубками, и контролем наблюдаются по среднему числу аллелей на локус (N_A) и индексу разнообразия Шеннона (H). Оба этих показателя уменьшаются на вырубках интенсивностью выше 35%. Почти не отличался от контроля подрост после выборочной рубки умеренно-высокой интенсивности (35%) “Погорелка” и, в меньшей степени, после сплошной узкоколесосечной рубки “Сухая”. Необходимо отметить, что между взрослыми деревьями и подростом на всех сплошных ширококолесосечных вырубках по сравнению с контролем в 1.5–3 раза увеличилось генетические дистанции Неи (Nei, 1972): между 4 популяциями они варьировали в пределах 0.002–0.007, внутри популяций между контролем и вырубкой, между взрослыми деревьями и подростом на вырубке — от 0.004 до 0.017 (рис. 1). При этом различия между вырубками и контролем в популяциях “Красноярск”, “Большая Мурта”, “Погорелка” были сопоставимы с различиями между популяциями внутри региона, а в популяции “Ачинск” соответствовали межрегиональному уровню: близкие по значениям генетические дистанции Неи были получены нами при сравнении выборок сосны обыкновенной из европейской части ареала с сибирскими популяциями (Тихонова и др., 2011), а также популяций из Средней Сибири с популяциями из Восточной Сибири и Монголии (Экарт и др., 2014). Отметим, что по мнению Ю.П. Алтухова (2004) видоспецифичное соотношение внутри- и межпопу-

Таблица 2. Основные характеристики генетической изменчивости внутри 4 популяций сосны обыкновенной

Популяция:	Выборка	Возрастная группа	P	N_A	N_E	I	H_O	H_E	UH_E	F
Красноярск										
Общая выборка	90		80	2.650	1.365	0.389	0.214	0.220	0.222	0.015
				± 0.284	± 0.081	± 0.070	± 0.041	± 0.042	± 0.042	± 0.017
МК	35	В	80	2.400	1.364	0.384	0.229	0.22	0.226	-0.035
СУР	30	П	75	2.350	1.376	0.384	0.204	0.220	0.224	0.027
СШР	25	П	75	2.250	1.352	0.364	0.203	0.208	0.211	0.041
Погорелка										
Общая выборка	146		85	3.000	1.388	0.406	0.219	0.228	0.228	0.021
				± 0.363	± 0.086	± 0.075	± 0.042	± 0.044	± 0.045	± 0.013
МК	28	В	80	2.500	1.418	0.416	0.231	0.239	0.243	0.028
МК	30	П	75	2.300	1.359	0.381	0.205	0.212	0.215	0.011
СШР Ку	29	В	80	2.350	1.361	0.383	0.216	0.217	0.221	-0.020
ВР50	29	П	70	2.200	1.406	0.385	0.231	0.228	0.232	-0.024
ВР35	30	П	80	2.450	1.378	0.396	0.215	0.226	0.230	0.031
Б. Мурта										
Общая выборка	90		70	2.400	1.398	0.391	0.233	0.225	0.226	-0.029
				± 0.320	± 0.095	± 0.080	± 0.050	± 0.047	± 0.047	± 0.018
МК	30	В	70	2.300	1.382	0.408	0.233	0.214	0.217	-0.075
	30	П	70	2.350	1.434	0.419	0.235	0.243	0.247	0.030
ВР70	30	П	70	2.100	1.373	0.365	0.229	0.213	0.217	-0.064
Ачинск										
Общая выборка	119		80	2.750	1.363	0.393	0.205	0.219	0.220	0.035
				± 0.354	± 0.081	± 0.070	± 0.038	± 0.042	± 0.042	± 0.020
МК	29	В	75	2.450	1.390	0.391	0.215	0.223	0.226	0.012
	30	П	70	2.300	1.396	0.390	0.217	0.223	0.227	0.017
СШР	30	В	75	2.200	1.288	0.334	0.197	0.191	0.194	-0.020
	30	П	75	2.250	1.357	0.370	0.195	0.216	0.220	0.064

Примечание: Возрастная группа: В – взрослые деревья, П – подрост. Показатели генетического разнообразия: P – процент полиморфных локусов, N_A и N_E – среднее и эффективное число аллелей на локус, I – индекс разнообразия Шенона, H_O и H_E – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, UH_E – несмещенная оценка гетерозиготности, F – индекс фиксации Райта. Обозначения выборок: МК – местный контроль, РК – региональный контроль, СШР – сплошная широколесосечная выруб-ка, СУР – сплошная узколесосечная выруб-ка, СШР Ку – культуры на сплошной широколесосечной вырубке, ВР35, ВР50 и ВР70 – выборочная рубка интенсивностью 35, 50 и 70%.

ляционной компонент генетической изменчивости должно быть одним из основных показателей в мониторинге популяционных систем, испытывающих антропогенные воздействия. По другим генетическим характеристикам заметное снижение уровня наблюдаемой гетерозиготности (H_O) и повышение индекса фиксации Райта (F) отмечено только после сплошной широколесосечной выруб-ки в популяции “Ачинск” у оставшихся на вырубке взрослых деревьев и подроста.

Число аллелей в 20 локусах в популяционных выборках варьировало от 48 до 60, число редких – от 8 до 19. У каждого дерева суммарное число аллелей было 21–28, редких – 0–2. Напомним, что исследуемые ферменты задействованы в адаптивных биохимических реакциях деревьев, а их аллели внутри локусов различаются по физико-химическим условиям функционирования ферментов, и следовательно, приспособительными особен-

ностями (Животовский, 1984). Поэтому сокращение их разнообразия вполне определенно может привести к снижению устойчивости и продуктивности будущих поколений деревьев в меняющихся условиях внешней и внутренней среды лесных биогеоценозов.

Всего в исследуемых выборках было определено 62 аллеля, из них 21 редкий (рис. 2). За все время исследований, включая данную работу, в Сибири для аналогичного набора локусов было обнаружено 74 аллеля, из них 31 общий, 32 редких (в их числе 11 встречались только в отдельных популяциях). При выборе регионального контроля учитывали как степень нарушенности популяции, так и аллельное разнообразие всех выборок, включая выборки, отобранные на вырубках. Наибольшее разнообразие аллозимов и меньшая нарушенность части популяции были отмечены в Погорельском бору (доля полиморфных локусов

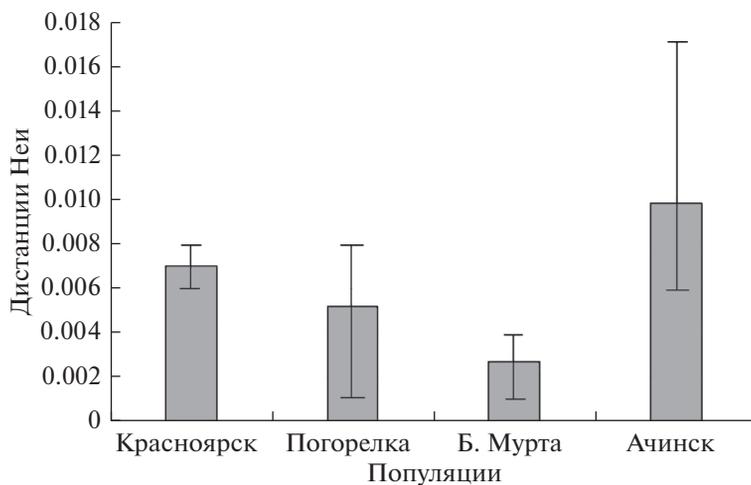


Рис. 1. Дистанции Неи (Nei, 1972) между выборками деревьев на вырубках и в контроле внутри популяций (столбцы – средние значения, линии – максимальные и минимальные значения).

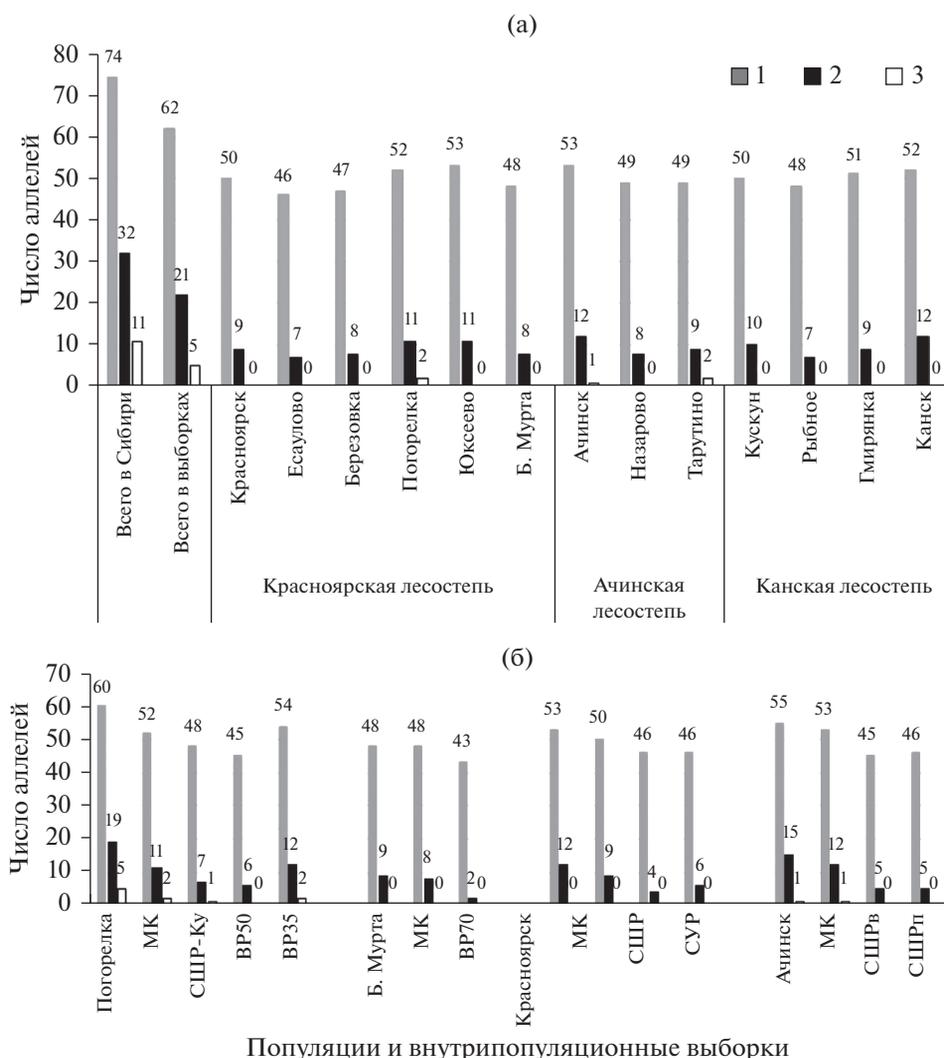


Рис. 2. Число аллелей, обнаруженных на ненарушенных рубками участках (а) популяций сосны обыкновенной; всего в популяции (первый столбец) и у подроста с вырубок (б) на исследуемой территории, 1 – всего, 2 – редких, 3 – очень редких. Обозначения выборок см. в табл. 2.

Таблица 3. Частота встречаемости редких аллелей (%) у подростка на вырубках и в контроле исследуемых популяций сосны обыкновенной

Локус Аллель	Погорелка				Б. Мурта		Красноярск			Ачинск		
	СШРКу	BP50	BP35	МК	BP70	МК	СУР	СШР	МК	СШРП	СШРВ	МК
Mdh-2 ⁸³	—	—	3.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mdh-4 ⁹⁰	—	1.7	3.3	—	—	0.8	—	—	1.4	1.7	—	1.7
Got-1 ¹⁰⁷	1.7	—	1.7	1.8	—	—	—	—	1.4	—	—	1.7
Got-3 ³²	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.4
Got-3 ³¹⁰	1.7	1.7	3.3	1.8	3,3	3.3	1.7	2.0	1.4	5.0	1.7	2.5
Skdh-1 ⁸⁵	1.7	3.4	1.7	1.8	—	1.7	—	—	—	—	—	1.7
Skdh-1 ⁹⁰	—	—	1.7	—	—	—	—	—	1.4	—	1.7	—
Skdh-1 ¹⁰³	—	1.7	—	2.6	—	3.3	1.7	—	2.9	—	—	1.7
Skdh-1 ¹⁰⁷	5.2	1.7	2.6	—	—	0.9	—	—	—	—	—	5.1
Skdh-2 ⁸⁶	—	—	—	—	—	—	1.7	—	1.4	—	—	—
Lap-1 ¹⁰³	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—
Lap-2 ⁹⁸	—	1.7	1.7	1.8	—	—	3.3	2.0	—	4.7	3.3	1.7
Lap-2 ¹⁰²	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	0.9
Lap-2 ¹⁰⁵	1.7	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fdh ⁴⁵	1.7	—	1.7	—	3.3	3.4	—	—	1.4	3.3	1.7	—
Fdh ²⁰⁶	—	—	—	1.8	—	1.7	1.7	—	1.4	1.7	3.3	1.7
Pgm-1 ⁹³	—	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—
Pgm-1 ⁹⁵	—	—	—	—	—	—	—	4.0	—	—	—	—
Adh-2 ⁵⁹	3.4	—	4.2	2.6	—	2.0	3.3	—	1.4	—	—	1.7
Fe-2 ⁸⁵	—	—	1.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fe-2 ¹¹³	—	—	—	2.7	—	—	—	2.0	—	—	—	0.9
<i>p</i>	0.121	0.033	0.202	—	0.034	—	0.160	0.047	—	0.032	0.032	—
Всего	7	6	12	11	2	8	6	4	9	5	5	12

Примечание. *p* – уровень достоверности различий с местным контролем. Обозначения выборок см. в табл. 2.

$P = 0.85$, суммарное число выявленных аллелей 60, включая 19 редких – это один из самых высоких показателей с учетом всех, исследованных нами ранее популяций вида в Сибири (Тихонова и др., 2011, 2014; Экарт и др., 2014). В других популяциях общее число аллелей было меньше (“Б. Мурта” – 48, “Красноярск” – 53, “Ачинск” – 55). Поэтому данная популяция была выбрана основным (региональным) контролем и ее можно предварительно рассматривать в качестве кандидата на генетический резерват. Отметим, что несмотря на ограниченную площадь, значительное генетическое разнообразие сосны сохраняется в городских парках г. Ачинск (парк “Железнодорожников” площадью около 8 га) и Канск (с 1985 г. памятник природы “Сосновый бор в г. Канск” площадью 130 га), в припоселковых борах (сс. Юксеево, Гмирянка).

Так как наибольший негативный эффект от рубок проявился в сокращении аллельного разнообразия аллозимов, основное внимание было уделено сравнительному анализу частот распределения редких аллелей исследуемых полиморф-

ных локусов, присутствующих с частотой менее 5%: Mdh-2⁸³, Mdh-4⁹⁰, Got-1¹⁰⁷, Got-3^{32, 310}, Skdh-1^{85, 90, 103, 107}, Skdh-2⁸⁶, Lap-1¹⁰³, Lap-2^{98, 102, 105}, Fdh^{45, 206}, Pgm-1^{93, 95}, Adh-2⁵⁹, Fe-2^{85, 113} (табл. 3). В данных популяциях не обнаружено следующих 10 аллелей, редко встречаемых в сибирской части ареала: Got-1⁸⁸, Got-2¹⁴⁸, Got-3⁵⁰⁵, Skdh-1^{93, 98}, 6-Pgd-2^{67, 91}, Adh-1^{112, 116}, Idh⁷⁴.

Предварительный сравнительный анализ всех 15 выборок по частотам аллелей всех локусов показал высоко достоверные различия между ними по точному критерию Фишера ($p < 0.0000$), а при половом анализе – по 8 локусам: Mdh-3, Got-2, Skdh-1, Lap-2, 6Pgd-2, Pgm-1, Adh-1, Adh-2. В ограниченном наборе 12 локусов, которые содержали редкие аллели, наиболее дифференцированы по частотам аллелей выборки с вырубок и контрольных участков в популяциях “Ачинск” ($\chi^2 = 57.26$, d. f. 22, $p < 0.00006$) и “Красноярск” ($\chi^2 = 98.45$, d. f. 22, $p < 0.00000$), в меньшей степени популяциях “Погорелка” ($\chi^2 = 34.91$, d. f. 24, $p < 0.069$) и “Б. Мурта” ($\chi^2 = 17.25$, d. f. 22,

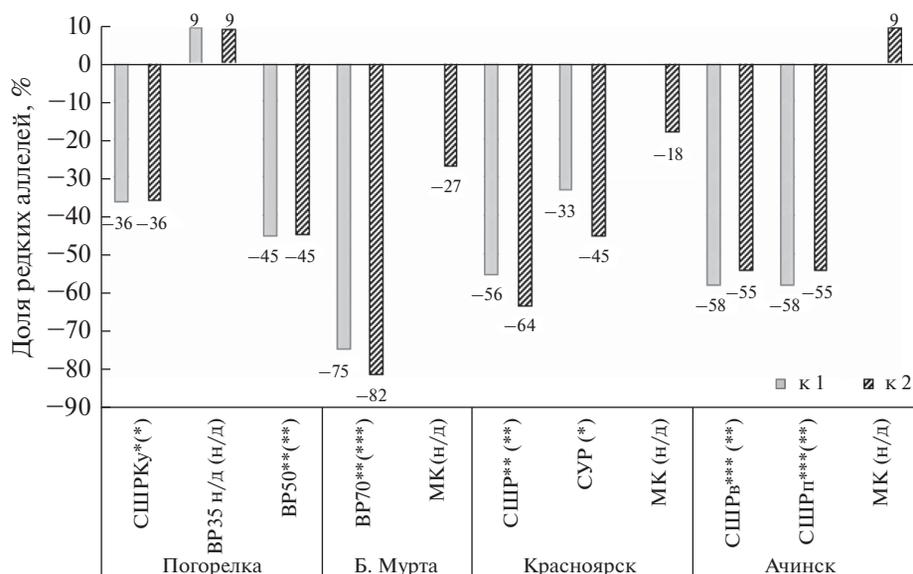


Рис. 3. Сокращение числа редких аллелей (в %) на вырубках по сравнению с местным (1) и региональным (2) контролем, *...*** уровни достоверности различий по критерию Фишера $p < 0.05, 0.01, 0.001$ относительно 1 (в скобках – относительно 2), н/д – недостоверно.

$p < 0.750$). Достоверные различия по частоте встречаемости редких аллелей у подростка на вырубках по сравнению с местным контролем выявлены на вырубках интенсивностью выше, чем “умеренно-высокая” 30–40% в популяциях “Погорелка”, “Б. Мурта”, “Красноярск” и “Ачинск”. Достоверно различались между собой также 2 варианта выборочной рубки интенсивностью 35 и 50% (“Погорелка”). Дополнительно сравнивали выборки по общему числу редких аллелей. В результате этого анализа подтвердилось достоверное сокращение генетического разнообразия в тех же вариантах рубок, а также в культурах после сплошной широколесосеочной рубки в Погорельском бору по сравнению с контролем (рис. 3). Наряду с этим наиболее обедненная по разнообразию аллелей ферментов популяция “Б. Мурта” существенно отличалась от всех популяций при попарном сравнении по 3–8 (в общем наборе локусов) и по ограниченному набору 12 локусов ($\chi^2 = 58.71–112.34$, d. f. 32–34, $p < 0.0027–0.00000$). Несмотря на достоверные наибольшие различия между вырубкой и контролем по числу и частотам редких аллелей в этой популяции (табл. 3, рис. 3), между выборками внутри популяции получены самые низкие генетические дистанции Неи (рис. 1). Это свидетельствует о том, что отмеченное нами выше общее увеличение дистанции Неи на вырубках по сравнению с контролем не может служить самостоятельным критерием в оценке влияния лесопользования на генетическую изменчивость популяций и должно рассматриваться только вместе с данными о динамике и пространственной структуре аллельного и генотипическо-

го разнообразия популяций. Добавим также, что такие показатели генетической изменчивости, как снижение уровня гетерозиготности (H_0) и повышение индекса фиксации Райта (F), по-видимому, недостаточно чувствительны к данному фактору, и поэтому тоже могут служить только в качестве дополнительных критериев наиболее сильных повреждающих воздействий на сосновые леса. В результате исследования насаждений сосны веймутовой также сделан вывод о непригодности величины H_0 для целей генетического мониторинга (Buchert et al., 1997; Rajora, 2000). В большей части работ, посвященных изучению данной проблемы, установлено сокращение числа аллелей, изменение генетической структуры популяций у разных древесных видов, в основном, после сплошных рубок (Savolainen, Kärkkäinen, 1992; Ledig, 1992; Buchert et al., 1997; Macdonald et al., 2001; Marquard et al., 2007; Ratnam et al., 2014), реже – в результате выборочных и постепенных (с большим воздействием) рубок (Buchert et al., 1997; Adams et al., 1998; Marquard et al., 2007). В отдельных работах аналогичные изменения зафиксированы при использовании искусственного лесовосстановления сосняков (Raja et al., 1998; Rajora, 1999). Вместе с тем, в ряде работ каких-либо существенных изменений в генофонде популяций после рубок и в лесных культурах выявлено не было (Nale, 1985; Ильинов и др., 2010; Ratnam et al., 2014) либо получены более высокие показатели в культурах по числу аллелей у потомства представительной выборки деревьев, так как уровень генетического разнообразия является функцией от числа деревьев, с которых были собраны семена (Adams et al., 1998).

Таким образом проведенное нами исследование на вырубках в лесостепных борах Средней Сибири в целом подтверждает существенное влияние лесохозяйственной деятельности человека на генетическое разнообразие популяций сосны обыкновенной, даже после однократного приема рубок, не рассматривая проблему лесопользования и обеднения генофонда древесных видов в историческом аспекте. Оно согласуется с выводами других исследователей, установивших неполное воспроизводство генетического разнообразия в лесах после рубок вследствие фрагментации ареалов, сокращения численности популяций, искусственного восстановления и селекции (Ledig, 1992; Buchert et al., 1997; Adams et al., 1998; Тараканов и др., 2004; Видякин, 2007; Lise et al., 2007; Marquard et al., 2007; Падутов и др., 2008; Ortego et al., 2010 и др.). Разногласия в оценке влияния лесохозяйственной практики на генетическое разнообразие древесных растений, на наш взгляд, объясняется различиями между объектами исследования (биоэкологическими особенностями видов, уровнем обеднения/богатства и истории генофондов разных видов и их популяций); различиями в размерах популяций, площади рубок, геометрической форме этой площади (квадрат – узкий прямоугольник), размеров окружающей рубку малонарушенной территории; возможное воздействие пожаров до и после рубки, наличие факторов, препятствующих восстановлению лесов либо способствующих ему – проведение рубки в годы с высоким урожаем семян, удаление напочвенного покрова и верхнего горизонта почвы. Большое значение имеют также различия между используемыми генетическими маркерами.

Следует отметить, что на вырубках могут сохраняться носители очень редких для популяции аллелей, поэтому после включения в анализ подраста с вырубкой их число в популяционных выборках увеличилось в популяциях “Погорелка” с 11 до 19, “Красноярск” – с 9 до 12, “Ачинск” – с 12 до 15, в том числе за счет увеличения выборки (Тихонова и др., 2014). При этом на вырубках увеличиваются различия между поколениями взрослых деревьев и подроста, а также между ценопопуляциями (или субпопуляциями) в пространстве по частоте встречаемости одноименных редких аллелей, об этом свидетельствуют данные табл. 3, рис. 1 и результаты корреляционного анализа. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (R) по частоте встречаемости одних и тех же редких аллелей в выборках взрослых деревьев и подроста существенно снижаются после сплошной широколесосеменной рубки. Так, в Погорельском бору между парами выборки подроста с выборочной рубки интенсивностью 35%, выборочной рубки интенсивностью 50% и в культурах после сплошной широколесосеменной рубки с контрольным участком R , соответственно, составил 0.73,

0.62, и 0.56; в популяции “Красноярск” в парах выборки со сплошной узколесосеменной и широколесосеменной рубки с контролем, соответственно, $R = 0.70$ и 0.59 ; в популяции “Ачинск”, соответственно, $R = 0.66$ и 0.48 в парах подроста и взрослых деревьев со сплошной широколесосеменной рубки и контроля (все значения R достоверны при $p < 0.05–0.01$).

Лучшая сохранность и даже более высокие показатели генетического разнообразия по сравнению с контролем и низкие дистанции Неи с местным контролем наблюдались на участке с выборочной рубкой интенсивностью 35% в Погорельском бору (рис. 2б, рис. 3, табл. 3). Поскольку эта рубка была проведена через 10 лет после низового пожара, который вызвал вспышку возобновления на участке, на наш взгляд, целесообразно рассмотреть возможность внедрения в практику лесного хозяйства предварительного контролируемого выжигания участков сосняков, планируемых к выборочной или узколесосеменной рубке, в пожаробезопасный период в некоторых типах леса и лесорастительных условиях лесостепи. Их стимулирующее влияние на возобновление сосны неоднократно отмечалось исследователями (Колесников и др., 1973; Фурьев, 1996), в том числе с использованием контролируемых неинтенсивных выжиганий (Ковалева и др., 2018). В одной из работ, посвященных исследованию старовозрастных смешанных хвойных древостоев с участием сосен Жеффрея и Ламберта в Калифорнии также отмечается отсутствие признаков негативного влияния рубок в древостоях послепожарного происхождения (Macdonald et al., 2001). Однако в целом лесостепные боры относятся к группе лесов с высокой пожарной опасностью: после рубки и пожаров леса здесь не всегда хорошо восстанавливаются, особенно в засушливые годы (Полукековой ..., 1966; Фурьев, 1996; Ильичев и др., 2003; Буряк и др., 2011; Куулар и др., 2015; Иванова и др., 2015). Высока опасность перехода низового пожара в верховой, после которого значительно сокращаются все показатели генетической изменчивости аллозимов, что наблюдалось нами в послепожарном сосняке на Куртушибинском хр. Западного Саяна (Экарт и др., 2014). Поэтому для лесостепных боров, учитывая их ценность и связанные с пожарами риски, возможно, больше подойдет не выжигание (или даже не сплошное выжигание, – мозаичное), а предварительная небольшая минерализация поверхности почвы. Вторым вариантом, характеризующимся меньшим обедняющим эффектом на генофонд популяций сосны обыкновенной в условиях лесостепи, является чересполосная узколесосеменная рубка, которую рекомендуют для лесостепных боров Западной Сибири (Ильичев и др., 2003).

В данной работе ввиду ограниченного набора популяций и небольшой территории мы не затро-

нули такое важное условие рационального лесопользования, как необходимость сохранения пространственной популяционной структуры древесных видов, на что обращают внимание многие отечественные исследователи (Мамаев и др., 1988; Ирошников и др., 1989; Гончаренко и др., 1996; Милютин, 2003; Динамика ..., 2004; Видякин, 2007; Тараканов, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования было установлено, что генетическая структура и разнообразие аллозимов в лесостепных популяциях сосны обыкновенной в Средней Сибири сохраняются на участке после первого приема выборочной рубки невысокой интенсивности, проведенной методом узких лент после низового пожара, что в совокупности стимулировало процесс возобновления и появления большого количества подроста. На втором месте, с меньшим сокращением числа редких аллелей по сравнению с остальными вариантами, была узколесосечная рубка. В сравнении с ними при рубках более высокой интенсивности (50%, 70% и сплошной массивной рубке) число редких аллелей у подроста сокращалось на 45–82% относительно контроля, что равносильно сокращению общего числа аллелей у подроста на 8–15% относительно местного и на 13–28% – относительно регионального контроля за один прием рубки. Для популяций с большой площадью при небольшой площади рубок это разнообразие может быстро восстановиться, однако в условиях лесостепи возможен постепенно накапливаемый эффект обеднения генофонда популяций в связи с их изолированным положением и сокращением притока генов извне, незаметный для одного поколения исследователей. Наблюдаемое нами в наиболее нарушенных рубками небольших популяциях сокращение аллельного разнообразия, низкий уровень гетерозиготности особей и высокие значения коэффициента инбридинга (F) могут привести к снижению продуктивности и устойчивости новых поколений деревьев.

Ввиду того, что в Погорельском бору было выявлено наибольшее среди всех исследованных нами ранее популяций сосны обыкновенной число редких аллелей, на части его территории необходимо выделить генетический резерват (надежнее 2–3 в разных участках бора). Подобные генетические резерваты желательны выделять во всех лесостепных борах, оставленных в окрестностях крупных населенных пунктов лесостепей на расстоянии не более 100–150 км друг от друга на основе существующих естественных изолированных популяций сосны обыкновенной и, возможно, включая искусственно созданные микро-культуры (или одиночные деревья) для восстановления утрачен-

ной генетической изменчивости наиболее нарушенных из них.

Исследования показали, что наряду с такими составляющими лесохозяйственного мониторинга, как лесопожарный и лесопатологический, необходимо организовать дополняющий генетический мониторинг популяций основных лесобразующих древесных видов. В качестве некоторых методических рекомендаций можно отметить, что для этих целей желательно увеличение числа особей в популяционных выборках (до ≥ 120 –150). Для целей мониторинга наиболее информативными являются показатели N_A , I , число и частота встречаемости редких и низкочастотных аллелей, в качестве дополнительных характеристик могут быть использованы дистанции Неи (Nei, 1972), H_o , F и N_m . Необходимо учесть, что на результаты оценок генетической изменчивости у подростка после рубок определенное влияние оказывают различия между исходными популяциями, поэтому желательно использовать не менее 2-х контролей и разработать поправочные коэффициенты к показателям степени обеднения генофонда популяций, учитывающие степень их изолированности, эффективную численность, уровень генетического разнообразия и нарушенность. Отметим также, что преобладание в лесостепях Средней Сибири вторичных березняков является объективным критерием нерационального лесопользования и необходимости не только развития плантационного лесоводства на землях сельскохозяйственного назначения (в настоящее время крестьян повсеместно заставляют вырубать подрост на заросших лесом участках), но и увеличения доли хвойных пород в естественных лесах этой зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 2. С. 40–59.
- Антипова Е.М. Флора внутриконтинентальных островных лесостепей Средней Сибири. Красноярск: Красноярский гос. пед. университет им. В.П. Астафьева, 2012. 662 с.
- Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М.: Изд-во ОГИЗ, 1947. 397 с.
- Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. Ресурсно-экологический потенциал лесов Красноярского края // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 327–332.
- Буряк Л.В., Сухинин А.И., Каленская О.П., Пономарев Е.И. Последствия пожаров в ленточных борах юга Сибири // Сибирский экологический журн. 2011. № 3. С. 135–140.
- Видякин А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 2–3. С. 159–166.
- Гончаренко Г.Г., Дробышевская В.В., Силин А.Е., Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосен России и сопред-

- дельных государств // Доклады РАН. 1996. Т. 346. № 3. С. 419–423.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука, 2004. 618 с.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
- Иванова Г.А., Иванов В.А., Кукавская Е.А. Периодичность пожаров в лесах республики Тыва // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. 33. № 5–6. С. 204–209.
- Ильинов А.А., Политов Д.В., Раевский Б.В. Влияние способов лесовозобновления на генетическую структуру популяций ели финской *Picea x fennica* (Regel) Kom // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2010. Т. 109. № 4. С. 50–55.
- Ильичев Ю.Н., Бушков Н.Т., Тараканов В.В. Естественное лесовосстановление на гарях Среднеобских боров. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 195 с.
- Ирошников А.И., Мамаев С.А., Некрасов В.И. Генетический фонд лесных древесных пород в СССР (дифференциация, использование, охрана, мониторинг). В кн.: Материалы между. Симпозиума “Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений” (25–29 сентября 1989 г., Воронеж). М.: ЦНИИЛГиС РАН, 1989. С. 9–16.
- Калашников Е.Н. Мониторинг нарушенности лесов Сибири // Сибирский экологический журн. 1998. № 1. С. 49–57.
- Ковалева Н.М., Собачкин Р.С., Екимова Е.Ю. Динамика нижних ярусов растительности после экспериментальных пожаров в сосновых древостоях // Сибирский лесной журн. 2018. № 2. С. 61–70.
- Колесников Б.П., Санникова Н.С., Санников С.Н. Влияние низового пожара на структуру древостоя и возобновление древесных пород в сосняках черничном и бруснично-черничном // Горение и пожары в лесу. Красноярск: Изд-во Института леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН ССР, 1973. С. 301–321.
- Куулар Х.Б., Намзын Ш.А., Хертек С.Б. Мониторинг Балгазынского бора по данным дистанционного зондирования // Известия высших учебных заведений. Геодезия и аэрофотосъемка. 2015. № 3. С. 67–72.
- Леса СССР: Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока / Под ред. Жуков А.Б. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 318.
- Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнёв А.К. О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3–9.
- Милютин Л.И. Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем // Лесоведение. 2003. № 1. С. 16–20.
- Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экологическая генетика. 2008. Т. VI. № 1. С. 3–11.
- Побединский А.В. Рубки и возобновление в таёжных лесах СССР. М.: Лесная пром-ть, 1973. 200 с.
- Полувековой опыт лесовосстановления в ленточных борах Казахстана и Алтая / Под общ. ред. Грибанова Л.Н. Алма-Ата: Кайнар, 1966. 131 с.
- Савина Л.Н. Таежные леса Северной Азии в голоцене. Новосибирск: Наука, 1986. 190 с.
- Санников С.Н., Петрова И.В., Семериков В.Л. Генофеногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала // Экология. 2002. № 2. С. 97–102.
- Семериков В.Л., Семерикова С.А., Дышякова О.С., Зацепина К.Г., Тараканов В.В., Тихонова И.В., Экарт А.К., Видякин А.И., Жамьянсурен С., Роговцев Р.В., Кальченко Л.И. Полиморфизм микросателлитных локусов хлоропластной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Азии и Восточной Европе // Генетика. 2014. Т. 50. № 6. С. 660–669.
- Синицких П. Краткий обзор состояния рынков продаж хвойных пиломатериалов // Леспроминформ. 2015. № 2. С. 90–91.
- Солодунин Е.Д. К типологии дальневосточных вырубков // Лесной журн. (Известия высших учебных заведений). 1961. № 4. С. 22–23.
- Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.
- Степанов Н.В. Сосудистые растения Приенисейских Саян: флористический и биоресурсный анализ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук (спец. 03.02.14). Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2014. 40 с.
- Тараканов В.В. Достижения и ошибки в области сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов Сибири // Лесное хоз-во. 2009. № 5. С. 10–12.
- Тараканов В.В., Самсонова А.Е., Ильичев Ю.Н. Влияние естественных и антропогенных факторов на генетическую изменчивость сосны в Приобье: состав терпентинных масел хвои // Лесоведение. 2004. № 5. С. 50–57.
- Тихонова И.В., Семериков В.Л., Семерикова С.А., Дышякова О.В., Полежаева М.А., Экарт А.К. О выборках в исследованиях внутривидового генетического разнообразия хвойных // Сибирский лесной журн. 2014. № 4. С. 99–109.
- Тихонова И.В., Семериков В.Л., Шишкин А.С., Тараканов В.В. О необходимости особого режима хозяйствования и охраны в рефугиумных (реликтовых) популяциях видов хвойных в Сибири // Лесное хозяйство. 2011. № 3. С. 41–42.
- Фуряев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- Экарт А.К., Ларионова А.Я., Зацепина К.Г., Кравченко А.Н., Жамьянсурэн С., Тихонова И.В., Тараканов В.В. Генетическое разнообразие и дифференциация сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сибирский экологический журн. 2014. № 1. С. 69–78.
- Adams W.T., Zuo J., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C. Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir // Forest Science. 1998. V. 44. P. 390–396.
- Buchert G.P., Rajora O.P., Hood J.V., Dancik B.P. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes* L.) in Ontario, Canada // Conservation Biology. 1997. № 11. P. 747–758.
- Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F., Baier R., Kavaliuskas D., Finzgar D., Alizoti P., Bozic G., Avramidou E., Konner M., Kraigher H. Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions // Environmental Moni-

- toring & Assessment. 2016. V. 188. № 493. 12 pp. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5489-7>
- Ledig F. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems // *Oikos*. 1992. V. 63. P. 87–108.
- Lise Y., Kaya Z., Isik F., Sabuncu R., Kandemir I., Onde S. The impact of overexploitation on the genetic structure of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) populations determined by RAPD markers // *Silva Fennica*. 2007. V. 41. P. 211–220.
- Macdonald S.E., Thomas B.R., Cherniawsky D.M., Purdy B.G. Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management // *Forest Ecology & Management*. 2001. V. 152. P. 45–58.
- Marquard P.E., Echt C.S., Epperson B.K., Pubanz D.M. Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions // *Canadian J. Forest Research*. 2007. V. 37. P. 2652–2662.
- Nei M. Genetic distance between populations // *American Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283–292.
- Nale D.B. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon // *Forest Science*. 1985. V. 31. № 4. P. 995–1005.
- Ortego J., Bonal R.L., Munoz A. Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the Mediterranean Holm Oak (*Quercus ilex* L.) // *Heredity*. 2010. V. 101. P. 717–726.
- Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*. 2006. № 6. P. 288–295.
- Raja R.G., Tauer C.G., Wittwer R.F., Huang Y. Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) // *Forest Genetics*. 1998. № 5. P. 171–178.
- Rajora O.P. Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce // *Theoretical and Applied Genetics*. Genet. 1999. V. 99. P. 954–961.
- Ratnam W., Rajora Om P., Finkeldey R., Aravanopoulos F., Bouvet J.-M., Vaillancourt R. E., Kanashiro M., Fady B., Tomita M., Vinson Ch. Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives // *Forest Ecology & Management*. 2014. 14 p. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.008>
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // *Heredity*. 1995. V. 86. P. 248–249.
- Savolainen O., Kärkkäinen K. Effect of forest management on gene pools // *New Forests*. 1992. V. 6. P. 372–383.
- Wright S. Evolution and the genetics of populations. V. 4. Variability within and among natural populations. Chicago: University of Chicago, 1978. 590 p.

Impact of Different Intensity Fellings on the Genetic Diversity of Pine Undergrowth in the Northern Forest-Steppes of Central Siberia

I. V. Tikhonova¹*, A. K. Ekart², A. N. Kravchenko², N. A. Tikhonova², and D. A. Semenyakin²

¹West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Zhukovskogo st., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russia

²Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Academgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

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

The results of the allozyme variability analysis of Scots pine populations growing in the Krasnoyarsk, Achinsk and Kansk forest-steppes of Central Siberia are presented. The main indicators of genetic diversity in Scots pine undergrowth in clearings of different intensity and on control plots have been compared. It was found that a decrease in the number of rare and low-frequency alleles in the polymorphic loci of isozyme markers, as well as a decrease in the average number of alleles per locus both occur in the undergrowth that has grown after clear felling and selective felling of high intensity. No significant deviations in the genetic diversity were found in the undergrowth of the preliminary and subsequent generations after selective felling with an intensity of 35%, carried out 10 years after the ground fire. Of the other felling options, the smallest reduction in the number of rare alleles was observed in undergrowth after a strip felling. In the populations most disturbed by felling, the lowest level of heterozygosity was found, as well as high values of the Wright fixation index (F) and the lowest number of alleles of isozyme loci, which can lead to a decrease in the productivity and resistance of new generations in small populations of Scots pine growing in the forest-steppe zone. where the species' areal is characterized by a high fragmentation. The methodological aspects of organizing genetic monitoring of coniferous forests as a necessary supplement in combination with forestry monitoring of their disturbance were considered. The results indicate the necessity of organizing genetic reserves in all large forest-steppe pine forests, as well as in other places of limited distribution of the species throughout its range.

Keywords: genetic variety, pine undergrowth, fellings, forest-steppe pine forests of Siberia.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the budgetary project of the West-Siberian Division, Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and the Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (00356-2019-0024) as well as with a financial support from the RFBR, Krasnoyarsk Territory government and Krasnoyarsk regional scientific foundation (18-44-240002-p_a).

REFERENCES

- Adams W.T., Zuo J., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C., Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir, *Forest Science*, 1998, Vol. 44, pp. 390–396.
- Altukhov Y.P., Dinamika genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh (Dynamics of gene pools under anthropogenic impact), *Vestnik VOGiS*, 2004, Vol. 8, No. 2, pp. 40–59.
- Antipova E.M., *Flora vnutrikontinental'nykh ostrovnykh lesostepei Srednei Sibiri* (Flora of the intracontinental insular forest-steppes of Central Siberia), Krasnoyarsk: Krasnoyarskii gos. ped. universitet im. V.P. Astaf'eva, 2012, 662 p.
- Berg L.S., *Geograficheskie zony Sovetskogo Soyuz* (Geographical zones of the Soviet Union), Moscow: Ogiz – Geografiz, 1947, 397 p.
- Buchert G.P., Rajora O.P., Hood J.V., Dancik B.P., Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes* L.) in Ontario, Canada, *Conservation Biology*, 1997, No 11, pp. 747–758.
- Buryak L.V., Kalenskaya O.P., Sukhinin A.I., E.I. P., Effects of fires in ribbon-like pine forests of Southern Siberia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 3, pp. 248–253.
- Buzykin A.I., Pshenichnikova L.S., Resursno-ekologicheskii potentsial lesov Krasnoyarskogo kraia (Resource and ecological potential of the forests of the Krasnoyarsk Territory), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 327–332.
- Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh*, (Dynamics of population gene pools under anthropogenic influences), Moscow: Nauka, 2004, 618 p.
- Ekart A.K., Larionova A.Y., Kravchenko A.N., Tikhonova I.V., Zatsepina K.G., Tarakanov V.V., Zhamyansuren S., Genetic diversity and differentiation of populations of Scots pine in Southern Siberia and Mongolia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 1, pp. 52–59.
- Furyaev V.V., *Rol' pozharov v protsesse lesoobrazovaniya*, Novosibirsk: Nauka, 1996, 253 p.
- Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F., Baier R., Kavaliuskas D., Finzgar D., Alizoti P., Bozic G., Avramidou E., Konnerth M., Kraigher H., Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions, *Environmental Monitoring & Assessment*, 2016, Vol. 188, No. 493, 12 p, <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5489-7>
- Goncharenko G.G., Drobyshevskaya V.V., Silin A.E., Padutov V.E., Geneticheskie resursy sosen Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (Genetic resources of pines of Russia and neighboring countries), *Doklady RAN*, 1996, Vol. 346, No. 3, pp. 419–423.
- Il'ichev Y.N., Bushkov N.T., Tarakanov V.V., *Estestvennoe lesovosstanovlenie na garyakh Sredneobskikh borov* (Natural reforestation in the burnt-out areas of the Sredneobskii pine forests), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2003, 195 p.
- Il'inov A.A., Politov D.V., Raevskii B.V., Vliyanie sposobov lesovozobnovleniya na geneticheskuyu strukturu populyatsii eli finskoi *Picea x fennica* (Regel) Kom (Influence of reforestation methods on the genetic structure of Finnish spruce populations *Picea x fennica* (Regel) Kom), *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2010, Vol. 109, No. 4, pp. 50–55.
- Iroshnikov A.I., Mamaev S.A., Nekrasov V.I., Geneticheskii fond lesnykh drevesnykh porod v SSSR (differentiat-siya, ispol'zovanie, okhrana, monitoring) (The genetical fund of forest tree species in the USSR (differentiation, use, protection, monitoring)), *Lesnaya genetika, selektsiya i fiziologiya drevesnykh rastenii* (*Forest genetic, breeding and physiology of woody plants*), International Workshop Proceeding, Voronezh, September 25–29, 1989, Moscow: TsNIILGIS RAN, pp. 9–16.
- Ivanova G.A., Ivanov V.A., Kukavskaya E.A., Periodichnost' pozharov v lesakh respubliky Tyva (Fire periodicity in the forests of the Tyva Republic), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2015, Vol. 33, No. 5–6, pp. 204–209.
- Kalashnikov E.N., Monitoring narushennosti lesov Sibiri (Monitoring of forest disturbance in Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 1998, No. 1, pp. 49–57.
- Khedrik F., *Genetika populyatsii* (Genetics of Populations), Moscow: Tekhnosfera, 2003, 592 p.
- Kolesnikov B.P., Sannikova N.S., Sannikov S.N., Vliyanie nizovogo pozhara na strukturu drevostoya i vozobnovlenie drevesnykh porod v sosnyakh chernichnom i brusnichno–chernichnom (Influence of ground fire on the structure of the stand and the regeneration of tree species in blueberry and lingonberry-blueberry pine forests), In: *Gorenje i pozhary v lesu* (Burning and fires in the forest), Krasnoyarsk: Izd-vo Instituta lesa i drevesiny im. V.N. Sukacheva SO AN SSR, 1973, pp. 301–321.
- Kovaleva N.M., Sobachkin R.S., Ekimova E.Y., Dinamika nizhnikh yarusov rastitel'nosti posle eksperimental'nykh pozharov v sosnovykh drevostoyakh (Dynamics of lower vegetation layers after experimental fires in pine forest), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 2, pp. 61–70.
- Kuular K.B., Namzyn S.A., Khertek S.B., Monitoring Balgazynskogo bora po dannym distantsionnogo zondirovaniya (Monitoring of Balgazyn pinery according to remote sensing data), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Geodeziya i aerofotos'emka*, 2015, No. 3, pp. 67–72.
- Ledig F., Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems, *Oikos*, 1992, Vol. 63, pp. 87–108.
- Lesy SSSR: Lesy Urala, Sibiri i Dal'nego Vostoka*, (Forests of the USSR: Forests of the Urals, Siberia and the Far East), Moscow: Nauka, 1969, Vol. 4, 318 p.
- Lise Y., Kaya Z., Isik F., Sabuncu R., Kandemir I., Onde S., The impact of overexploitation on the genetic structure of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) populations determined by RAPD markers, *Silva Fennica*, 2007, Vol. 41, pp. 211–220.
- Macdonald S.E., Thomas B.R., Cherniawsky D.M., Purdy B.G., Managing genetic resources of lodgepole pine in west-central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management, *Forest Ecology & Management*, 2001, Vol. 152, pp. 45–58.
- Mamaev S.A., Semerikov L.F., Makhnev A.K., O populyatsionnom podkhode v lesovodstve (Population approach in silviculture), *Lesovedenie*, 1988, No. 1, pp. 3–9.
- Marquard P.E., Echt C.S., Epperson B.K., Pubanz D.M., Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions, *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, Vol. 37, pp. 2652–2662.
- Milyutin L.I., Genetiko-evolyutsionnye osnovy ustoychivosti lesnykh ekosistem (Genetic and evolutionary bases of forest system stability), *Lesovedenie*, 2003, No. 1, pp. 16–20.

- Nale D.B. Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon, *Forest Science*, 1985, Vol. 31, No. 4, pp. 995–1005.
- Nei M., Genetic distance between populations, *American Naturalist*, 1972, Vol. 106, pp. 283–292.
- Ortego J., Bonal R.L., Munoz A., Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: the case of the Mediterranean Holm Oak (*Quercus ilex* L.), *Heredity*, 2010, Vol. 101, pp. 717–726.
- Padutov V.E., Khotyleva L.V., Baranov O.Y., Ivanovskaya S.I., Geneticheskie efekty transformatsii lesnykh ekosistem (Genetic effects of transformation of forest ecosystems), *Ekologicheskaya genetika*, 2008, Vol. VI, No. 1, pp. 3–11.
- Peakall R., Smouse P.E., GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research, *Molecular Ecology Notes*, 2006, No. 6, pp. 288–295.
- Pobedinskii A.V., *Rubki i vosstanovlenie v taezhnykh lesakh SSSR* (Cutting and restoration in the taiga forests of the USSR), Moscow: Lesnaya prom-nost', 1973, 199 p.
- Poluvekovoi opyt lesovosstanovleniya v lentochnykh borakh Kazakhstana i Altaya*, (Half a century of reforestation experience in the belt forests of Kazakhstan and Altay), Alma-Ata: Kainar, 1966, 131 p.
- Raja R.G., Tauer C.G., Wittwer R.F., Huang Y., Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.), *Forest Genetics*, 1998, No. 5, pp. 171–178.
- Rajora O.P., Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce, *Theoretical and Applied Genetics. Genet*, 1999, Vol. 99, pp. 954–961.
- Ratnam W., Rajora Om P., Finkeldey R., Aravanopoulos F., Bouvet J.-M., Vaillancourt R. E., Kanashiro M., Fady B., Tomita M., Vinson Ch., Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives, *Forest Ecology & Management*, 2014, 14 p.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.008>
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism, *Heredity*, 1995, Vol. 86, pp. 248–249.
- Sannikov S.N., Petrova I.V., Semerikov V.L., Genofenogeograficheskii analiz populyatsii *Pinus sylvestris* L. na transekte ot severnoi do yuzhnoi granitsy areala (Genophenogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations on the transect from the northern to the southern border of the area), *Ekologiya*, 2002, No. 2, pp. 97–102.
- Savina L.N., *Taezhnye lesa Severnoi Azii v golotsene* (Taiga forests of North Asia in the Holocene), Novosibirsk: Nauka, 1986, 190 p.
- Savolainen O., Kärkkäinen K., Effect of forest management on gene pools, *New Forests*, 1992, Vol. 6, pp. 372–383.
- Sinitiskikh P., *Kratkii obzor sostoyaniya rynkov prodazh khvoinykh pilomaterialov* (A brief review of coniferous lumber sales markets), *Lesprominform*, 2015, No. 2, pp. 90–91.
- Sochava V.B., *Geograficheskie aspekty sibirskoi taigi* (Geographic aspects of the Siberian taiga), Novosibirsk: Nauka, 1980, 256 p.
- Solodukhin E.D., K tipologii dal'nevostochnykh vyrubok (On the typology of the Far Eastern fellings), *Lesnoi zhurnal, Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii*, 1961, No. 4, pp. 22–23.
- Stepanov N.V., *Sosudistye rasteniya Prieniseiskikh Sayan: floristicheskii i bioresursnyi analiz. Avtoref. diss. d-ra biol. nauk* (Vascular Plants of the Yenisei Sayan Mountains: Floristic and Bioresource Analysis. Extended abstract. of Doctor's Biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Sibirskii federal'nyi universitet, 2014, 40 p.
- Tarakanov V.V., Dostizheniya i oshibki v oblasti sokhraneniya i ratsional'nogo ispol'zovaniya lesnykh geneticheskikh resursov Sibiri (Achievements and mistakes in the field of conservation and rational use of forest genetic resources of Siberia), *Lesnoe khozyaistvo*, 2009, No. 5, pp. 10–12.
- Tarakanov V.V., Samsonova A.E., Il'ichev Y.N., Vliyanie estestvennykh i antropogennykh faktorov na geneticheskuyu izmenchivost' sosny v Priob'e: sostav terpentinnyykh masel khvoi (The influence of natural and anthropogenic factors on genetic variability of pine in the Ob river basin: turpentine composition of oils in needles), *Lesovedenie*, 2004, No. 5, pp. 50–57.
- Tikhonova I.V., Semerikov V.L., Semerikova S.A., Dymshakova O.V., Polezhaeva M.A., Ekart A.K., O vyborkakh v issledovaniyakh vnutrividovogo geneticheskogo raznoobraziya khvoinykh (About samples in the research of intraspecific genetic diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 4, pp. 99–109.
- Tikhonova I.V., Semerikov V.L., Shishikin A.S., Tarakanov V.V., O neobkhodimosti osobogo rezhima khozyaistvovaniya i okhrany v refugiumnykh (reliktovykh) populyatsiyakh vidov khvoinykh v Sibiri (On the need for a special regime of management and protection in refugium (relict) populations of coniferous species in Siberia), *Lesnoe khozyaistvo*, 2011, No. 3, pp. 41–42.
- Vidyakin A.I., Fenetika, populyatsionnaya struktura i sokhranenie geneticheskogo fonda sosny obyknovЕННОI (*Pinus sylvestris* L.) (Phenetics, population structure and conservation of the gene pool of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, No. 2-3, pp. 159–167.
- Wright S., *Evolution and the genetics of populations*, Vol. 4, Variability within and among natural populations, Chicago: University of Chicago, 1978. 590 p.
- Zhivotovskii L.A., *Integratsiya poligennykh sistem v populyatsiyakh* (Integration of polygene systems in populations), Moscow: Nauka, 1984, 183 p.

УДК 574.23:574.24

ВЛИЯНИЕ АВТОТРАНСПОРТНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА БИОХИМИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СОСТОЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО¹

© 2021 г. Н. Ю. Кулакова^{а, *}, А. В. Колесников^а, И. Н. Курганова^б, Е. В. Шуйская^с,
А. В. Миронова^д, Д. М. Скоробогатова^д

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

^бИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, к. 2, Пушкино, 142290 Россия

^сИнститут физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, ул. Ботаническая, 35, Москва, 127276 Россия

^дРоссийский Университет Дружбы народов, Экологический факультет,
Подольское шоссе, 8/5, Москва, 115093 Россия

*E-mail: nkulakova@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2020 г.

После доработки 19.08.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Воздействие автотранспорта отражается на биохимических и морфологических показателях состояния деревьев городских насаждений. На примере 28 деревьев дуба черешчатого, произрастающих в местах с разным уровнем автотранспортного загрязнения (10–30 м от МКАД и лесопарк Узкое, г. Москва) был проведен комплексный анализ их морфологических показателей и определено содержание пролина, макроэлементов и тяжелых металлов в листьях и ветвях деревьев разных возрастных групп (старовозрастные, >100 лет и молодые, 15–20 лет). В почвенных образцах, отобранных послойно до глубины 1 м в радиусе не более 2 м от дерева, определяли общее содержание Mg, P, K, Ca, Fe, Cu, Zn, Pb, содержание подвижных форм Zn, Cu, Pb, Fe (ацетат-аммонийная вытяжка) и концентрацию ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , Na^+ , SO_4^{2-} в водной вытяжке. В соответствии с лесохозяйственной шкалой категорий санитарного состояния деревьев и классификацией роста и развития крон дуба черешчатого, исследуемые деревья были отнесены к трем группам жизненного состояния: наихудшего (группа 1), среднего (группа 2) и наилучшего (группа 3). Отмечены близкие значения концентрации тяжелых металлов в ветвях 100-летних и 10–15-летних деревьев, входящих в группу наихудшего жизненного состояния. Концентрации Zn, Fe, Ca, и S в ветвях деревьев имели тесные отрицательные корреляции с состоянием жизненности деревьев (номером группы), для листьев эти зависимости были менее тесные или отсутствовали. Концентрации K и P в ветвях деревьев положительно коррелировали с показателями их жизненного состояния, в то время как в листьях этот вид связи не выявлен. Между концентрацией Zn, Fe, Ca, и S и концентрацией P и K в ветвях деревьев обнаружена тесная отрицательная корреляция, а в листьях – положительная. Увеличение концентрации K и P в листьях в ответ на увеличение концентрации в них поллютантов является одним из механизмов защиты ассимиляционного аппарата от воздействия автотранспорта.

Ключевые слова: *Quercus robur L., жизненное состояние деревьев, тяжелые металлы, калий, фосфор, воздействие автотранспорта.*

DOI: 10.31857/S0024114821040070

Автотранспортное загрязнение – важнейший фактор, оказывающий неблагоприятное воздействие на жизнь и развитие деревьев в городах. Автотранспорт является основным источником выбросов в атмосферу Москвы, его вклад достигает 92–95% (Доклад ..., 2014). Автотранспорт

является источником тяжелых металлов (ТМ) в атмосфере за счет выхлопных газов, истирания шин и тормозных колодок, абразии дорожного покрытия, выдувания дорожной пыли и частиц почвы, накапливающихся вдоль бордюров (Власов, 2015). Применение антигололедных средств на дорогах приводит к засолению придорожных почв (Касимов и др., 2016; Кулакова, Шабанова, 2019).

¹ Химический анализ растительных образцов выполнен в ЦКП ИФХиБПП РАН (ФИЦ ПНЦБИ РАН, г. Пушкино) в рамках госзадания ФИЦ ПНЦБИ РАН № 0191–2019–0045.

Усиление автотранспортного загрязнения в городах привело к резкому ухудшению состояния древесных насаждений вдоль крупных автомагистралей (Шевякова и др., 2000; Калашникова, 2003; Шергина, 2007; Joshi, Swami, 2007; Lee et al., 2012; Колмогорова и др., 2012; Бухарина, 2014; Kulakova et al., 2017). Обследование насаждений дуба черешчатого вдоль автомагистралей в Москве показало, что у деревьев одного насаждения, находящихся в нескольких метрах друг от друга, морфологические показатели, отражающие состояние стресса, бывают выражены в разной степени: у некоторых деревьев признаки угнетения практически отсутствуют, у других проявляется тяжелая форма поражения поллютантами (Мучник и др., 2013). Причиной этому могут быть как индивидуальные особенности растений, так и неравномерное загрязнение придорожных почв, формирующихся на исходно перемешанном и насыпном материале и отличающихся особенно большой пестротой.

Воздействие автотранспортного загрязнения морфологически проявляется в некрозах тканей, преждевременном старении и увядании листьев, утолщении и укорачивании корней (Шевякова, 2000). Общее ослабление деревьев способствует их поражению патогенными микроорганизмами, образованию “ведьминых метл”, усыханию ветвей, формированию зонтиковидных и узких крон. Прогнозируемый срок жизни узкокронных деревьев дуба – не более 10–15 лет, а при воздействии неблагоприятных факторов – гораздо меньше (Каплина, Селочник, 2009, 2015).

Ведущий механизм воздействия ТМ на растения – инактивация белков и других макромолекул, выполняющих каталитические и регуляторные функции. ТМ оказывают токсическое действие на рост, развитие, митоз, дыхание, поглощение воды, перенос электронов через мембраны (Титов и др., 2011, 2014), тормозят синтез ДНК, ингибируют процессы фотосинтеза и оттока ассимилятов (Чиркова, 2002). Степень ингибирования тяжелыми металлами физиологических процессов определяется концентрацией металла в окружающей среде и чувствительностью вида. Было показано, что одним из ответов на автотранспортное воздействие и засоление придорожных почв у дуба черешчатого являются неспецифические адаптационные реакции – увеличение содержания пролина в листьях и дисахаров в ветвях деревьев (Кулакова и др., 2018).

Накопление пролина может влиять на стрессоустойчивость различными способами. Известна роль пролина в клеточном гомеостазе, в том числе в поддержании окислительно-восстанови-

тельного баланса и энергетического статуса. Проллин может выступать в качестве сигнальной молекулы, быть модулятором пролиферации и гибели клеток (Szabados, Savouré, 2010). Поэтому концентрацию пролина в листьях растений рассматривают как индикатор стрессового состояния (Aslamsup et al., 2011).

Цель представляемого исследования состояла в изучении взаимосвязи между почвенными характеристиками (концентрацией поллютантов, К и Р, значениями рН), биохимическими показателями состояния дерева (концентрацией поллютантов, К и Р в ветвях и листьях, концентрацией пролина в листьях) и морфологическим проявлением стресса. Мы попытались выяснить, как эта взаимосвязь проявляется у деревьев разных возрастных групп. Известно, что деревья разного онтогенетического состояния отличаются стратегией потребления и аккумуляции запасных веществ и, как правило, составляя разные ярусы лесного полога, находятся в разных условиях освещения, что влияет на их способность к восстановлению ассимилирующего аппарата и, соответственно, адаптационные возможности (Павлов, 2006; Sala et al., 2012; Каплина, Кулакова, 2015). Кроме того, была предпринята попытка выявить параметры загрязнения, являющиеся пограничными для существования дуба черешчатого в городских условиях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследовали деревья дуба черешчатого, произрастающие в пределах от 10 до 30 м от Московской кольцевой автодороги (МКАД) (55.59° с.ш., 37.53° в.д.) и в лесопарке Узкое (55.62° с.ш., 37.52° в.д.) на расстоянии более 100 м от крупной автомагистрали (юго-западная часть г. Москвы). Были выбраны деревья разных возрастных групп – старовозрастные (более 100 лет) и молодые (15–20 лет): у МКАД – 10 молодых и 10 старовозрастных деревьев, на территории лесопарка – 8 молодых. Старовозрастные деревья, составляя верхний ярус, имели хорошо освещенные кроны. Насаждения с молодыми деревьями были загущены, кроны деревьев находились в худших, чем у старовозрастных деревьев, условиях освещения.

На каждое из 28 исследованных деревьев составлялась ведомость обследования, содержащая следующую информацию:

(1) Описание жизненного состояния, основанное на признаках, включенных в лесохозяйственную шкалу категорий санитарного состояния (наличие усохших ветвей и побегов, дефолиации листьев) и на классификации роста и развития крон дуба черешчатого (Каплина, Селочник, 2015).

Использовались также дополнительные признаки состояния: площадь некротических тканей листьев, образование ведьминых метл.

(2) Биохимические и химические показатели дерева (содержание пролина, Na, Mg, P, K, Ca, Fe, Zn в листьях и Na, Mg, P, K, Ca, Fe, Cu, Zn, Pb в ветвях);

(3) данные по анализу почвы в радиусе не более 2 м от дерева (общее содержание Mg, P, K, Ca, Fe, Cu, Zn, Pb; содержание подвижных форм Zn, Cu, Pb, Fe; содержание Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , Na^+ , SO_4^{2-} в водной вытяжке из почвы);

(4) фотографии, иллюстрирующие динамику сезонных изменений состояния листьев и кроны;

(5) расстояние от дерева до автомагистрали и особенности рельефа.

Отбор проб почвы производили в мае, после снеготаяния, с глубин 0–10, 10–20, 20–40, 40–60, 60–80 и 80–100 см из 15 скважин. Отбор листьев и ветвей для анализа осуществляли в июне. С каждого дерева отбиралось по 5 тонких (до 1.5 см в диаметре) ветвей с высоты 5–7 м по всей окружности кроны. Отбор листьев для визуальной оценки площади некротических тканей производили в августе. Для этой цели использовали также августовские фотографии крон деревьев. Свежие образцы листьев тщательно вытирали ватой, смоченной в дистиллированной воде, ветви обрабатывали влажными ватой и щетками. Почвенные образцы, листья и ветви для химического анализа высушивали при температуре 105°C, листья для определения пролина доводили до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре.

Анализ содержания Na, Mg, P, K, Ca, Fe, Cu, Zn, Pb в почвенных образцах, Mg, P, K, Ca, Fe, Zn, S в растительных образцах проводили рентгенфлуоресцентным методом на спектрокане МАКС-GV (“НПО “СПЕКТРОН”, Россия), свинец и медь в растительных образцах определяли атомно-абсорбционным спектрометрическим методом на спектрометре МГА-915МД (ООО “Атомприбор”, Россия). Подвижные формы Fe, Cu, Zn, Pb в почве определяли в ацетатно-аммонийной вытяжке (соотношение почва : раствор = 1 : 5) на атомно-эмиссионном спектрометре с индуктивно связанной плазмой Optima-5300DV (Perkin Elmer, США).

В водной вытяжке из почвы определяли концентрации ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} – трилонометрическим способом; Na^+ – пламенно-фотометрическим методом; хлориды – титриметрическим методом (Воробьева, 1998), сульфаты – методом Комаровского (Гедройц, 1955). Определение pH проводили в водной суспензии почвы (соотноше-

ние почва : вода = 1 : 5) потенциометрически на рН-метре-иономере “Эксперт-001” (Россия) с электродами ЭСК-10601/7. Содержание пролина в листьях определяли нингидриновым методом (Bates et al., 1973).

Из отобранного материала каждого дерева формировали три образца: два образца листьев – для химического и биохимического анализа и один образец ветвей для химического анализа.

Статистическая обработка данных включала вычисление коэффициентов корреляции Пирсона (r) и кластерный анализ данных, выполненный в программе Statistica 7. В тексте и таблицах приведены средние значения совокупностей и их доверительные интервалы. Все статистические процедуры выполнялись при уровне значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика морфологических параметров состояния древесных насаждений. Согласно классификации, предложенной Н.Ф. Каплиной и Н.Н. Селочник (2015), мы выделяли деревья с тремя типами кроны: (1) раскидистой и наиболее хорошо развитой; (2) зонтиковидной, без нижних раскидистых ветвей, усохших под воздействием неблагоприятных факторов; (3) узкой (протяженной), образованной в основном водяными побегами. По состоянию жизненности деревья обследованных участков были разделены на три группы – наихудшего, среднего и наилучшего жизненного состояния. Деревьям первой группы присваивался номер 1, средним – номер 2, наилучшим – номер 3. В первую группу попали деревья с узкой или зонтиковидной кроной, наличием “ведьминых метл” сухих ветвей и побегов, составляющих от 1/3 до 1/2 части кроны, и с листьями, площадь некротических тканей у которых в августе, до появления осеннего окрашивания, составляла более 30–40%. В эту группу вошли три молодых узкокронных и два старовозрастных дерева с зонтиковидной кроной на участке у МКАД. В средней группе оказались деревья с небольшим количеством сухих ветвей (менее 1/3 кроны) и площадью некротических тканей листьев от 10 до 30%. Это были молодые деревья: одно узкокронное из парка, пять деревьев с узкой кроной и три – с зонтиковидной на участке вблизи МКАД. В группу 3 с наилучшим состоянием (отсутствие сухих ветвей, площадь некротических тканей листьев до 10%, лучше развитые кроны) попали семь деревьев из парка с зонтиковидной формой кроны, шесть старовозрастных деревьев с раскидистой кроной и одно молодое дерево с зонтиковидной кроной на участке у МКАД.

Таблица 1. Концентрация элементов в ветвях деревьев дуба черешчатого

Участок, возраст	Zn, мг кг ⁻¹	Cu, мг кг ⁻¹	Fe, мг кг ⁻¹	Pb, мг кг ⁻¹	S, %	Ca, %	Mg, %	K, %	P, %
МКАД >100 лет	58.6 ± 16.1	13.9 ± 3.9	276 ± 109	0.87 ± 0.33	0.14 ± 0.067	1.83 ± 0.35	0.038 ± 0.024	0.41 ± 0.13	0.124 ± 0.016
МКАД 10–15 лет	58.8 ± 8.9	15.6 ± 2.9	277 ± 42	0.60 ± 0.13	0.18 ± 0.02	2.08 ± 0.14	0.038 ± 0.019	0.33 ± 0.05	0.119 ± 0.009
Парк 10–15 лет	42.8 ± 9.6	16.9 ± 7.4	93 ± 8	1.83 ± 1.42	0.069 ± 0.003	1.55 ± 0.19	0.064 ± 0.027	0.56 ± 0.05	0.138 ± 0.005

Таблица 2. Концентрация элементов в листьях деревьев дуба черешчатого

Участок, возраст	Zn, мг кг ⁻¹	Fe, мг кг ⁻¹	S, %	Ca, %	Mg, %	K, %	P, %
МКАД >100 лет	32.7 ± 2.2	269 ± 62	0.18 ± 0.02	0.86 ± 0.09	0.12 ± 0.03	1.26 ± 0.07	0.27 ± 0.01
МКАД 10–15 лет	33.6 ± 3.4	230 ± 84	0.18 ± 0.02	0.95 ± 0.16	0.18 ± 0.04	1.24 ± 0.15	0.26 ± 0.02
Парк 10–15 лет	22.9 ± 1.0	100 ± 19	0.17 ± 0.02	0.69 ± 0.09	0.12 ± 0.05	1.13 ± 0.14	0.23 ± 0.02

Содержание пролина в листьях деревьев. Среднее содержание пролина в листьях всех исследованных деревьев составило 0.42 ± 0.11 мг г⁻¹ сухого вещества. Это в 1.6 раза выше, чем в экологически чистых условиях Воронежской области (Теллермановское опытное лесничество Института лесоведения РАН – 0.26 мг г⁻¹) и на порядок меньше, чем в листьях старовозрастных деревьев дуба, произрастающих в условиях сильного влияния автотранспорта (автомагистраль Свободный проезд в Москве – $4\text{--}6$ мг г⁻¹). Корреляция между морфологическим состоянием деревьев, содержанием пролина в листьях и содержанием тяжелых металлов в листьях и ветвях отсутствовала. Мы объясняем этот факт зависимостью содержания пролина от возраста листьев.

Концентрация макро- и микроэлементов в тканях растений незагрязненной среды отражает способность вида к их транслокации и связана с функциями элементов в организме растений (Титов и др., 2014). Мы сравнили полученные нами значения концентрации элементов в ветвях и листьях с имеющимися литературными данными для незагрязненных территорий. Концентрация К в ветвях дуба черешчатого в географических культурах из Молдавии, Украины и России составляет $0.45 \pm 0.02\%$ (Тростянецкий лесхоз Сумской области) (Патлай, Гайда, 1993). В исследуемом лесопарке в ветвях молодых деревьев дуба концентрация К выше – $0.56 \pm 0.05\%$ (табл. 1). На участке у МКАД в ветвях старовозрастных дере-

вьев содержание К примерно такое же, как на незагрязненных территориях – $0.41 \pm 0.13\%$, а у более молодых 15–20 летних деревьев оно существенно меньше – $0.33 \pm 0.07\%$.

В листьях деревьев на незагрязненных территориях (Патлай, Гайда, 1993) концентрация К составляла $1.09 \pm 0.03\%$. В листьях молодых деревьев дуба в лесопарке Узкое концентрация К составляла $1.13 \pm 0.05\%$ и значимо не отличалась от этих величин, а на участке у МКАД в листьях старовозрастных и молодых деревьев была выше и достигала 1.24–1.26% (табл. 2). Таким образом, на наиболее загрязненных участках концентрация К в листьях дуба черешчатого была выше фоновых значений, а в ветвях – ниже или такая же. Очевидно, повышенная концентрация К в листьях связана с необходимостью поддерживать работу устьиц (Outlaw, 1983) в более запыленных и загазованных условиях, так как недостаток калия, вызывающий закрытие устьиц, тормозит фотосинтез из-за уменьшения диффузии CO₂. По данным Н.В. Журковой (2003) у деревьев, растущих вдоль крупных магистралей, увеличивается число устьиц относительно растений в парках. Высказывается предположение, что увеличение концентрации К в листьях в загрязненных условиях связано с усилением транспирации, нарушением скорости водообмена, сокращением оттока питательных элементов из листьев (Бухарина и др., 2007; Бухарина, 2014). Вместе с тем известно, что увеличение концентрации калия уменьшает вяз-

Таблица 3. Соотношение концентраций К и Р в ветвях и листьях исследуемых деревьев в различных группах по возрасту и жизненному состоянию

Показатель	Категория	К	Р
Жизненное состояние	Наихудшее (Группа 1)	0.25 ± 0.06	0.38 ± 0.07
	Среднее (Группа 2)	0.29 ± 0.05	0.47 ± 0.04
	Наилучшее (Группа 3)	0.44 ± 0.06	0.55 ± 0.04
Возраст	Молодые (15–20 лет), МКАД	0.30 ± 0.06	0.23 ± 0.04
	Старовозрастные (>100 лет), МКАД	0.41 ± 0.07	0.22 ± 0.02

кость цитоплазмы, что способствует синтезу и внутриклеточному переносу веществ. Калий активно участвует во флоэмном транспорте: 70% его находится в растениях в ионной форме, благодаря чему он легко переносится в органы, испытывающие дефицит К (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Поэтому увеличение концентрации калия в листьях может служить подтверждением действия механизмов защиты фотосинтезирующего аппарата при общем его дефиците в растительном организме.

Концентрация фосфора в ветвях и листьях деревьев дуба на незагрязненных территориях составляла 0.16 ± 0.03 и $0.27 \pm 0.02\%$ соответственно (Патлай, Гайда, 1993). В ветвях молодых деревьев дуба в парковой зоне концентрация Р была чуть ниже — $0.14 \pm 0.01\%$, а на участке у МКАД в ветвях старовозрастных и молодых деревьев еще ниже — $0.12 \pm 0.02\%$ (табл. 1).

В листьях деревьев дуба в парке и на участке у МКАД значения концентрации Р были близкими к таковым на незагрязненных участках — 0.23 ± 0.02 и $0.25–0.26\%$ соответственно. У деревьев дуба, произрастающих в черте города, имелась тенденция к уменьшению концентрации Р в ветвях относительно деревьев на фоновых участках. Концентрация Р в листьях деревьев, растущих и в экологически чистых условиях, и у автомагистралей, сохранялась на одинаковом уровне, что связано, очевидно, с важной ролью Р в поддержании фотосинтеза.

В литературе отмечают сезонную динамику перераспределения биофильных элементов между побегами и листьями (Бухарина и др., 2007). Весной соотношение концентраций в ветвях и листьях <1 , а осенью, когда идет отток питательных веществ из листьев — оно становится >1 . Мы полагаем, что в условиях автотранспортного загрязнения в весенне-летний период возникает дефицит К и Р в листьях растений, который покрывается за счет уменьшения концентрации элементов в побегах. Это предположение подтверждает положительная статистически значимая корреляция между отношением concentra-

ции К в ветвях и листьях деревьев и номером группы, характеризующим жизненное состояние деревьев, а также отношением концентрации Р в ветвях и листьях и номером группы (коэффициенты корреляции $r = 0.63–0.70$; $n = 28$; $p \leq 0.05$). В растениях наихудшего состояния (группа 1) соотношение в ветвях и листьях К и Р было в 1.8 и 1.4 раза меньше, чем в группе наилучших растений (табл. 3), что свидетельствует о более напряженном балансе элементов в первой группе деревьев.

Формирующийся дефицит К в загрязненных условиях особенно сильно проявляется у молодых растений. Соотношение концентрации калия в ветвях и листьях молодых деревьев составляло 4.1 ± 0.7 , а старовозрастных — 3.0 ± 0.6 . Тенденций в различном распределении фосфора между побегами и листьями у деревьев разных возрастных групп не обнаружено.

Содержание цинка в ветвях и листьях дуба в незагрязненных лесах Мещеры составляет соответственно 21.0 ± 3.2 и 20.1 ± 1.8 мг кг^{-1} (Железнова, 2015). В исследованных нами деревьях концентрация Zn в ветвях (табл. 1) была в 2–3 раза выше, в листьях деревьев парка Узкое — приблизительно такая же, а в листьях деревьев у МКАД — в 1.7 раза выше (табл. 2). В Мещере, в условиях дефицита Zn, его концентрация в ветвях и листьях была одинакова, в городских условиях соотношение концентраций изменяется — в ветвях накапливается в 1.8–1.9 раз больше Zn, чем в листьях, что связано, по-нашему мнению, с механизмами защиты ассимиляционного аппарата в условиях избытка элемента.

Концентрация Си в ветвях деревьев Мещеры составляла 5.05 ± 0.36 мг кг^{-1} (Железнова, 2015). В ветвях деревьев в Москве концентрация Си была в 2.8–3.4 раза выше (табл. 1). Концентрация Рb в ветвях дуба в экологически чистых условиях в Великобритании составляла 0.8 мг кг^{-1} , а в Лондоне — 20 мг кг^{-1} (Warren, Delavault, 1962). Концентрация Рb в ветвях у деревьев в парке очень сильно варьировала (1.83 ± 1.42 мг кг^{-1}) и достигала более высоких значений, чем в ветвях деревьев у МКАД

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между содержанием различных элементов в листьях и в ветвях

	Zn	Fe	Cu	Pb	Ca	K	S	Mg	P
Zn	1	0.78*	—	—	0.63*	0.60*	0.45*	0.47*	0.71*
Fe	0.80*	1	—	—	0.62*	0.67*	0.61*	0.53*	0.68*
Cu	0.21	0.20	1	—	—	—	—	—	—
Pb	0.22	−0.05	−0.02	1	—	—	—	—	—
Ca	0.63*	0.79*	0.18	−0.04	1	0.55*	0.40*	0.63*	0.67*
K	−0.65*	−0.79*	0.16	−0.06	−0.69*	1	0.60*	0.39*	0.60*
S	0.86*	0.93*	0.24	0.04	0.76*	−0.75*	1	0.49*	0.65*
Mg	−0.13	−0.41*	0.32	0.28	−0.42*	0.48*	−0.35	1	0.52*
P	−0.55*	−0.68*	0.29	−0.11	−0.64*	0.80*	−0.70*	0.65*	1

* Статистически значимые корреляции ($p \leq 0.05$; $n = 28$).

Примечание. “—” означает отсутствие данных. Содержание в листьях выделено жирным курсивом.

Таблица 5. Коэффициенты корреляции между содержанием элементов в ветвях и листьях и жизненным состоянием деревьев

Образец	Zn	Fe	Ca	K	S	Mg	P	Cu	Pb
Ветви	−0.49*	−0.69*	−0.66*	0.70*	−0.67*	0.28	0.73*	−0.27	−0.09
Листья	−0.45*	−0.42*	−0.28	−0.14	−0.36	−0.32	−0.26	—	—

* Статистически значимые корреляции ($p \leq 0.05$; $n = 28$).

Примечание. “—” означает отсутствие данных.

В листьях концентрация K и P наоборот положительно коррелировала с концентрацией Zn, Fe, S и Ca, что является одним из механизмов адаптации растений к автотранспортному загрязнению. Между концентрацией K и P в ветвях исследуемых деревьев и их жизненным состоянием выявлена тесная положительная корреляция, а между концентрацией этих элементов в листьях и состоянием деревьев значимая корреляция отсутствовала (табл. 5).

Таким образом, деревья дуба черешчатого на загрязненных автотранспортом почвах накапливают меньше K и P в ветвях и больше K в листьях, чем на незагрязненных территориях. Чем лучше состояние дерева на участке с автотранспортным загрязнением, тем больше K и P содержится в ветвях.

Чем больше аккумулировалось в ветвях поллютантов, тем хуже было состояние дерева: содержание Zn, Fe, Ca и S в ветвях деревьев отрицательно коррелировало с состоянием деревьев (номером группы) (табл. 5). Корреляция между концентрацией в листьях Zn и Fe и состоянием деревьев была менее тесной, между концентрацией Ca и S и состоянием деревьев — отсутствовала (табл. 5).

Свойства почв в насаждениях дуба черешчатого. Основной фон почвенного покрова изучаемых объектов составляют поверхностно турбирован-

ные подзолистые почвы. Несмотря на различное удаление от автомагистрали, средние значения содержания Na, Mg, P, K, Ca, Fe, Cu, Zn и Pb в верхних, наиболее подверженных загрязнению слоях 0–10 и 10–20 см и ниже (до глубины 1 м), достоверно не отличались на участке у автомагистрали и в парке, что объясняется широким диапазоном варьирования значений внутри каждого участка. Несмотря на близость одного из исследуемых участков к МКАД и регулярное поступление антигололедных препаратов, его почвы оказались практически не засолены. Даже в образцах, отобранных после весеннего снеготаяния, концентрация Na^+ в профиле почв не превышала 0.9 ммоль-экв 100 г^{-1} почвы. Это объясняется большим количеством осадков зимой 2016–2017 гг. и вымыванием легкорастворимых солей из профиля почвы.

Почвы участков различались по величине значений pH: в почве у автомагистрали средние величины pH до глубины 1 м имели значение 6.75 ± 0.21 ($n = 72$), а в парке (на удалении от трассы) они составляли 5.78 ± 0.25 ($n = 18$). Различия обнаружены и для верхних, более щелочных слоев 0–20 см: 7.36 ± 0.22 ($n = 24$) и 6.33 ± 0.21 ($n = 6$) соответственно.

Значимая положительная корреляционная связь между содержанием элементов в различных слоях почвы под деревьями и концентрацией этих

Таблица 6. Коэффициенты корреляции между значениями рН верхних горизонтов и концентрацией элементов в ветвях

Слой почвы, см	Zn	Fe	Ca	K	S	Mg	P
0–10	0.50*	0.67*	0.47*	–0.67*	0.57*	–0.45*	–0.61*
10–20	0.43*	0.48*	0.42*	–0.60*	0.47*	–0.41*	–0.60*
20–40	0.35	0.35	0.32	–0.48*	0.39	–0.50*	–0.65*

* Статистически значимые корреляции ($p \leq 0.05$; $n = 24$).

Примечание. “–” означает отсутствие данных.

элементов в ветвях деревьев наблюдается только для содержания Fe в слоях 0–10 см ($r = 0.73$, $n = 24$) и 20–40 см ($r = 0.41$) и содержанием K на глубинах 20–40 и 20–60 см ($r = 0.48$; 0.47 , соответственно, $n = 24$). В листьях аналогичный тип связи был выявлен только для содержания K на глубине 20–40 см ($r = 0.48$, $n = 24$). Низкие значения коэффициентов корреляции или ее отсутствие для других элементов обусловлены влиянием различных свойств почв на подвижность тяжелых металлов, их доступность растениям и способностью растений к их поглощению (Водяницкий, 2009). Важным параметром, влияющим на подвижность ТМ в почве, является величина рН почвенного раствора. Известно, что в щелочной среде ТМ менее подвижны. При уменьшении рН увеличивается растворимость соединений большинства элементов, в том числе Zn, возрастает его мобильность в системе “твердая фаза–раствор” (Черных, Овчаренко, 2002). Тем не менее была выявлена положительная корреляция между содержанием Zn в ветвях и листьях и значениями рН в верхних слоях почвы (табл. 6). Возможно, подвижность Zn в гумусовых горизонтах связана с образованием комплексов с низкомолекулярными органическими веществами (Черных, Овчаренко, 2002).

Высокие отрицательные значения коэффициентов корреляции между содержанием K, P и Mg в ветвях и значениями рН (табл. 6), вероятно связаны с одинаковым распределением значений рН и содержанием водорастворимых и обменных форм Ca и Na в верхних горизонтах почвы из-за применения антигололедных средств и с конкуренцией ионов K^+ и Mg^{2+} с ионами Na^+ и Ca^{2+} при поглощении их растениями. Выявлена также отрицательная корреляция между значениями рН и концентрацией P, которая может быть обусловлена его закреплением в верхних горизонтах почвы в виде малорастворимых фосфатов кальция. Коэффициент корреляции между содержанием общего P и Ca в почве был достаточно высоким – $r = 0.77$ ($n = 72$).

Концентрация подвижных форм Zn в почве на глубине 60–80 см значимо коррелировала с его

содержанием в ветвях деревьев ($r = 0.38$; $n = 28$). На всех остальных глубинах концентрация подвижных форм Zn, Fe, Pb и Cu в почве, определенная в ацетат-аммонийной вытяжке, не имела значимой корреляции с концентрацией этих элементов в ветвях или листьях деревьев. Выявлена отрицательная корреляция между концентрацией подвижных форм Fe в почве (на всех глубинах) и содержанием этого элемента в ветвях, а содержание Fe на глубине 0–10 и 10–20 см демонстрировало отрицательную связь с концентрацией Fe в листьях ($r = -0.39$ и -0.56 , соответственно). Наличие отрицательной корреляции свидетельствует, в частности о возрастании роли фолиарного поглощения ТМ в условиях города (Касимов и др., 2011). Отсутствию положительной корреляции способствует и тот факт, что в горизонтах с наиболее высокой концентрацией тяжелых металлов уменьшается доля сосущих корней деревьев (Кулагин, 2005).

Концентрация поллютантов, K и P в растениях первой группы в некоторых случаях может служить показателем скорого усыхания деревьев дуба черешчатого. Средняя концентрация Zn, Cu и Ca в ветвях деревьев наихудшего состояния (три молодых и два старовозрастных дерева участка у МКАД) была в 1.4–1.5 раз выше, чем средняя концентрация этих элементов в ветвях деревьев наилучшего состояния, средняя концентрация Fe и S – в 2.5–2.6 раза выше, а K и P – в 2.2 и в 1.3 раза ниже (табл. 7).

У старовозрастных деревьев, несмотря на усыхание части нижних ветвей, кроны были достаточно хорошо развиты, а у молодых деревьев из сухих ветвей состояла вся нижняя половина кроны, а иногда и ее большая часть. Это связано с тем, что молодые деревья, в отличие от старовозрастных, хуже освещены и им не хватает запасов ассимилянтов для восстановления кроны. Прогнозируемое время жизни узкокронных деревьев, даже в благоприятных условиях, по наблюдениям исследователей, составляет не более 15 лет (Каплина, Селочник, 2015). Отмеченные высокие значения содержания поллютантов в ветвях и низкие

Таблица 7. Содержание элементов в ветвях деревьев первой группы (в числителе) и отношение содержания к средним значениям из всей совокупности деревьев (в знаменателе)

Возраст	Номер дерева	Zn, мг кг ⁻¹	Fe, мг кг ⁻¹	Ca, %	K, %	S, %	Mg, %	P, %	Cu, мг кг ⁻¹	Pb, мг кг ⁻¹
>100 лет	1	<u>69</u>	<u>445</u>	<u>2.31</u>	<u>0.250</u>	<u>0.205</u>	<u>0.008</u>	<u>0.098</u>	<u>25.6</u>	<u>1.67</u>
		1.3	2.0	1.3	0.6	1.8	0.2	0.8	1.7	2.3
	4	<u>120</u>	<u>647</u>	<u>3.07</u>	<u>0.046</u>	<u>0.396</u>	<u>0.000</u>	<u>0.079</u>	<u>18.6</u>	<u>1.78</u>
		2.2	2.9	1.7	0.1	3.4	0.0	0.6	1.3	2.4
15–20 лет	15	<u>47</u>	<u>294</u>	<u>1.98</u>	<u>0.344</u>	<u>0.136</u>	<u>0.092</u>	<u>0.126</u>	<u>17.7</u>	<u>0.42</u>
		0.9	1.3	1.1	0.8	1.2	2.1	1.0	1.2	0.6
	17	<u>64</u>	<u>297</u>	<u>1.83</u>	<u>0.349</u>	<u>0.153</u>	<u>0.011</u>	<u>0.087</u>	<u>20.0</u>	<u>0.92</u>
		1.2	1.3	1.0	0.8	1.3	0.3	0.7	1.4	1.3
	17a	<u>84</u>	<u>404</u>	<u>2.318</u>	<u>0.165</u>	<u>0.205</u>	<u>0.007</u>	<u>0.108</u>	<u>24.8</u>	<u>1.06</u>
		1.6	1.8	1.3	0.4	1.8	0.2	0.9	1.7	1.4
Средние значения	Все деревья	65	332	2.04	0.286	0.165	0.037	0.107	20.8	0.88
	Группа 1	76	417	2.3	0.23	0.22	0.02	0.10	21.3	1.17
	Группа 3	49	162	1.7	0.51	0.09	0.06	0.14	14.0	1.23
Группа 1 (Группа 3) ⁻¹		1.5	2.6	1.4	0.4	2.5	0.4	0.7	1.5	0.9

концентрации калия и фосфора могут, по нашему мнению, провоцировать гибель деревьев с неразвитой и плохо освещенной кроной в ближайшее время. Этот вопрос требует дальнейших наблюдений. Прогноз развития старовозрастных деревьев с лучше развитой кроной более оптимистичен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показатели жизненности деревьев дуба черешчатого положительно коррелируют с содержанием в ветвях K и P и обнаруживают обратную корреляционную связь с содержанием в ветвях Zn, Fe, Ca и S. Коэффициенты корреляции между концентрацией поллютантов в ветвях и морфологическими признаками стресса у исследованных растений располагаются в порядке: $r_{Fe} > r_S > r_{Ca} > r_{Zn}$.

Увеличение концентрации поллютантов в ветвях и листьях дуба черешчатого в условиях автотранспортного загрязнения приводит к дисбалансу в поступлении P и K в растения и перераспределению этих элементов в органах растений – уменьшению концентрации в ветвях и увеличению концентрации в листьях.

Положительная корреляция между концентрацией K и P в листьях и содержанием в них Zn, Fe и Ca связана, в частности, с механизмами защиты фотосинтезирующего аппарата в условиях автотранспортного загрязнения.

Общее содержание в исследуемых поверхностно турбированных подзолистых почвах Cu, Pb, и Zn и форм Fe, Cu, Pb, растворимых в ацетат-аммонийной вытяжке, не дает представления об аккумуляции этих элементов деревьям дуба черешчатого.

Переход в группу наихудшего состояния у молодых и старовозрастных растений связан с близкими значениями концентраций поллютантов в ветвях и листьях. В среднем значения критических концентраций цинка, железа и меди в ветвях деревьев дуба составляют около 77, 400 и 2000 мг кг⁻¹ для Zn, Fe и Cu соответственно. Однако у молодых деревьев, в силу худшей освещенности их крон, больше вероятность гибели в ближайшие годы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аминова, К.З., Уразгильдин Р.В., Сулейманов Р.Р. Эколого-геохимические особенности почв дубовых древостоев и аккумуляция тяжелых металлов в листьях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях нефтехимического загрязнения // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. 16(5). С. 58–64
- Бухарина И.Л. Динамика содержания азота, фосфора и калия в побегах растений городских насаждений // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2014. № 4. С. 415.
- Бухарина И.Л., Поварничина Т.М., Ведерников К.Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск: Ижевская гос. сельскохозяйственная академия, 2007. 216 с.
- Власов Д.В. Геохимия тяжелых металлов и металлоидов в ландшафтах Восточного округа Москвы: Дис. ... канд. биол. наук. 25.00.23. М.: МГУ им. Ломоносова, 2015. 18 с.
- Водяницкий, Ю.Н. Тяжелые и сверхтяжелые металлы и металлоиды в загрязненных почвах. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2009. 95 с.
- Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М.: Изд-во МГУ, 1998. 272 с.
- Гедройц К.К. Собрание сочинений в трех томах. М.: Сельхозгиз, 1955. Т. 2. Химический анализ почвы. 628 с.

- Доклад о состоянии окружающей среды в городе Москве в 2013 г. / Под ред. Кульбачевского А.О. М.: ЛАРК ЛТД, 2014. 222 с.
- Железнова О.С.* Комплексная оценка биогеохимической устойчивости экосистем в условиях техногенеза: Дис. ... канд. биол. наук. 03.02.08. Петрозаводск. 2015. 297 с.
- Железнова О.С., Черных Н.А., Тобратов С.А.* Цинк и кадмий в фитомассе древесных растений лесных экосистем: закономерности транслокации, аккумуляции и барьерных механизмов // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2017. Т. 25. № 2. С. 253–270.
- Журкова Н.В.* Сравнительный анализ состояния древесных пород в условиях большого города и пригорода // Актуальные проблемы экологии и природопользования. 2003. № 3. С. 47–50.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х.* Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 440 с.
- Калашникова О.В.* Техногенное загрязнение почв и состояние древесных насаждений в Москве: Автореф. дис. канд. биол. наук. 03.00.27. М.: Факультет почвоведения МГУ им. Ломоносова. 2003. 20 с.
- Каплина Н.Ф., Кулакова Н.Ю.* Содержание неструктурных углеводов в органах дуба черешчатого в условиях южной лесостепи европейской части России // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 4(28). С. 85–99.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н.* Морфология крон и состояние дуба черешчатого в разновозрастных насаждениях лесостепи // Лесоведение. 2009. № 3. С. 32–42.
- Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н.* Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.
- Касимов Н.С., Власов Д.В., Кошелева Н.Е., Никифорова Е.М.* Геохимия ландшафтов Восточной Москвы. М.: Из-во АПР, 2016. 276 с.
- Касимов Н.С., Кошелева Н.Е., Сорокина О.И., Гунин П.Д., Бажа С.Н., Энх-Амгалан С.* Загрязнение почв тяжелыми металлами в промышленных городах Монголии // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17. № 4(49). С. 14–31.
- Колмогорова Е.Ю., Кайдорина В.А., Неверова О.А.* Морфофизическая оценка состояния березы повислой в условиях действия выбросов автотранспорта // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 2012. № 2. С. 20–27.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.Н.* Физиология растений. М.: Высш. шк., 2006. 742 с.
- Кулагин А.А., Шагиева Ю.А.* Древесные растения и биологическая консервация промышленных загрязнителей. М.: Наука, 2005. 190 с.
- Кулакова Н.Ю., Шабанова Н.П.* Засоление почв – одна из проблем городского озеленения // Актуальные проблемы лесного комплекса / Под общ. редак. Памфилова Е.А. Брянск: БГИТУ. 2019. Вып. 54. 303 с.
- Кулакова Н.Ю., Колесников А.В., Шуйская Е.В.* Биохимические параметры состояния деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в экстремальных условиях произрастания // Мониторинг и оценка состояния растительного мира: Материалы V Междунар. науч. конф. (Минск – Беловежская пуца, 8–12 октября 2018 г.). Минск: Колорград, 2018. С. 174–176.
- Мучник Е.Э., Каплина Н.Ф., Кулакова Н.Ю., Селочник Н.Н., Ермолова Л.С.* Опыт комплексной оценки состояния московских дубрав // Доклады по экологическому почвоведению. 2013. Вып. 18. № 1. С. 151–164.
- Павлов И.Н.* Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского НЦ СО РАН, 2006. 370 с.
- Патлай И.Н., Гайда Ю.И.* Географическая изменчивость биохимических показателей дуба черешчатого // Лесоведение. 1993. № 1. С. 42–52.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2014. 194 с.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М.* Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2011. 78 с.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф.* Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. 172 с.
- Черных Н.А., Овчаренко М.М.* Тяжелые металлы и радионуклиды в биогеоценозах. М.: Агроконсалт, 2002. 200 с.
- Чиркова Т.В.* Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2002. 244 с.
- Шевякова Н.И., Кузнецов В.В., Карпачевский Л.О.* Причины и механизмы гибели зеленых насаждений при действии техногенных факторов городской среды и создания стресс-устойчивых фитоценозов // Вестник Московского гос. университета леса – Лесной вестник. 2000. № 6. С. 25–33.
- Шергина О.В., Михайлова Т.А.* Состояние древесных растений и почвенного покрова парковых и лесопарковых зон г. Иркутска / Отв. ред. Семенов Ю.М. Иркутск: Изд-во Института географии СО РАН, 2007. 200 с.
- Aslamsup R., Bostansup N., Mariasup M., Safdar W.* A critical review on halophytes: salt tolerant plants // J. Medicinal Plants Research. 2011. V. 5. № 33. P. 7108–7118.
- Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D.* Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant & soil. 1973. V. 39. № 1. P. 205–207.
- Joshi P.C., Swami A.* Physiological responses of some tree species under roadside automobile pollution stress around city of Haridwar, India // The Environmentalist. 2007. V. 27. № 3. P. 365–374.
- Kulakova N.Y., Kolesnikov A.V., Baranova A.Y., Golubeva M.V.* The study of adaptive capacity of oak (*Quercus robur*) to motor transport pollutions // Russian J. Agricultural & Socio-Economic Sciences. 2017. V. 2(62). P. 239–249.
- Lee M.A., Davies L., Power S.A.* Effects of roads on adjacent plant community composition and ecosystem function: an example from three calcareous ecosystems // Environmental pollution. 2012. V. 163. P. 273–280.
- Outlaw W.H.* Current Concepts on the role of potassium in stomatal movements // Physiology planta. 1983. V. 59. № 2. P. 302–311.
- Sala A., Woodruff D.R., Meinzer F.C.* Carbon dynamics in trees: feast or famine? // Tree physiology. 2012. № 32. P. 764–775.
- Szabados L., Saviouré A.* Proline: a Multifunctional Amino Acid // Trends in Plant Science. 2010. V. 15. P. 89–97.
- Warren H.V., Delavault R.E.* Lead in some food crops and trees // J. Science of Food & Agriculture. 1962. V. 13. № 2. P. 96–98.

Pollution from the Automobile Transport Influencing Biochemical and Morphological Condition Indicators of Oak Trees

N. Yu. Kulakova^{1,*}, A. V. Kolesnikov¹, I. N. Kurganova², Ye. V. Shuyskaya³,
A. V. Mironova⁴, and D. M. Skorobogatova⁴

¹*Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia*

²*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences of the Russian Academy of Sciences,
Institutskaya st. 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russia*

³*Timiryazev's Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya st. 35, Moscow, 127276 Russia*

⁴*Ecological faculty of the RUDN University, Podolskoye hw., 8/5, Moscow, 115093 Russia*

*E-mail: nkulakova@mail.ru

The automobile transport affects the biochemical and morphological indicators of the trees state in urban stands. On the example of 28 oak trees growing in places with different levels of traffic pollution (10–30 m from the Moscow Ring Road and Uzkoye forest park, Moscow), a comprehensive analysis of their morphological parameters was carried out and the content of proline, macroelements and heavy metals in leaves and branches of trees of different age groups (old age >100 years old, young 15–20 years old) was determined. Soil samples have been taken layer by layer up to a depth of 1 m within a radius of no more than 2 m from the tree, and the total content of Mg, P, K, Ca, Fe, Cu, Zn, Pb, as well as the the content of mobile forms of Zn, Cu, Pb, Fe (acetate-ammonium extract) and the concentration of Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , Na^+ , SO_4^{2-} ions in the aqueous extract has been measured. In accordance with the forestry scale of the trees' sanitary state categories and the growth and development classification of the *Q. robur* crowns, the trees under study were assigned to three life state groups: the worst (group 1), average (group 2), and the best (group 3). Close values of the heavy metals concentration were found in the branches of 100-year-old and 10–15-year-old trees belonging to the group of the worst life state. Concentrations of Zn, Fe, Ca, and S in tree branches had close negative correlations with the state of tree vitality (the group number); for leaves, these correlations were less obvious or completely absent. Concentrations of K and P in tree branches positively correlated with indicators of their vital state, while in leaves this type of connection was not revealed. A close negative correlation was found between the concentration of Zn, Fe, Ca, and S and the concentration of P and K in tree branches, and positive in leaves. An increase in the concentration of K and P in leaves in response to an increase in the concentration of pollutants in them is one of the mechanisms of the assimilation apparatus protection from the automobile transport impact.

Keywords: *Quercus robur* L., trees life state, heavy metals, potassium, phosphorus, automobile transport impact.

Acknowledgements: Chemical analysis of the samples has been performed in the Research Equipment Sharing Centre of the Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences of the Russian Academy of Sciences within the framework of a state contract with the Pushchino Scientific Centre Of Biological Studies № 0191–2019–0045.

REFERENCES

- Amineva K.Z., Urazgil'din R.V., Suleimanov R.R., Ekologo–geokhimicheskie osobennosti pochv dubovykh drevostoev i akumulyatsiya tyazhelykh metallov v list'yakh duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) v usloviyakh neftekhimicheskogo zagryazneniya (Oak stands soils ecologo-geochemical peculiarities and oak (*Quercus robur* L.) leaves heavy metals accumulation in petrochemical pollution conditions), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2014, Vol. 16, No. 5, pp. 58–64.
- Aslamsup R., Bostansup N., Mariasup M., Safdar W., A critical review on halophytes: salt tolerant plants, *Journal of Medicinal Plants Research*, 2011, Vol. 5, No. 33, pp. 7108–7118.
- Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D., Rapid determination of free proline for water–stress studies, *Plant & soil*, 1973, Vol. 39, No. 1, pp. 205–207.
- Bukharina I.L., Dinamika sodержaniya azota, fosfora i kaliya v pobegakh rastenii gorodskikh nasazhdenii (Dynamics of nitrogen, phosphorus, and potassium content in shoots of plants in urban plantations), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2014, No. 4, pp. 415–423.
- Bukharina I.L., Povarnitsina T.M., Vedernikov K.E., *Ekologo–biologicheskie osobennosti drevesnykh rastenii v urbanizirovannoi srede* (Ecological and biological characteristics of woody plants in an urbanized environment), Izhevsk: Izhevskaya gos. sel'skokhozyaistvennaya akademiya, 2007, 216 p.
- Chernykh N.A., Ovcharenko M.M., *Tyazhelye metally i radionuklidy v biogeotsenozakh* (Heavy metals and radionuclides in biogeocenoses), Moscow: Agrokonsalt, 2002, 200 p.
- Chirkova T.V., *Fiziologicheskie osnovy ustoychivosti rastenii* (Physiological basis of plant resilience), St. Petersburg: Izdvo SPbGU, 2002, 244 p.
- Doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy v gorode Moskve v 2013 godu*, (The report on the status of environment in Moscow in 2013), Moscow: LARK LTD, 2014, 222 p.
- Gedroits K.K., *Sobranie sochinenii v trekh tomakh* (Collected works in three volumes), Moscow: Sel'khozgiz, 1955,

- Vol. 2. Khimicheskii analiz pochvy (Chemical analysis of soils), 628 p.
- Joshi P.C., Swami A., Physiological responses of some tree species under roadside automobile pollution stress around city of Haridwar, India, *The Environmentalist*, 2007, Vol. 27, No. 3. pp. 365–374.
- Kabata-Pendias A., Pendias H., *Trace elements in soil & plants*, Moscow: Mir, 1989, 440 p.
- Kalashnikova O.V., *Tekhnogennoe zagryaznenie pochv i sostoyanie drevesnykh nasazhdenii v Moskve, Avtoref. dis. kand. biol. nauk.* (Technogenic soil pollution and the state of tree plantations in Moscow. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Moscow: Fakul'tet pochvovedeniya MGU im. Lomonosova, 2003, 20 p.
- Kaplina N.F., Kulakova N.Y., Soderzhanie nestrukturnykh uglevodov v organakh duba chereshchatogo v usloviyakh yuzhnoi lesostepi evropeiskoi chasti Rossii (Content of nonstructural carbohydrates in organs of *Quercus robur* in conditions of southern forest-steppe of European Russia), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2015, Vol. 4(28), pp. 85–99.
- Kaplina N.F., Selochnik N.N., Morfologiya kron i sostoyanie duba chereshchatogo v srednevozzrastnykh nasazhdeniyakh lesostepi (Morphology of crowns and *Quercus robur* state in middle-aged forest-steppe plantations), *Lesovedenie*, 2009, No. 3, pp. 32–42.
- Kaplina N.F., Selochnik N.N., Tekushchee i dolgovremennoe sostoyanie duba chereshchatogo v trekh kontrastnykh tipakh lesa yuzhnoi lesostepi (Current and long-term state of the English oak in three contrasting forest types in southern forest steppe), *Lesovedenie*, 2015, No. 3, pp. 191–201.
- Kasimov N.S., Kosheleva N.E., Sorokina O.I., Gunin P.D., Bazha S.N., Enkh-Amgalan S., An ecological-geochemical assessment of the state of woody vegetation in Ulaanbaatar City (Mongolia), *Arid Ecosystems*, 2011, Vol. 1, No. 4, pp. 201–213.
- Kasimov N.S., Vlasov D.V., Kosheleva N.E., Nikiforova E.M., *Geokhimiya landshaftov Vostochnoi Moskvy* (Geochemistry of landscapes of Eastern Moscow), Moscow: Iz-vo APR, 2016, 276 p.
- Kolmogorova E.Y., Kaidorina V.A., Neverova O.A., Morfologicheskaya otsenka sostoyaniya berezy povisloi v usloviyakh deistviya vybrosov avtotransporta (Morphophysiological assessment indices of the woody plants sustainability and pollution of air in Kemerovo), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2012, No. 2, pp. 20–27.
- Kulagin A.A., Shagieva Y.A., *Drevesnye rasteniya i biologicheskaya konservatsiya promyshlennykh zagryaznitelei* (Wooded plants and the biogenic preservation of industrial contaminants), Moscow: Nauka, 2005, 189 p.
- Kulakova N.Y., Kolesnikov A.V., Baranova A.Y., Golubeva M.V., The study of adaptive capacity of oak (*Quercus robur*) to motor transport pollutions, *Russian Journal of Agricultural & Socio-Economic Sciences*, 2017. Vol. 2(62), pp. 239–249.
- Kulakova N.Y., Kolesnikov A.V., Shuiskaya E.V., Biokhimicheskie parametry sostoyaniya derev'ev duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) v ekstremal'nykh usloviyakh proizvodstviya (Biochemical parameters of the state of *Quercus robur* L. trees under extreme growing conditions), *Vegetation monitoring and assessment*, Proc. of Int. Sci. Conf., Minsk – Belovezhskaya pushcha, 8–12 October, 2018, Minsk: Kolorgrad, 2018, pp. 174–176.
- Kulakova N.Y., Shabanova N.P., Zasolenie pochv – odna iz problem gorodskogo ozeleneniya (Soil salinization – one of the urban greening problem), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2019, Vol. 54, pp. 127–131.
- Kuznetsov V.V., Dmitrieva G.N., *Fiziologiya rastenii* (Plant physiology), Moscow: Vyssh. shk, 2006, 742 p.
- Lee M.A., Davies L., Power S.A., Effects of roads on adjacent plant community composition and ecosystem function: an example from three calcareous ecosystems, *Environmental pollution*, 2012, Vol. 163, pp. 273–280.
- Muchnik E.E., Kaplina N.F., Kulakova N.Y., Selochnik N.N., Ermolova L.S., Opyt kompleksnoi otsenki sostoyaniya moskovskikh dubrav (Experience of a integral assessment of the state of Moscow oak forests), *Doklady po ekologicheskomu pochvovedeniyu*, 2013, Vol. 18, No. 1, pp. 151–164.
- Outlaw W.H., Current Concepts on the role of potassium in stomatal movements, *Physiology planta*, 1983, Vol. 59, No. 2, pp. 302–311.
- Patlai I.N., Gaida Y.I., Geograficheskaya izmenchivost' biokhimicheskikh pokazatelei duba chereshchatogo (Geographic variability of the biochemical parameters of *Quercus robur*), *Lesovedenie*, 1993, No. 1, pp. 42–52.
- Pavlov I.N., *Drevesnye rasteniya v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya* (Woody plants in conditions of technogenic pollution), Ulan-Ude: Izd-vo Buryatskogo NTs SO RAN, 2006, 370 p.
- Sala A., Woodruff D.R., Meinzer F.C., Carbon dynamics in trees: feast or famine?, *Tree physiology*, 2012, No. 32, pp. 764–775.
- Shergina O.V., Mikhailova T.A., *Sostoyanie drevesnykh rastenii i pochvennogo pokrova parkovykh i lesoparkovykh zon g. Irkutsk* (Condition of woody plants and soil cover of park and forest-park zones of Irkutsk), Irkutsk: Izd-vo Instituta geografii SO RAN, 2007, 200 p.
- Shevyakova N.I., Kuznetsov V.V., Karpachevskii L.O., Prichiny i mekhanizmy gibeli zelenykh nasazhdenii pri deistvii tekhnogennykh faktorov gorodskoi sredy i sozdaniya stress-ustoychivykh fitotsenozov (Causes and mechanisms of the death of green planting under the influence of technogenic factors of the urban environment and the creation of stress-resistant phytocenoses), *Vestnik Moskovskogo gos. universiteta lesa, Lesnoi vestnik*, 2000, No. 6, pp. 25–33.
- Szabados L., Saviouré A., Proline: a Multifunctional Amino Acid, *Trends in Plant Science*, 2010, Vol. 15, pp. 89–97.
- Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V., *Tyazhelye metally i rasteniya* (Heavy metals and plants), Petrozavodsk: Karel'skii NTs RAN, 2014, 194 p.
- Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M., *Fiziologicheskie osnovy ustoychivosti rastenii k tyazhelym metallam* (Physiological bases of plant resilience to heavy metals), Petrozavodsk: Karel'skii NTs RAN, 2011, 78 p.
- Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M., Laidinen G.F., *Ustoychivost' rastenii k tyazhelym metallam* (Plant resistance to heavy metals), Petrozavodsk: Karel'skii NTs RAN, 2007, 172 p.
- Vlasov D.V., *Geokhimiya tyazhelykh metallov i metalloidov v landshaftakh Vostochnogo okruga Moskvy. Diss. kand. biol. nauk* (Landscape geochemistry of heavy metals and metal-

- loids in the Eastern Okrug of Moscow. Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MGU im. Lomonosova, 2015, 160 p.
- Vodyanitskii Y.N., *Tyazhelye i sverkhlyazhelye metally i metalloidy v zagryaznennykh pochvakh* (Heavy and superheavy metals and metalloids in contaminated soils), Moscow: Pochvennyi institut im. V.V. Dokuchaeva, 2009, 95 p.
- Vorob'eva L.A., *Khimicheskii analiz pochvy* (Chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo MGU, 1998, 271 p.
- Warren H.V., Delavault R.E., Lead in some food crops and trees, *Journal of the Science of Food & Agriculture*, 1962, Vol. 13, No. 2, pp. 96–98.
- Zheleznova O.S., Chernykh N.A., Tobratov S.A., Tsink i kadmii v fitomasse drevesnykh rastenii lesnykh ekosistem: zakonomernosti translokatsii, akumulatsii i bar'ernykh mekhanizmov (Zinc and cadmium in tree species of forest ecosystems: patterns of translocation, accumulation and barrier mechanisms), *Vestnik RUDN. Seriya "Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti"*, 2017, Vol. 25, No. 2, pp. 253–270.
- Zheleznova O.S., *Kompleksnaya otsenka biogeokhimicheskoi ustoichivosti ekosistem v usloviyakh tekhnogeneza. Diss. kand. biol. nauk.* (Integral assessment of biogeochemical stability of ecosystems in the conditions of technogenesis. Candidate's biol. sci. thesis), Petrozavodsk, 2015, 297 p.
- Zhurkova N.V., *Sravnitel'nyi analiz sostoyaniya drevesnykh porod v usloviyakh bol'shogo goroda i prigoroda* (Comparative analysis of the state of tree species in a large city and suburb), *Aktual'nye problemy ekologii i prirodopol'zovaniya*, 2003, No. 3, pp. 47–50.

УДК 630*181.351(581.4)

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГОРАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. М. З. Моллаева*

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

*E-mail: monika.011@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.06.2020 г.

После доработки 04.09.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

В настоящей работе впервые для Кавказа, Центрального в частности, приведены данные о морфологической изменчивости ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (длина, ширина, продолжительность жизни и масса хвои, длина годовичного прироста и охвоенность побега) в разновысотных ценопопуляциях. По результатам исследования, наиболее длинная хвоя отмечается в Баксанском ущелье, где в условиях высокогорий (с 1900 м) наблюдается тренд уменьшения длины хвои с поднятием в горы; наиболее короткая – в ущелье р. Малка. Масса хвои в исследуемых разновысотных выборках сосны обыкновенной варьирует значительно, связи данного параметра с высотой мест произрастания нет. Длина годовичного побега в изученных ценопопуляциях *Pinus sylvestris* колеблется в пределах от 59 мм на высоте 1200 м и до 30 мм на высоте 2500 м, т.е. с увеличением высоты над уровнем моря уменьшается почти в 2 раза. С увеличением высотного градиента на исследуемой территории наблюдается уменьшение длины хвои сосны ($r = -0.50$ при $p = 0.005$) и побега ($r = -0.54$ при $p = 0.005$), что согласуется с литературными данными. Индекс охвоенности побега в исследованных выборках сосны варьирует в пределах от 0.65 ± 0.04 (Верхний Баксан) до 0.91 ± 0.04 (Хабаз), корреляции густоты охвоения в градиенте высоты не выявлено ($r = 0.21$). Продолжительность жизни хвои в разновысотных популяциях сосны на Центральном Кавказе в среднем составляет 3–4 года, за исключением выборки “Чегет”, где отмечается хвоя возрастом до 6 лет.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., длина и ширина хвои, продолжительность жизни и масса хвои, длина и охвоенность побега, разновысотные популяции, Центральный Кавказ.

DOI: 10.31857/S0024114821040082

Pinus sylvestris L. – основная лесообразующая порода на Центральном Кавказе, массивы сосновых лесов Кабардино-Балкарии расположены в ущельях рр. Баксан, Чегем, Черек, фрагментарно представлены в ущелье р. Малка. Сосна обыкновенная образует чистые древостои, реже с примесью *Betula pendula* Roth., *B. litvinowii* Doluch., *Populus tremula* L., произрастает в пределах высот от 1100–2800 м над ур. моря (Нечаев, 1960; Темботова и др., 2012), отдельные деревья встречаются на высоте 3000 м. над ур. моря (Саблирова и др., 2015). Горные популяции сосны обыкновенной представляют особый интерес, являясь идеальным объектом для изучения воздействия экологических условий местообитания на степень их дифференциации.

Морфологическая изменчивость хвои *Pinus sylvestris*, согласно литературным данным, имеет широкую амплитуду изменчивости в пределах своего ареала. Исследование изменчивости ассимиляционного аппарата сосны сопряжено с таки-

ми наиболее информативными параметрами, как длина и ширина хвои, продолжительность жизни и масса хвои, длина и степень охвоенности побега (Ефремова и др., 2001; Абрамова, Залесов, 2002). Вариабельность морфологических параметров вида тесно связана с эколого-географическими особенностями мест его произрастания (Steven, Carlisle, 1959; Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Шульгин, 1975; Чернодубов, 1994; Наквасина, 2009; Бендер и др., 2013). Согласно данным Н.М. Steven, А. Carlisle (1959), длина хвои *Pinus sylvestris* L. в Шотландии уменьшалась в зависимости от высоты мест произрастания (цит. по Т. В. Филиппова и др., 2006: с. 71). Горные популяции сосны в Германии и Франции имели более короткую хвою, чем на низменностях, аналогичные результаты были получены П. Чернявским с соавт. (1959) для *Pinus hamata* Sosn., произрастающей в Болгарии (цит. по Л.Ф. Правдин, 1964: с. 33).

Продолжительность жизни листового аппарата, также как и его морфология, обусловлена

адаптацией деревьев к эколого-географическим условиям мест произрастания. Продолжительность жизни хвои увеличивается по мере продвижения ареала на север, так возраст хвои сосны Восточно-Европейской равнины составляет 4–5 лет, тогда как хвоя сосны произрастающей на юге Сибири, имеет продолжительность жизни до 8 лет, что, вероятно, связано суровостью климата (Правдин, 1964; Милютин, 2013). У видов рода *Pinus*, произрастающих в горах Северной Америки, с увеличением абсолютной высоты местности и соответствующего снижения температуры воздуха также выявлено увеличение продолжительности жизни хвои (Evers, Schmid, 1981). По данным ряда авторов (Костин и др., 1986; Ефремова и др., 2001; Демина, Наквасина, 2016) длина хвои и ее масса отражают степень благоприятности мест произрастания, густота охвоения побегов – адаптацию хвойных видов деревьев к изменяющимся условиям среды. В горах Новой Зеландии, согласно данным А.Н. Nordmeyer (1980 г.), в культурах сосны, где выборки расположены с перепадом высот до 445 м, обнаружено снижение массы хвои и надземной фитомассы деревьев при продвижении вверх по высотному градиенту. Исследования изменчивости массы хвои, годовичного прироста и степени охвоения побега в разновысотных популяциях сосны не только на Кавказе, но и в других горных системах России нам не известны, что говорит об актуальности наших данных.

Цель настоящей работы – изучение изменчивости морфологических признаков ассимиляционного аппарата (длины и ширины, массы и продолжительности жизни хвои, годовичного прироста и охвоенности побега) в разновысотных популяциях сосны обыкновенной на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарской республики).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследований послужили 14 разновысотных ценопопуляций сосны обыкновенной (возраст древостоев составляет 70–90 лет), произрастающих на северном макросклоне Центрального Кавказа. Исследуемые выборки расположены в ущельях рек: Малка – Хабаз (1200 м над ур. моря), Харбас (1800 м над ур. моря), Джилы-Су (2300 м над ур. моря); вдоль ущелья р. Баксан – Верхний Баксан (1500 м над ур. моря), Юсенги (1800 м над ур. моря), Чегет (2400 м над ур. моря), Терскол (2500 м над ур. моря), так и по боковым отрогам Баксанского ущелья – Сылтран (1900 м), Адыр-Су-1 (2000 м над ур. моря), Адыр-Су-2 (2350 м над ур. моря), Джантуган (2350 м над ур. моря), Кыртык (2400 м над ур. моря); в ущелье р. Черек-Балкарский – Черек (2000 м над ур. моря); р. Чегем – Чегем (2000 м над ур. моря) (рис. 1).

Для изучения морфологической изменчивости ассимиляционного аппарата сосны на исследуемой территории проводили сбор побегов (по 10 вегетативных и генеративных побегов с каждого дерева) с 36–50 деревьев в каждой популяции соответственно. Сбор хвои сосны проводили согласно методическим рекомендациям Л.Ф. Правдина (1964), и С.А. Мамаева (1973). Хвою (5–10 пар с каждого побега) отбирали в средней части кроны дерева. Длину, ширину хвои, длину годовичного прироста измеряли электронным штангенциркулем с точностью до ± 0.01 мм. Площадь поверхности хвои определяли по формуле: $S = 2l\sqrt{a^2 + b^2}$ (Попов и др., 1976), где S – площадь поверхности, l – длина хвои, a и b – ширина и толщина хвои.

Продолжительность жизни хвои на осевых и боковых побегах деревьев, оценивали по максимальному возрасту охвоенного побега. Густоту охвоения или охвоенность измеряли методом подсчета хвоинок на 1 см длины годовичного побега. Для определения абсолютно сухой массы хвои, собранный материал выдерживали в термостате при температуре 38°C в течение 3–5 сут, затем месяц – в режиме свободного высушивания (до стабильных значений массы). Массу сухой хвои (100 пар) определяли взвешиванием образцов в трехкратной повторности на электронных весах с погрешностью ± 1 мг. Учитывая высокую изменчивость данных морфологических параметров сосны в пределах кроны одного дерева (Правдин, 1964), для каждого дерева считали средней величиной показателя. Уровень индивидуальной изменчивости хвои определяли по шкале, предложенной С.А. Мамаевым (1973). Статистический анализ полученных данных проведен посредством программы STATISTICA–10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам исследования изменчивости длины и ширины хвои в 14 ценопопуляциях сосны наиболее длинная хвоя отмечается в Баксанском ущелье (табл. 1), где данный параметр изменяется от 59.99 ± 1.93 (Терскол, Верхний Баксан) до 80.43 ± 1.57 мм (Сылтран). Причем в условиях высокогорий (с 1900 м) наблюдается тренд уменьшения длины хвои с поднятием в горы (рис. 2.); минимальная длина – в ущелье р. Малка, где она меняется от 41.00 ± 1.21 мм (Джилы-Су) до 65.24 ± 1.79 мм (Хабаз). Как видно из табл. 1., максимальные значения ширины хвои отмечены нами в Джантугане (3.41 ± 0.01 мм), минимальные – в ущелье Харбас (1.24 ± 0.02 мм).

Коэффициент индивидуальной изменчивости средней длины хвои в популяциях сосны обыкновенной на исследуемой территории варьирует в пределах от 7.4% в выборке Адыр-Су 2 до 19.4% в выборке Терскол, что соответствует низкому и

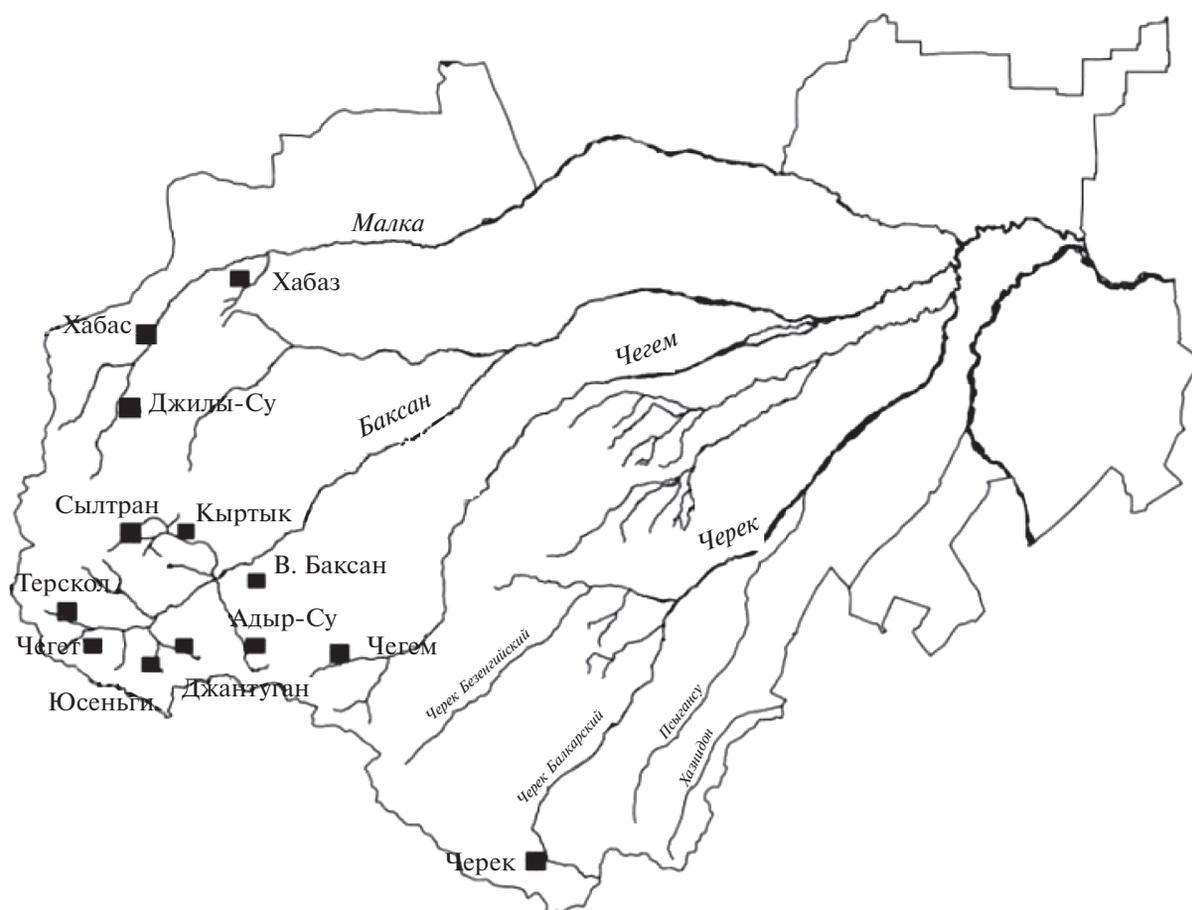


Рис. 1. Расположение выборок сосны обыкновенной на Центральном Кавказе (Кабардино-Балкарская республика).

Таблица 1. Статистические показатели хвои в разновысотных популяциях *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе

Пробная площадь	Высота над ур. моря м	Длина хвои, мм		Ширина хвои, мм		Масса 100 пар хвои, г
		$M \pm m$	C.V., %	$M \pm m$	C.V., %	
Баксанское ущелье						
Терскол	2500	59.99 ± 1.93	19.4	2.79 ± 0.09	20.8	5.1 ± 0.09
Чегет	2400	63.96 ± 1.00	8.2	1.54 ± 0.02	9.0	3.93 ± 0.06
Кыртык	2400	70.02 ± 1.44	9.2	1.94 ± 0.14	11.3	4.29 ± 0.25
Джантуган	2350	63.28 ± 1.31	11.4	3.41 ± 0.01	20.3	5.35 ± 0.42
Адыр-Су-2	2350	73.77 ± 1.03	7.4	3.11 ± 0.06	8.9	4.88 ± 0.05
Адыр-Су-1	2000	75.43 ± 2.11	14.0	2.39 ± 0.12	25.0	5.68 ± 0.28
Юсеньги	1900	73.99 ± 2.07	11.6	1.42 ± 0.01	5.6	3.86 ± 0.08
Сылтран	1900	80.43 ± 1.57	11.4	3.2 ± 0.07	22.7	5.89 ± 0.05
В. Баксан	1500	54.69 ± 1.83	18.4	2.79 ± 0.09	22.7	4.06 ± 0.17
Черекское ущелье						
Черек	2000	49.71 ± 1.42	14.9	1.35 ± 0.02	9.6	3.56 ± 0.17
Чегемское ущелье						
Чегем	2000	55.00 ± 1.55	13.6	1.5 ± 0.03	10.1	4.14 ± 0.05
Малкинское ущелье						
Джи́лы-Су	2300	41.00 ± 1.21	14.5	1.68 ± 0.04	12.1	3.33 ± 0.08
Харбас	1800	45.76 ± 1.20	11.5	1.24 ± 0.02	9.2	2.85 ± 0.35
Хабаз	1200	65.24 ± 1.79	12.9	1.48 ± 0.02	8.1	4.00 ± 0.03

Примечание: M – среднее значение признака; m – ошибка средней; C.V. – коэффициент вариации.

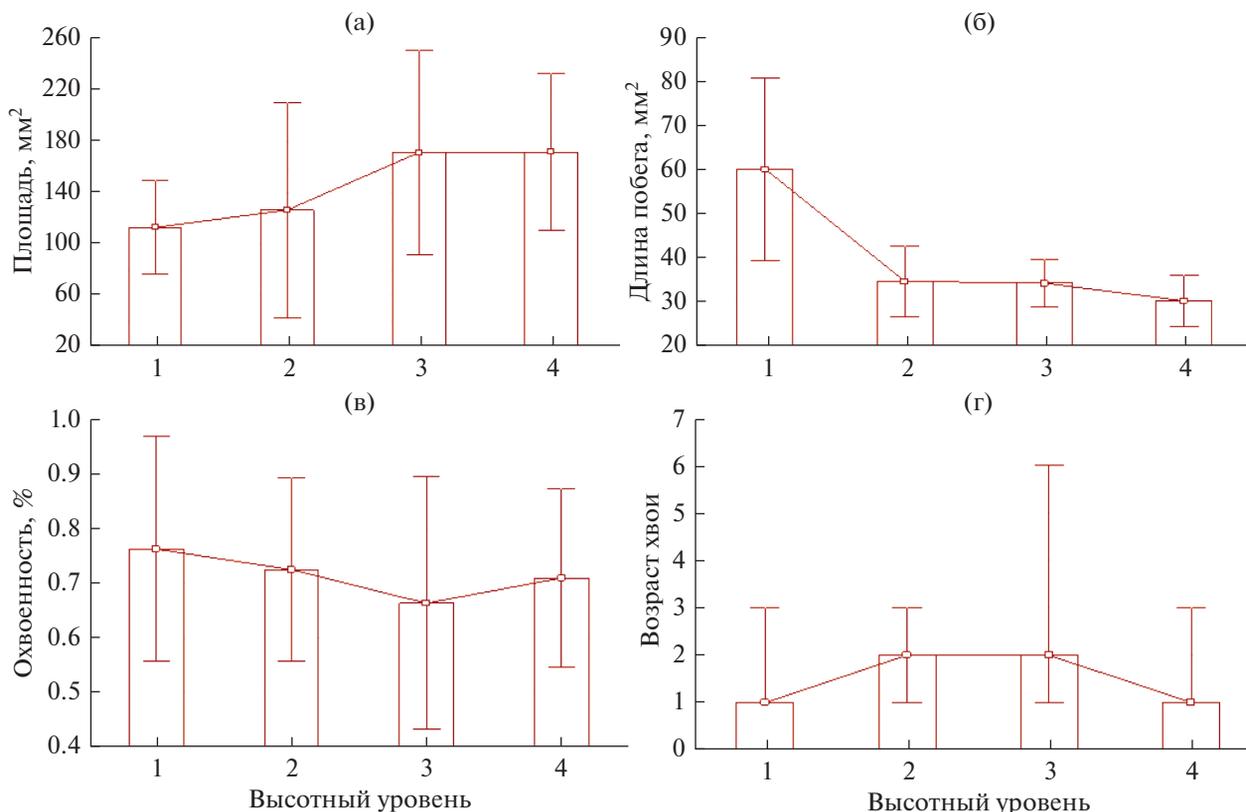


Рис. 2. Изменчивость площади поверхности (а) и возраста хвои (г), длины (б) и охвоенности (в) побегов *Pinus sylvestris* L. в высотном градиенте Центрального Кавказа. Высотный уровень: 1 – 1200–1500 м; 2 – 1800–2000 м; 3 – 2100–2400 м; 4 – 2500 м.

среднему уровням изменчивости. Более вариативным признаком является ширина хвои, которая отличается повышенным уровнем изменчивости до 25.0%.

Дисперсионный анализ средних показателей длины и ширины хвои между разновысотными ценопопуляциями сосны обыкновенной выявил статистически значимые различия (при $p = 0.005$) у большинства сравниваемых выборок сосны по длине, в меньшей степени отмечены отличия по ширине хвои. С целью изучения влияния градиента высоты над уровнем моря как комплекса факторов среды на изменчивость параметров хвои, исследуемые пробные площадки были сгруппированы в следующие высотные уровни: 1) 1200–1500 м (Хабаз, Верхний Баксан); 2) 1800 м–2000 м (Юсеньги, Сылтран, Харбас, Черек, Адыр-Су-1, Чегем,); 3) 2100 м–2400 м (Адыр-Су-2, Джантуган, Джилы-Су, Чегет, Кыртык); 4) 2500 м (Терскол). Несмотря на выявленные различия по ширине хвои между разновысотными выборками, связи данного показателя с высотой местности не выявлено ($r = 0.11$ при $p = 0.005$). Длина хвои в исследуемых разновысотных выборках уменьшается с подъемом в горы ($r = -0.50$ при $p = 0.005$).

Масса 100 пар воздушно-сухой хвои в исследуемых разновысотных выборках сосны обыкновенной варьирует от 2.85 ± 0.35 г. (Харбас, 1800 м) до 5.89 ± 0.05 г (Сылтран, 1900 м). Как видно из табл. 1, наибольшей массой обладает сосна в выборке Сылтран, где также отмечается самая длинная хвоя. Масса хвои в исследуемых выборках ожидаемо коррелирует с длиной хвои ($r = 0.51$ при $p = 0.005$) и шириной ($r = 0.34$ при $p = 0.005$), с высотным градиентом корреляции не обнаружено ($r = 0.09$ при $p = 0.005$).

В целях установления отличий средних показателей массы хвои, между исследуемыми выборками, провели однофакторный дисперсионный анализ (табл. 2). Достоверные различия (при $p = 0.005$) по массе сухой хвои выявлены у большинства сравниваемых разновысотных выборок. Так, самая высокогорная выборка “Терскол” достоверно отличается от всех выборок, за исключением выборок “Джантуган”, “Адыр-Су-1” и “Адыр-Су-2”, “Сылтран”. Выборки “Чегет” и “Кыртык” между собой по массе различаются незначительно, однако, достоверно отличаются от одних и тех же выборок: “Джантуган”, “Адыр-Су-1”, “Сылтран” и “Харбас”. “Джантуган” отличается от выборок – “Юсеньги”, “Верхний Баксан”, “Чегем”,

Таблица 2. Полярный уровень значимости массы хвой между популяциями сосны обыкновенной на Центральном Кавказе

ПП	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}
	M = 4.0033	M = 4.0667	M = 3.8633	M = 2.8533	M = 5.8967	M = 5.6833	M = 3.5600	M = 4.1433	M = 4.8867	M = 5.3500	M = 3.3300	M = 3.9667	M = 4.2933	M = 5.1667
{1}		1.000000	0.999999	0.015217	0.000159	0.000238	0.929987	0.999999	0.133769	0.002583	0.479281	1.000000	0.997942	0.013525
{2}			0.999951	0.008644	0.000167	0.000316	0.842036	1.000000	0.207471	0.004594	0.345517	1.000000	0.999838	0.023557
{3}		0.999951		0.050211	0.000152	0.000169	0.996826	0.998551	0.045003	0.000766	0.793083	1.000000	0.943124	0.003832
{4}	0.015217	0.008644	0.050211		0.000151	0.000151	0.406229	0.004326	0.000152	0.000151	0.888944	0.020992	0.001132	0.000151
{5}	0.000159	0.000167	0.000152	0.000151		0.999917	0.000151	0.000188	0.050211	0.766376	0.000151	0.000156	0.000340	0.358545
{6}	0.000238	0.000316	0.000169	0.000151	0.999917		0.000152	0.000511	0.241281	0.992450	0.000151	0.000206	0.001752	0.824428
{7}	0.929987	0.842036	0.996826	0.406229	0.000151	0.000152		0.687102	0.003106	0.000176	0.999811	0.961865	0.351997	0.000334
{8}	0.999999	1.000000	0.998551	0.004326	0.000188	0.000511	0.687102		0.332768	0.009177	0.216746	0.999990	0.999999	0.045003
{9}	0.133769	0.207471	0.045003	0.000152	0.050211	0.241281	0.003106	0.332768		0.906790	0.000455	0.102036	0.664383	0.998551
{10}	0.002583	0.004594	0.000766	0.000151	0.766376	0.992450	0.000176	0.009177	0.906790		0.000153	0.001858	0.034082	0.999985
{11}	0.479281	0.345517	0.793083	0.888944	0.000151	0.000151	0.999811	0.216746	0.000455	0.000153		0.563653	0.073023	0.000166
{12}	1.000000	1.000000	1.000000	0.020992	0.000156	0.000206	0.961865	0.999990	0.102036	0.001858	0.563653		0.993706	0.009764
{13}	0.997942	0.999838	0.943124	0.001132	0.000340	0.001752	0.351997	0.999999	0.664383	0.034082	0.073023	0.993706		0.143729
{14}	0.013525	0.023557	0.003832	0.000151	0.358545	0.824428	0.000334	0.045003	0.998551	0.999985	0.000166	0.009764	0.143729	

Примечание: 1 – Терскол; 2 – Чегет; 3 – Кыртык, 4 – Джантуган, 5 – Адыр-Су-2, 6 – Адыр-Су-1, 7 – Сылтран, 8 – Юсеньги, 9 – В. Баксан, 10 – Чегем, 11 – Черек, 12 – Хабаз, 13 – Харбас, 14 – Джилыг-Су.

Таблица 3. Длина побега и его охвоенность в разновысотных выборках *Pinus sylvestris* на Центральном Кавказе

Выборка, м над ур. моря	Длина побега, мм	Индекс охвоенности, шт/мм	Выборка, м над ур. моря	Длина побега, мм	Индекс охвоенности, шт/мм
Хабаз, 1200 м	58.9 ± 3.01	0.91 ± 0.04	Сылтран, 1900 м	32.47 ± 1.40	0.84 ± 0.02
Верхний Баксан, 1500 м	57.90 ± 5.10	0.65 ± 0.04	Черек, 2000 м	33.91 ± 1.40	0.67 ± 0.02
Харбас, 1800 м	30.88 ± 1.80	0.76 ± 0.05	Джантуган, 2350 м	31.78 ± 1.10	0.81 ± 0.07
Юсеньги, 1900 м	37.01 ± 1.41	0.83 ± 0.03	Адыр-Су 2, 2350 м	36.64 ± 1.02	0.66 ± 0.02
Адыр-Су1, 2000 м	37.99 ± 1.41	0.61 ± 0.02	Чегет, 2400 м	34.15 ± 1.10	0.51 ± 0.04
Терскол, 2500 м	30.49 ± 1.10	0.74 ± 0.02			

Таблица 4. Количество хвои сосны разного возраста (%) *Pinus sylvestris* L. на Центральном Кавказе

Выборка, м над ур. моря	Продолжительность жизни (возраст) хвои, лет					
	1	2	3	4	5	6
Хабаз, 1200 м	54.38	25.40	20.28	—	—	—
В. Баксан, 1500 м	40.38	40.38	19.25	—	—	—
Юсеньги, 1800 м	44.5	37.5	18.45	—	—	—
Сылтран, 1900 м	32.4	30.98	26.05	10.56	—	—
Харбас, 1800 м	69.1	25	5.9	—	—	—
Черек, 2000 м	43.43	35.36	20.73	0.48	—	—
Адыр-Су-1, 2000 м	31.1	31.1	31.1	6.6	—	—
Адыр-Су-2, 2350 м	31.8	31.8	30.9	5.08	—	—
Джантуган, 2350 м	48.14	44.72	7.41	—	—	—
Чегет, 2400 м	25.6	25.6	24.03	17.05	5.5	2.4
Терскол, 2500 м	41.66	39.07	19.27	—	—	—

“Черек”, “Харбас”, “Хабаз” и “Джилы-Су”. “Адыр-Су-2” достоверно отличается от выборок “Юсеньги”, “Верхний Баксан”, “Черек”, “Харбас” и “Джилы-Су”. “Адыр-Су-1” и “Сылтран” также достоверно отличаются от выборок “Юсеньги”, “Верхний Баксан”, “Чегет”, “Черек”, “Харбас”, “Хабаз” и “Джилы-Су”. Различия по массе хвои между выборками “Верхний Баксан” – “Харбас”, “Чегет” – “Харбас”, “Хабаз” – “Джилы-Су” также достоверны.

Изменчивость длины или годового прироста и густоту охвоения побегов сосны изучали в одиннадцати популяциях в пределах высот от 1200 м до 2500 м над ур. моря.

Анализ годового прироста побегов показал высокую вариабельность данного признака (табл. 3). Длина годового побега в изученных ценопопуляциях сосны с высотным градиентом уменьшается от 59 мм (Хабаз, 1200 м) до 30.49 мм (Терскол, 2500 м). По предварительным результатам, с увеличением высоты мест произрастания сосны наблюдается уменьшение длины побега ($r = -0.54$ при $p = 0.005$), что согласуется с литературными данными (рис. 2).

Индекс охвоенности побега в исследованных выборках сосны изменчив в пределах от 0.51 ± 0.04

(Чегет) до 0.91 ± 0.04 (Хабаз) (табл. 3), корреляции густоты охвоения с высотным градиентом в условиях гор Центрального Кавказа не наблюдается ($r = 0.21$ при $p = 0.005$).

Изменчивость морфометрических параметров ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной с высотным градиентом гор Центрального Кавказа представлена на рис. 2. Как видно, минимальные показатели площади поверхности хвои и высокие значения индекса охвоенности побегов отмечаются на первом и втором высотном уровнях произрастания сосны, однако, хвоя здесь недолговечна. Популяции сосны третьего и четвертого высотного уровней характеризуются высокими значениями площади поверхности хвои и возраста, однако здесь уменьшается длина и охвоенность побегов. Уменьшение густоты охвоения побегов сосны на исследуемой территории, вероятно, компенсируется увеличением площади фотосинтезирующей поверхности хвои как результат адаптации к эколого-географическим условиям района исследования.

В изучаемых выборках сосны обыкновенной наблюдается дефолиация с возрастом побега (табл. 4). Долевое участие хвои того или иного возраста между популяциями различно. В процент-

ном соотношении превалирует однолетняя хвоя. Большая часть хвои в исследуемых разновысотных популяциях сохраняется до трех лет (рис. 2.). Так, продолжительность жизни хвои в выборках “Хабаз” (1200 м), “Баксан” (1500 м), “Юсеньги” (1800 м), “Харбас” (1800 м), “Джантуган” (2350 м), “Терскол” (2500 м) составляет всего 3 года, а в выборках “Сылтран” (1900 м) “Черек” (2000 м) “Адыр-Су-1” (2000 м) “Адыр-Су-2” (2350 м) — 4 года. Лидирует по долговечности хвои “Чегет” (2400 м), где отмечается, хоть и в незначительных количествах, хвоя возраста 5–6 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Центрального Кавказа получены оригинальные данные по изменчивости ассимиляционного аппарата *Pinus sylvestris* L. с высотным градиентом.

Коэффициенты индивидуальной изменчивости длины хвои сосны обыкновенной в условиях гор Центрального Кавказа соответствуют низкому и среднему, а ширины — среднему и повышенному уровням изменчивости. Увеличение индивидуальной изменчивости хвои сосны, вероятно, обусловлено экстремальными высокогорными условиями мест произрастания, как у *Abies sibirica* Ledeb. в горных лесах Сибири (Кокорин, Милютин, 2003).

С увеличением высоты мест произрастания сосны на исследуемой территории наблюдается уменьшение длины хвои ($r = -0.50$ при $p = 0.005$) и побега ($r = -0.54$ при $p = 0.005$), что согласуется с литературными данными (Steven, Carlisle, 1953; Правдин, 1964; Бендер и др., 2013). Тенденции увеличения или уменьшения ширины хвои сосны обыкновенной, произрастающей в ущельях Центрального Кавказа с высотным градиентом не наблюдается. Корреляция ширины хвои с высотой местности практически отсутствует ($r = 0.11$ при $p = 0.005$).

Масса воздушно-сухой хвои в исследуемых разновысотных выборках сосны обыкновенной варьирует значительно, статистически значимые различия выявлены между несколькими выборками. Данный параметр ожидаемо коррелирует с длиной ($r = 0.51$ при $p = 0.005$) и с шириной ($r = 0.34$ при $p = 0.005$). Однако связи массы хвои с высотой мест произрастания сосны обыкновенной на исследуемой территории не выявлено ($r = 0.09$ при $p = 0.005$), что не согласуется с данными, полученными для сосны в горах Новой Зеландии (Nordmeyer, 1980).

Продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной на Центральном Кавказе в среднем составляет 3–4 года, как и на Восточно-Европейской равнине, за исключением выборки Чегет, тогда как хвоя сосны произрастающей в Сибири

сохраняется до 8 лет (Правдин, 1964; Милютин, 2013). Вероятно, такая высокая продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной в выборке “Чегет” обусловлена суровыми микроклиматическими условиями на склонах горы Донгуз-Орунбаши.

Предварительные результаты исследования показывают зависимость морфометрических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной от высотного градиента в условиях Центрального Кавказа. Однако, необходимы дальнейшие исследования с целью выявления факторов внутривидовой фенотипической изменчивости сосны в условиях высокогорий Центрального Кавказа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова, Л.П., Залесов С.В. Характеристика ассимиляционного аппарата предварительных культур сосны обыкновенной в зависимости от полноты березового древостоя // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. науч. тр., Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2002. Вып. 22. С. 149–151.
- Бендер О.Г., Зотикова А.П., Бендер А.Г. Морфоанатомические и ультраструктурные характеристики хвои кедра сибирского на разных высотах произрастания в горах Алтая // Труды междунар. науч.-практич. конф. “Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы”, Томск, 12–15 ноября, Томск: Национальный исследовательский Томский государственный университет. 2013. с. 11–13.
- Демина Н.А., Наквасина Е.Н. Изменчивость показателей ассимиляционного аппарата климатипов ели в географических культурах республики Коми // Вестник Северного Арктического федерального университета. Серия: Естеств. науки. 2016. № 2. С. 42–50.
- Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М., Суховольский В.Г., Аврова А.Ф., Ефремов С.П. Хвоя и побеги сосны обыкновенной на болотах как индикаторы типов условий произрастания // Сибирский ботанический журн. 2001. Т. 3. № 2. С. 106–113
- Кокорин Д.В., Милютин Л.И. Формовое разнообразие пихты сибирской в южных районах Средней Сибири // Лесоведение. 2003. № 4. С. 32–35.
- Костин Н.В., Преснухин Ю.В., Туманович Т.Я. Размеры и масса хвои сосны обыкновенной в связи с производительностью насаждений // Моделирование лесных биогеоценозов. Петрозаводск: КФ АН СССР. 1986 г. С. 99–105.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 284 с.
- Милютин Л.И. Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В. Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Гео, 2013. 127 с.
- Наквасина Е.Н. Ассимиляционный аппарат как показатель адаптации сосны обыкновенной к изменению климатических условий произрастания // Лесной журн. 2009. № 3. С. 12–20
- Нечаев Ю.А. Лесные богатства Кабардино-Балкарии. Нальчик: Кабардино-Балкарское кн. изд-во, 1960. 144 с.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.

Попов П.П., Жук Л.Т., Жук М.И. Морфологические признаки хвои ели сибирской на Урале // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. науч. трудов. Свердловск: Урал. лесн. опыт. станции ВНИИЛМ, 1976. Вып. 9. С. 179–186.

Саблирова Ю.М., Темботова Ф.А., Пшегусов Р.Х. Типологическое разнообразие, состояние и распространение сосновых лесов Баксанского ущелья (Центральный Кавказ) // Известия Самарского НЦ РАН. 2015. Т. 17. № 4(2). С. 389–394.

Темботова Ф.А., Пшегусов Р.Х., Тлунова Ю.М. Леса северного макросклона Центрального Кавказа (эльбрусский и терский варианты поясности) // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Т. 1. С. 249–259.

Филиппова Т.В., Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С. Феногеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале. Екатеринбург: УрО РАН Ботанический сад. 2006. 121 с.

Чернодубов А.И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины // Лесоведение. 1994. № 2. С. 28–35.

Шульгин В.А. Географическая изменчивость некоторых признаков и свойств сосны обыкновенной в условиях Коми АССР // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Москва: Гос. ком. лесного хозяйства Совета Министров СССР. 1975. С. 163–176

Ewers F.W., Schmid R. Longevity of needle fascicles of *Pinus longaeva* (Bristlecone Pine) and other North American pines (англ.) // Oecologia J. 1981. Vol. 51. P. 107–115.

Steven H.M., Carlisle A. The native pine woods of Scotland. Edinburgh–London, 1959. P. 368

Nordmeyer A.H. Phytomass in different tree stands near timberline // Mountain environments and subalpine tree growth. New Zealand Forest Service, Wellington: Forest Research Institute Technical Paper 1980. № 70. P. 111–124.

Morphometric Parameters of the Scots Pine Assimilation Apparatus in the Mountains of the Central Caucasus

M. Z. Mollaeva*

Institute of Ecology of Mountain Territories, I. Armand st. 37-a, Kabardino-Balkaria republic, Nal'chik, 360051 Russia

**E-mail: monika.011@yandex.ru*

In this work, for the first time for the Caucasus, Central in particular, the data on the Scots pine *Pinus sylvestris* L. assimilation apparatus morphological variability (length, width, lifespan, and weight of needles, length of annual growth and needle packing) are presented in cenopopulations growing on different altitudes. According to the results of the study, the longest needles were observed in the Baksan Gorge, where, in the high altitude conditions (>1900 m), there is a clear trend towards decreasing the length of needles with the increasing altitudes; the shortest being found in the gorge of the river Malka. The needle mass in the studied samples of Scots pines from different altitudes varies significantly; there was no connection found between this parameter and the height of the growing areas. The length of the annual shoot in the studied *Pinus sylvestris* cenopopulations ranges from 59 mm at an altitude of 1200 m and up to 30 mm at an altitude of 2500 m, i.e. with an altitude increase it decreases in length by almost 2 times. With an increase in the altitude gradient in the study area, a decrease in the length of pine needles ($r = -0.50$ with $p = 0.005$) and shoot ($r = -0.54$ with $p = 0.005$) was observed, which is consistent with the literature data. The needle packing index in the studied pine samples varied from 0.65 ± 0.04 (Verkhniy Baksan) to 0.91 ± 0.04 (Khabaz); no correlation was found between the needle packing and the height gradient ($r = 0.21$). The lifespan of needles in pine populations growing on different altitudes in the Central Caucasus is on average 3–4 years, with the exception of the Cheget sample, where needles up to 6 years old have been observed.

Keywords: Pinus sylvestris L., length and width of needles, lifespan and mass of needles, length of the shoot and needle packing, populations from different altitudes, Central Caucasus.

REFERENCES

Abramova L.P., Zalesov S.V., Kharakteristika assimiляционного аппарата предварительных культур сосны обыкновенной в зависимости от полноты березового древостоя (Characteristics of the assimilation apparatus of preliminary crops of Scots pine, depending on the completeness of the birch stand), In: *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of Urals and the management), Ekaterinburg: Ural. gos. lesootekhn. un-t, 2002, Vol. 22, pp. 149–151.

Bender O.G., Zotikova A.P., Bender A.G., Morfoanatomicheskie i ul'trastrukturnye kharakteristiki khvoi kedra sibir-

skogo na raznykh vysotakh proizrastaniya v gorakh Altaya (Morphological, anatomical and ultra structural features of the siberian stone pine needles at different altitudes in the Altay Mountains), *Integration of botanical research and education: traditions and perspectives*, Proc. of Research and Practice Conf, Tomsk, 12-15 November, 2013, Tomsk: National'nyi issledovatel'skii Tomskii gosudarstvennyi universitet, pp. 11–13.

Chernodubov A.I., Izmenchivost' morfologo-anatomicheskikh priznakov sosny obyknovЕННОЙ в островных борках юга Русской равнины (Variability of the morphological and

- anatomical characters of Scots pine in the island forests of the south of the Russian Plain), *Lesovedenie*, 1994, No. 2, pp. 28–35.
- Demina N.A., Nakvasina E.N., *Izmenchivost' pokazatelei assimilyatsionnogo apparata klimatipov eli v geograficheskikh kul'turakh respublik Komi (Variability of assimilation apparatus indicators of spruce climatotypes of the provenance trial plantations in the Komi Republic)*, *Vestnik Severnogo Arkticheskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Estestv. nauki*, 2016, No. 2, pp. 42–50.
- Efremova T.T., Ovchinnikova T.M., Sukhovol'skii V.G., Avrova A.F., Efremov S.P., *Khvoya i pobegi sosny obyknovnoy na bolotakh kak indikator tipov uslovii proizrastaniya (Needle and spruce of Scots pine on the swamp as a indicators of ecological conditions types)*, *Krylovia. Sibirskii botanicheskii zhurnal*, 2001, Vol. 3, No. 2, pp. 106–113.
- Ewers F.W., Schmid R., *Longevity of needle fascicles of Pinus longaeva (Bristlecone Pine) and other North American pines*, *Oecologia J.*, 1981, Vol. 51, pp. 107–115.
- Filippova T.V., Sannikov S.N., Petrova I.V., Sannikova N.S., *Fenogenogeografiya populyatsii sosny obyknovnoy na Urale (Phenogenogeography of Scots pine populations in the Urals)*, Ekaterinburg: UrO RAN Botanicheskii sad, 2006, 121 p.
- Kokorin D.V., Milyutin L.I., *Formovoe raznoobrazie pikhty sibirskoi v yuzhnykh raionakh Srednei Sibiri (Diversity of Siberian fir (Abies sibirica Ledeb.) forms in southern regions of Central Siberia)*, *Lesovedenie*, 2003, No. 4, pp. 32–35.
- Kostin N.V., Presnukhin Y.V., Tumanovich T.Y., *Razmery i massa khvoi sosny obyknovnoy v svyazi s proizvoditel'nost'yu nasazhdenii (The size and weight of the needles of Scots pine in connection with the productivity of stands)*, In: *Modelirovanie lesnykh biogeotsenozov (Modeling of the forest biogeocoenoses)*, Petrozavodsk: KF AN SSSR, 1986, pp. 99–105.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (Forms of intraspecific variability of woody plants)*, Moscow: Nauka, 1973, 284 p.
- Milyutin L.I., Novikova T.N., Tarakanov V.V., Tikhonova I.V., *Sosna stepnykh i lesostepnykh borov Sibiri (Scots pine in steppe and forest-steppe pine forests of Siberia)*, Novosibirsk: Geo, 2013, 127 p.
- Nakvasina E.N., *Assimilyatsionnyi apparat kak pokazatel' adaptatsii sosny obyknovnoy k izmeneniyu klimaticheskikh uslovii proizrastaniya (Assimilation apparatus as factor of Scots pine adaptation to change of growth climatic conditions)*, *Lesnoi zhurnal*, 2009, No. 3, pp. 12–20.
- Nechaev Y.A., *Lesnye bogatstva Kabardino-Balkarii (Forest resources of Kabardino-Balkaria)*, Nalchik: Kabardino-Balkarskoe kn. izd-vo, 1960, 144 p.
- Nordmeyer A.H. *Phytomass in different tree stands near timberline*, In: *Mountain environments and subalpine tree growth*, New Zealand Forest Service, Wellington: Forest Research Institute Technical Paper, 1980. No. 70, pp. 111–124.
- Popov P.P., Zhuk L.T., Zhuk M.I., *Morfologicheskie priznaki khvoi eli sibirskoi na Urale (Morphological features of Siberian spruce needles in the Urals)*, In: *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh (Forests of Urals and the management)*, Sverdlovsk: Ural. lesn. opyt. stantsii VNIILM, 1976, Vol. 9, pp. 179–186.
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovennaya: izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya (Scots pine: variability, intraspecific systematics and selection)*, Moscow: Nauka, 1964, 190 p.
- Sablirova Y.M., Tembotova F.A., Pshegusov R.K., *Tipologicheskoe raznoobrazie, sostoyanie i rasprostranenie sosnovykh lesov Baksanskogo ushel'ya (Tsentral'nyi Kavkaz) (Typological diversity, status and distribution pine forest Baksan Gorge (Central Caucasus))*, *Izvestiya Samar'skogo NTs RAN*, 2015, Vol. 17, No. 4(2), pp. 389–394.
- Shul'gin V.A., *Geograficheskaya izmenchivost' nekotorykh priznakov i svoystv sosny obyknovnoy v usloviyakh Komi ASSR (Geographic variability of some characters and properties of Scots pine under the conditions of the Komi ASSR)*, In: *Genetika, selektsiya, semenovodstvo i introduktsiya lesnykh porod (Genetics, selection, seed production and introduction of forest species)*, Moscow: Gos. kom. lesnogo khoz-va Soveta Ministrov SSSR, 1975, pp. 163–176.
- Steven H.M., Carlisle A., *The native pine woods of Scotland*, Edinburgh-London, 1959. 368 p.
- Tembotova F.A., Pshegusov R.K., Tlupova Y.M., *Lesa Severnogo Makrosklona Tsentral'nogo Kavkaza (el'bruskii i terskii varianty poyasnosti) (Forests of the Northern Macroslope of the Central Caucasus (Elbrus and Terek variants of zonation))*, In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii (Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia)*, Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, Vol. 1, pp. 227–251.

УДК 574.4+574.2

ИСТОРИЯ ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ КРУПНЕЙШЕГО БАЙРАЧНО-БАЛОЧНОГО МЕСТООБИТАНИЯ ЗАВОЛЖЬЯ

© 2021 г. А. В. Быков^{а, *}, А. В. Колесников^а, Ю. Д. Нухимовская^б

^аИнститут лесоведения РАН,

ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцовский городской округ, Московская обл., 143030 Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

*E-mail: wheelwrights@mail.ru

Поступила в редакцию 05.08.2020 г.

После доработки 18.12.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Проанализирована столетняя история развития крупнейшего в глинистом Заволжье мезофильного байрачно-балочного сообщества на северо-западном побережье оз. Эльтон. Показано, что современные полидоминантные древесно-кустарниковые сообщества балки представляют собой результат антропогенной деградации участка байрачного леса. Выделены этапы развития полидоминантных насаждений, связанные с изменениями интенсивности пастбищной нагрузки. Рассмотрены механизмы устойчивости полидоминантных сообществ к выпасу и пожарам и условия сохранения и воспроизведения таких сообществ. Показано, что сомкнутый массив полидоминантного сообщества устойчив к пожару и восстанавливается за несколько лет. Однако в результате выпаса он распадается на фрагменты. В насаждение проникает травяная растительность, накапливается ветошь, сухостой. При пожаре подстилка выгорает до минерального слоя, и большинство почек возобновления, погребенных в почве, погибает. Быстрого и массового порослевого восстановления не происходит, а сукцессионный процесс растягивается на десятилетия. В таких условиях, при продолжении выпаса и повторном пожаре может развиваться сильная почвенная эрозия, приводящая к необратимым нарушениям исходных местообитаний и, следовательно, к невозможности восстановления полидоминантного сообщества. Отмечено, что семенное возобновление деревьев и кустарников в уже существующих и новых формирующихся местообитаниях, по почвенно-растительным условиям пригодных для произрастания полидоминантных насаждений затруднено из-за недостатка влаги и конкуренции с травяной растительностью. В условиях меняющегося климата восстановление утраченных древесно-кустарниковых сообществ существенно увеличит экологическую емкость территории, обеспечит сохранение и восстановление численности многих лесных и дендрофильных видов позвоночных животных и сможет послужить альтернативой искусственному лесоразведению на безлесной равнине.

Ключевые слова: Волго-Уральское междуречье, оз. Эльтон, полидоминантные древесно-кустарниковые сообщества, овражно-балочные системы.

DOI: 10.31857/S0024114821040045

Присутствие участков древесно-кустарниковой растительности среди безлесной территории Заволжья оказывает большое влияние на флористическое и фаунистическое разнообразие региона в целом (Динесман, 1960; Ходашова, 1960; Линдeman и др., 2005). Полидоминантные древесно-кустарниковые сообщества, сохраняющиеся здесь в пределах озерных депрессий и в долинах бессточных рек, — реликты уничтоженных байрачных лесов. Их существованию и развитию препятствует продолжающееся разрушение соответствующих местообитаний. За последние 30 лет площадь, занятая такими сообществами, снизилась в окрестностях оз. Эльтон вдвое (Быков, Бухарева, 2016).

До самого последнего времени даже такие остатки естественной древесно-кустарниковой растительности обеспечивали обитание в регионе лесных и дендрофильных видов животных.

Актуальность изучения истории развития и условий произрастания естественных полидоминантных древесно-кустарниковых сообществ вызвана необходимостью сохранения их местообитаний, в особенности в пределах природного парка “Эльтонский”.

Цель данной работы — оценить динамику развития уникального для заволжской полупустыни естественного древесно-кустарникового насаждения “Биологическая балка” за прошедшие сто

лет и выявить тренды его развития при разной антропогенной нагрузке.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на базе Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН, расположенного в пределах Волго-Уральского междуречья. Регион представляет собой бессточную глинистую равнину в северо-западной части Прикаспийской низменности на территории России (Волгоградская обл.) и Казахстана (Западно-Казахстанская обл.). Климат отличает резкая атмосферная засушливость и безводность. Летние температуры превышают 40°C, а зимние опускаются ниже –35°C. Испаряемость доходит до 1000 мм, а среднегодовое количество осадков не превышает 300 мм (Доскач, 1979). Большая часть бессточной равнины, лежащей на высоте 25–30 м над ур. моря, занята ассоциациями пустынного и степного типов и не пригодна для произрастания естественных лесов (Роде, Польский, 1961). По современным воззрениям, в ботанико-географическом отношении территория Приэльтона расположена в подзоне южных – полукустарничково-дерновиннозлаковых (опустыненных) степей Ергенинско-Заволжской подпровинции Заволжско-Казахстанской провинции Евразийской степной области (Сафронова, 2006, 2008). Здесь помимо типичных степных злаковых сообществ широко распространены полукустарничковые и промежуточные между ними фитоценозы, характерна комплексность почвенно-растительного покрова, обусловленная неоднородностью мезо- и микрорельефа.

Среди комплексной равнины протекает несколько соленых речек и разбросаны бессточные котловины соленых озер (Боткуль, Эльтон, Булхута, Аралсор и др.) глубиной от +16 до –16 м, в которые открываются балки и впадают речки. В долинах речек, балках и на дренированных участках озерных террас еще в XVIII в. произрастали разреженные низкорослые байрачные леса из ветлы (*Salix alba*), осокоря (*Populus nigra*), тополя белого (*P. alba*), осины (*P. tremula*), яблони ранней (*Malus praecox*) и, возможно, клена татарского (*Acer tataricum*) и лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia*). Уже к середине XIX в. они были сведены в результате хозяйственной деятельности. На их месте сформировались полидоминантные древесно-кустарниковые сообщества из жостера слабительного (*Rhamnus cathartica*), терна (*Prunus spinosa*), жимолости татарской (*Lonicera tatarica*), яблони ранней и, редко, бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa*). Снаружи такие насаждения окаймлены миндалем низким (*Amygdalus nana*) и шиповником (*Rosa* sp.) (Динесман, 1960; Быков, Бухарева, 2016). В настоящее время сколько-нибудь значительные по площади сообщества тако-

го типа сохраняются лишь в Эльтонской (Россия) и в Аралсорской (Западный Казахстан) озерных депрессиях.

Полидоминантные древесно-кустарниковые сообщества сформированы на темноцветных промытых овражно-аллювиальных почвах мощностью до 2 м и приурочены к хорошо дренированным участкам. Лимитирующим фактором их произрастания выступает доступность пресных грунтовых вод (Колесников и др., 2018, 2019; Быков и др., 2020). При отсутствии выпаса скота такие фитоценозы представляют собой единый плотный массив. Сегодня в большинстве балок полидоминантные насаждения уже исчезли. Так, на северном побережье оз. Эльтон в 2014–2015 годов отмечены лишь 18 участков с наличием древесно-кустарниковых сообществ площадью более 100 м². К настоящему времени такие насаждения сохранились менее чем в 0.1% их потенциально возможных местообитаний (Быков, Бухарева, 2016).

Материал собран на территории природного парка “Эльтонский” в крупнейшем на территории глинистого равнинного Заволжья мезофильном байрачно-балочном сообществе – Биологической балке. Эта балка расположена на северо-западном побережье оз. Эльтон на правом берегу нижнего течения р. Хары. Здесь равнина междуречий имеет абсолютную отметку около 0 м, а устья соленых речек располагаются на высоте –15 м.

До сих пор уникальное природное сообщество Биологической балки специально не изучалось. Для исследователей, работавших здесь, балка была одним из объектов для решения других задач. Ряд материалов о состоянии древесно-кустарниковой растительности балки в 1940–1950-х годах, а по опросным сведениям и десятилетиями ранее, приведен в монографии Л.Г. Динесмана (1960). С конца 1940 г. здесь работала зоолог К.С. Ходашова (1960), а также многие сотрудники Джаныбекского стационара ИЛАН РАН. С середины 1960-х годов Г.В. Линдеман, В.В. Лопушков, а с 1980 г. А.В. Быков проводили здесь зоологические исследования (Линдеман и др., 2005). Нами обобщены устные сообщения этих исследователей, местных жителей, собственные и литературные данные по истории хозяйственного использования Биологической балки и состоянию древесно-кустарниковой растительности в ней почти за столетний период. Важным источником сведений о возрасте отдельных участков насаждений послужили старовозрастные деревья и кусты, чьи характеристики позволяют судить об истории местообитания в целом.

Изучение полидоминантных насаждений начато в 2008 г. (Быков, Бухарева, 2016, 2018; Быков и др., 2013а, 2020; Колесников и др., 2018, 2019). В 2013 г. по днищу Биологической балки были зало-

жены 10 скважин, определен уровень грунтовых вод и их состав. Сделана теодолитная съемка профиля нижней части балки, включающей ее нижний луговой и средний облесенный участки, а также частично безлесное верховье. Протяженность профиля 670 м. Перепад высот на этом протяжении составляет 17 м. В июле 2018 г. вся балка пройдена сильным пожаром, что дало возможность выявить и обследовать скрытые в зарослях старовозрастные кусты и деревья, а также заложить и описать ряд почвенных разрезов (Быков и др., 2020). Геоботанические описания древесно-кустарниковых сообществ выполняли по общепринятой методике и маршрутным методом (Полевая геоботаника, 1964). Определяли породный состав, диаметр стволов, высоту и диаметр кроны, степень сомкнутости и протяженность насаждений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длина овражно-балочной системы “Биологической балки” в 2018 г. составляла более 2 км. Ее верхняя часть находится на водоразделе соленых рек Хара и Ланцуг. Она представляет собой узкую ложбину длиной около 1.5 км. Собственно балка начинается вертикальным уступом высотой 1.6 м, т.е. резко врезана в массив второй террасы (49.231802° с.ш., 46.645826° в.д.). Длина балки около 850 м. Склоны балки прорезают несколько коротких ложбин стока и промоин. На левом склоне балки, обращенном в сторону р. Хары, имеются только ложбины. Большинство из них возникло на месте просевших барсучьих нор, и их вершины не достигают середины склона балки. Четыре большие промоины правого берега прорезают весь склон вплоть до перегиба к междуречной равнине.

От вершины балки вниз по тальвегу на протяжении 200 м днище занято травяными сообществами: сначала преимущественно из пырея (*Elytrigia repens*), ниже — эстрагона, или тархуна (*Artemisia dracunculus*). Затем на протяжении 140 м среди травяной растительности все чаще встречаются миндаль низкий, отдельные кусты и куртины спиреи зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*). Ниже на отрезке в 110 м к ним присоединяются отдельные экземпляры и куртины жостера.

Собственно массив полидоминантных зарослей протяженностью около 260 м начинается на расстоянии 450 м от вершины балки. Верхняя и нижняя его границы по тальвегу четко выражены. Ширина днища этого участка колеблется от 10 до 19 м. Деревья и кустарники занимают все днище, местами, особенно по правому берегу, они выходят на нижнюю часть склонов балки, по оползням поднимаются до их середины, а по промоинам и выше середины.

В 5–6 м от нижней границы сомкнутого древесного массива, вдоль левого склона балки, сохранилась группа яблонь, развившихся из пневой поросли на месте одинокой яблони (диаметр ствола около 40 см), погибшей еще в 1960-х годах (сообщение В.А. Лопушкова и Г.В. Линдемана). Остатки мертвого ствола этой яблони, стоящие внутри компактной группы порослевых деревьев, сохранялись еще в начале 1980-х годов.

По нижней части правого склона, ниже основного массива, в 2018 г. росли отдельные группы жостеров и несколько кустов бересклета бородавчатого. Этот участок сформировался на конусе выноса из короткого оврага на правом склоне, возникшего в 1990-х годах на месте коровьей тропы

По днищу балки, ниже древесно-кустарникового массива, тянется участок лугового злаково-разнотравного сообщества с участием тростника южного, или обыкновенного (*Phragmites australis*) с отдельно стоящими яблонями, грушей и единичными жостерами семенного происхождения. Эти виды впервые отмечены здесь в 2010 г., после того как растения поднялись над густым травостоем. Очевидно, что это самосев конца 2000-х годов. Протяженность этого участка 130 м. В самом низовье балки из соленого родника формируется короткий сильно засоленный ручеек длиной около 10 м, и здесь, при близко залегающих грунтовых водах, развиты заросли тростника.

Обычно в границах основного массива полидоминантных насаждений в верхней части балок доминирует терн, в средней — жостер с терном с примесью жимолости татарской, а в нижней — только жостер слабительный. В Биологической балке это распределение нарушается, что указывает на длительную и сложную историю развивающихся здесь сообществ.

Основные этапы хозяйственной деятельности в Биологической балке. Известно, что интенсивная хозяйственная деятельность вокруг оз. Эльтон началась с середины XVIII в. после создания здесь соляного промысла. В ближайших окрестностях Биологической балки можно насчитать более десятка специфических местообитаний, формирующихся на месте покинутых хозяйств — базиц разного возраста (Динесман, 1960), так что ее насаждения неоднократно подвергались рубке и выпасу скота. По словам старожилов, только к началу 1930-х годов в балке срублены последние деревья осины и осокоря (Динесман, 1960). Следовательно, насаждение в этой балке не горело, по крайней мере, с начала XX в. Срубленные деревья не оставили порослевых экземпляров, что предполагает интенсивный выпас скота и сильную фрагментированность древесно-кустарниковой растительности.

На днище балки, в 3–4 м от нижней границы современных сомкнутых зарослей, до конца

Таблица 1. Хронологические этапы внешних воздействий на древесно-кустарниковые сообщества Биологической балки

Период воздействия	Длительность периода	Характер воздействия
До 1940-х годов	Не менее 50 лет	Интенсивный выпас, рубки
1940-е—середина 1960-х годов	25 лет	Щадящий выпас
Середина 1960-х—начало 1990-х годов	25 лет	Отсутствие выпаса
1990-е—конец 2000-х годов	Менее 20 лет	Сильный выпас
Начало 2010 годов—2018 г/ 2018 г.	8 лет	Минимальный выпас Насаждение полностью сгорело

1970-х годов (устные сообщения Г.В. Линдемана и В.А. Лопушкова) сохранялись остатки колодца с деревянным срубом и выдолбленной деревянной колодой (возможно, из осины, срубленной к началу 1930-х годов). Косвенно на интенсивный выпас в балке указывает и наличие на ее правом склоне минимум трех промоин, тянущихся от междуречной равнины до днища. Эти промоины являются остатками троп, по которым скот некогда спускался в балку.

С 1940-х годов поблизости от балки существовала летняя чабанская точка, на которой пасли овец. Овцы не будут пастись в плотных колючих древесно-кустарниковых зарослях, из чего следует, что серьезного воздействия на сомкнутые участки насаждения они не оказывали. Выпас овец прекратили в середине 1960-х годов. Таким образом, начиная с 1940-х вплоть до середины 1960-х годов скотосбой на днище балки ограничивался окрестностями водопоая.

С середины 1960 до конца 1980-х годов выпаса скота в балке не было. В 1990-е годы в междуречье рек Ланцуг и Хара, на расстоянии менее 1 км от Биологической балки, возникло крупное чабанское хозяйство, и начался выпас крупного и мелкого рогатого скота, лошадей и верблюдов. В летне-осенний период коровы и лошади держались в балке постоянно. Верблюды заходили сюда изредка, только осенью. Внутри массива появились проходы, проломы и места лежек животных. На высоком правом склоне, напротив нижней части насаждения, вдоль уже заросшей промоины, по которой в прошлом скот спускался в нижнюю луговую часть балки, вновь сформировалась коровья тропа. К началу 2000-х годов, т.е. за 10 лет, эта промоина углубилась почти на 4 м и превратилась в глубокий крутой овражек. Под промоиной на днище балки сформировался конус выноса, а выше промоины сошел оползень. В результате на днище балки, в нижней части древесно-кустарниковых насаждений, образовалась платформа из вынесенного грунта, высотой до 10 см, задерживающая поверхностный сток.

К концу 2000-х годов администрации природного парка удалось существенно ограничить, а за-

тем и прекратить выпас скота в балке. Днище овражка (коровьей тропы) заросло жостером и спиреей. Жостер и бересклет распространились по нижней части правого берега ниже основного массива насаждений, проходы и проломы в нем заросли.

Таким образом, древесно-кустарниковые сообщества Биологической балки до 1940-х годов находились под сильным воздействием различных форм хозяйственного воздействия, но на протяжении последующих 60–70 лет они развивались в гораздо более благоприятных условиях (табл. 1).

Породно-возрастная и пространственная структура полидоминантного сообщества на днище Биологической балки. Существование байрачного леса в “Биологической балке” подтверждается обычностью находок здесь субфосильных раковин *Jaminia tridens*, характерных для таких лесов, и тем, что до начала 1930-х годов здесь сохранялись последние в Приэльтонье осина и осокорь. В конце 1940-х—начале 1950-х годов в рассматриваемой балке “чаще всего встречаются... терн, затем яблоня, потом крушина и шиповник и очень редко жимолость... Местами яблоня и терн образуют густые заросли, через которые трудно пробраться” (Динесман, 1960). Известно, что в регионе семенное возобновление древесно-кустарниковых пород затруднено из-за многолетнего дефицита влаги. В необыкновенно влажном 1952 г. отмечено массовое семенное возобновление всех древесно-кустарниковых пород (Динесман, 1960).

В начале 1950-х годов для изучения корневых систем на днище балки отбираются экземпляры жимолости, бересклета и жостера. Работы ведутся только с взрослыми растениями, растущими относительно свободно, т.е. не требующими вокруг себя чрезмерной вырубki соседствующих стволов. В частности, указывается, что исследуемые “старые экземпляры жимолости появились... в 1931 г.” (Динесман, 1960). Характерно, что терн и шиповник не рассматриваются ввиду незначительного возраста доступных для работы экземпляров. Следовательно, в начале 1950-х годов, в балке присутствовали старые, не менее чем 20-летние экзем-

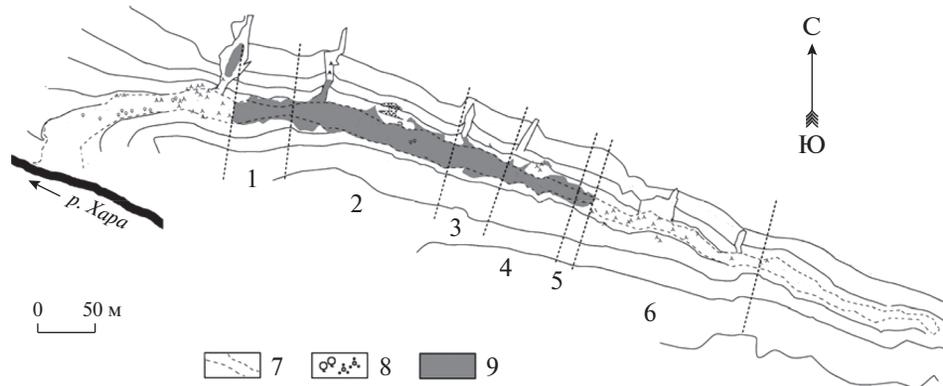


Рис. 1. Схема расположения древесно-кустарниковых насаждений Биологической балки по состоянию на осень 2014 г. Сечение рельефа проведено через 2 м от уреза воды в р. Харе. 1–6 зоны растительности (см. пояснения в тексте); 7 – границы днища балки; 8 – отдельно стоящие деревья и кустарники; 9 – сомкнутое насаждение.

пляры жостера, бересклета и жимолости. Массовый самосев яблони в 1952 г. показывает, что в балке произрастали и плодоносящие яблони. В то же время терн и шиповник были представлены преимущественно молодыми растениями. Эти сведения позволяют выявить основные временные вехи формирования разных участков сплошного массива насаждений.

К 2018 г. древесно-кустарниковое сообщество на днище Биологической балки представляло собой сомкнутый массив. По видовому составу и приблизительному возрасту растущих здесь пород в нем можно выделить пять зон (1–5), чьи характеристики отражают историю, скорость и характер распространения древесно-кустарниковой растительности по днищу балки. Шестая зона находится выше сомкнутого массива и занята формирующимся полидоминантным фитоценозом с пока еще разреженным верхним пологом (рис. 1).

1. Одновозрастный распадающийся терновник. Нижняя граница насаждения у бывшего колодца. Протяженность вверх по тальвегу 47 м. До конца 1980-х годов этот участок представлял собой мертвопокровный терновник с сомкнутостью 1. Высота тернов до 3.5 м, диаметр стволов до 8 см. В 1990-е годы терновник начинает распадаться, его сомкнутость падает до 0.7, внутри развивается травяная растительность. Распад терновника, возраст которого превышает 60 лет, совпадает с периодом интенсивного выпаса крупного рогатого скота и с перекрытием водостока осыпью. Возможно, что совокупность этих причин и спровоцировала распад насаждения на этом участке. В нем пробита тропа по тальвегу, появились многочисленные заходы, тропки и лежки.

От нижней границы этого участка, ближе к правому склону, тянется ряд из 5 старых, очень компактных кустов жостеров с многочисленными (до 30) почти вертикально растущими ствола-

ми. Под ними обнаружены погребенные основания старых стволов диаметром около 30 см. Эти кусты намного старше самого терновника. Их исключительная многоствольность обусловлена постоянным обгрызанием скотом. Очевидно, что еще в 1940-х годах рассматриваемый участок использовался как место водопоя и отдыха скота. Его поверхность была сбита, что в 1952 г., уже в условиях шадящего выпаса, обусловило возможность массового семенного возобновления терновника.

2. Разновозрастное полидоминантное насаждение. Длина участка 113 м. В 2018 г. на днище, а местами и на нижней части склонов, произрастали терн и жостер. Жимолость располагалась исключительно по тальвегу. Сомкнутость 0.9–1. Высота большинства тернов и жостеров составляет 3.5 м, диаметр 8 см. Очевидно, это также самосев 1952 г.

Только в этой зоне до 2018 г. сохранялось 19 очень старых жостеров. Они представляли собой группы из нескольких стволов, расположенных в границах круга диаметром около 2–2.5 м. Высота таких кустов-деревьев достигала 5 м. Один из таких жостеров, находящийся под левым склоном балки и потому доступный для обследования, уже в конце 1940-х годов Л.Г. Динесман характеризовал как “очень старый” (личное сообщение С.Д. Эрперт и Г.В. Линдемана). У этого экземпляра от каждого ствола на высоте 20–50 см отходило несколько ветвей диаметром 8–12 см. Длина таких ветвей достигала 5 м, диаметр (у комля) до 35 см. Эти ветви первоначально росли вверх, но быстро наклонялись под собственной тяжестью. Постепенно эти ветви ложились на землю, выламывались и сгнивали. Учитывая скорость отмирания ветвей за рассмотренный период, очевидно, что к концу 2030-х годов этот экземпляр жостера должен был погибнуть окончательно (табл. 2). После пожара 2018 г. удалось выявить и обследовать еще 18 аналогичных жостеров, преж-

Таблица 2. Динамика числа живых ветвей у старых особей жостера слабительного

Годы	Общее число ветвей	Лежат на земле	Наклонены более чем на 90°	Наклонены менее чем на 90°
Середина 1960-х годов (устное сообщение Г.В. Линдемана)	15–18	4	3 или 5	7 или 9
1986	11	2	2	7
2005	8	2	2	4
2016	5	1	1	3

де скрытых в плотных зарослях. Спилены, сделанные после пожара, показали, что возраст вертикальных ветвей составлял 27–34 года. Возраст основных стволов определить не удалось, так как их сердцевина сгнила. Таким образом, жостер, в конце 1940-х годов отмеченный как “старый”, просуществовал еще 70 лет и, если бы не пожар 2018 г., продолжал бы расти. Очевидно, что эти жостеры возникли ранее 1940-х годов.

В глубине этой же зоны обнаружены три старых терна с диаметром стволов 12 см на высоте груди и 21 см у основания, а также две жимолости с диаметрами стволов у основания 15 и 18 см. Это также старые особи, существовавшие здесь до 1940-х годов. Здесь же росли четыре яблони со стволами диаметром (на высоте груди) 30–40 см и высотой 6.0–6.5 м. Одна из них к 2014 г. погибла.

Наличие старых деревьев и кустов показывает, что в прошлом здесь существовало развитое полидоминантное насаждение. До 1940-х годов, в период сильного выпаса, оно было разреженное, с проходами, пробитыми скотом. После 1940-х годов, в условиях шадящего выпаса, древесно-кустарниковый ярус здесь восстанавливается и после 1952 г. превращается в труднодоступные густые заросли, о которых и писал Л.Г. Динесман (1960). Отметим, что в период сильного выпаса 1990–2000-х годов этот участок насаждений почти не пострадал.

3. Терновник с единичными жостерами. Протяженность участка по тальвегу – 39 м. К 2018 г. сомкнутость 1, диаметр стволов 2–5 см, высота до 2.5 м. В начале 1970-х годов на его верхней границе заканчивался участок сомкнутого массива. В эти годы в верхней части участка произрастали 5 кустов бересклета бородавчатого высотой 2–2.5 м. В 1972 г. эти бересклеты демонстрировала С.Д. Эрперт во время экскурсий на оз. Эльтон, но уже к концу 1980-х годов они не отмечены. В период сильного выпаса 1990–2000-х годов этот участок почти не пострадал.

4. Молодой терновник с единичными жостерами и спиреи. Длина участка – 50 м. К 2018 г. сомкнутость 1, диаметр стволов до 3 см, высота до 2 м. Во второй половине 1970-х–начале 1980-х годов древесно-кустарниковый ярус здесь только форми-

ровался. По тальвегу произрастало несколько куртин спиреи, по всему участку были разбросаны отдельные кусты терна и биогруппы миндаля низкого, а под правым берегом росло два или три жостера. Сомкнутость к 1980-м годам не превышала 0.5–0.6. К началу 1990-х годов древесно-кустарниковый ярус на этом участке сомкнулся. Спирея по тальвегу не была отмечена, но, вероятно, отдельные угнетенные кусты внутри массива все же сохранялись. С середины 1990-х годов, в период интенсивного выпаса, по промоине правого берега сюда спускались лошади. В центре рассматриваемой зоны возникло два широких разрыва в 6 и 4 м каждый. Разрывы были разделены биогруппой из терна Шириной около 10 м.

5. Молодой терновник. Протяженность участка 14 м. Самая молодая часть сомкнутого массива кустарников. Доминирует терн; по краям днища, иногда выбегая на нижнюю часть склонов, растут единичные жостеры. Диаметр стволов 2–4 см, высота до 2.5 м. К 2018 г. сомкнутость достигла 1. В конце 1980-х годов здесь по днищу балки были разбросаны куртинки терна и спиреи, произрастали 2–3 жостера, несколько куртин миндаля и низкие (до 0.5 м) кусты шиповника. Вся поверхность была оплетена ежевикой.

6 Разреженное формирующееся полидоминантное сообщество. Длина 110 м. Вытянутые вдоль промоин куртины миндаля низкого, шиповник, кусты спиреи зверобоелистной. Отдельные кустообразные формы жостера и терн высотой менее 1 м, сомкнутость 0.2–0.3, травяная растительность разреженная. Через 10–15 лет здесь, вероятно, сформируется сомкнутый участок полидоминантной древесно-кустарниковой растительности, как за счет вегетативного, так и семенного возобновления. Отметим, что осенью 2019 г., уже после пожара 2018 г., здесь отмечены экземпляры тернов семенного происхождения.

Сегодня, к сожалению, мы не располагаем данными о характере древесно-кустарниковой растительности на днище нижней части Биологической балки в отдаленном прошлом. Мы знаем, что в относительно молодых и относительно неглубоко врезанных балках эта растительность начинается от места впадения балки в долину речки

Таблица 3. Состояние древесно-кустарниковой растительности на различных этапах развития полидоминантных сообществ днища Биологической балки

Период и характер антропогенного воздействия	Состояние и сомкнутость полидоминантного насаждения в зонах 1–5				
	зона 1, длина 47 м	зона 2, длина 113 м	зона 3, длина 39 м	зона 4, длина 50 м	зона 5, длина 14 м
До 1940-х годов. Интенсивный выпас и рубки	Водопой и дневка скота, сильный скотосбой. Единичные жостеры и одна яблоня у колодца	Дневки скота, скотосбой. Мозаичное насаждение из жостера, терна, жимолости и яблонь	Предположительно травяное сообщество с куртинами угнетенной спиреи		Предположительно травяное сообщество
1940-е–середина 1960-х годов. Выпас шадящий	Водопой овец, с 1952 г. формирование терновника. Сомкнутость 1.0	Формирование разновозрастного полидоминантного насаждения. Сомкнутость 1.0	С 1952 г. зарастает семенными тернами и жостерами. Сомкнутость неизвестна	До 1980-х годов куртины спиреи, отдельные самосевные терны и жостеры. Сомкнутость менее 0.5	Травяное сообщество с куртинами спиреи, терна.
Середина 1960-х–начало 1990-х годов. Выпас отсутствует	Одновозрастный терновник. Сомкнутость 1.0	Разновозрастное полидоминантное насаждение. Сомкнутость 1.0	Терновник с единичными жостерами. Сомкнутость 1.0	Молодой терновник. К началу 1990-х годов сомкнутость 1.0	К 1990 г. полидоминантное сообщество. Сомкнутость ниже 0.5
С начала 1990-х до конца 2000-х годов. Выпас интенсивный	Распад терновника, тропы и лежки, тропа по тальвегу. Сомкнутость 0.7	Разновозрастное полидоминантное насаждение, немногочисленные тропы. Сомкнутость 0.9–1.0	Терновник с единичными жостерами. Сомкнутость 0.9–1.0	Насаждение разбито широкими коровьими тропами на три участка, тропа по тальвегу. Сомкнутость 0.5	К 2000 г. несомкнутое полидоминантное сообщество. Сомкнутость 0.7
С начала 2010-х до 2018 г. Выпас минимальный	Распадающийся терновник. Сомкнутость 0.7	Разновозрастное полидоминантное насаждение. Сомкнутость 1.0	Терновник с единичными жостерами. Сомкнутость 1.0	Молодой терновник с единичными жостерами и кустами спиреи. Сомкнутость 1.0	Молодой терновник с единичными жостерами. Сомкнутость 1.0
Возрастные характеристики зоны	Существовала до 1940-х годов	Существовала до 1940-х годов	Насаждение сомкнулось в 1960-х годах	Насаждение сомкнулось к 1990-м годам	Насаждение сомкнулось в 2010-х годах

или в озерную котловину и занимает нижнюю треть ее днища. По мере развития балки эта растительность постепенно отступает вверх по днищу и по склонам, а на освободившемся днище формируется травяное мезофильное сообщество.

Анализ видового и возрастного составов деревьев и кустарников в разных зонах балки и прямые наблюдения последних десятилетий позволяют установить скорость распространения полидоминантных сообществ по ее днищу. Сопоставление

этих данных с результатами хозяйственного воздействия характеризует степень устойчивости таких насаждений в условиях различной интенсивности выпаса и позволяет описать историю их развития (табл. 3; рис. 1).

Присутствие старых экземпляров деревьев в выделенных нами зонах 1 и 2 доказывает, что уже в начале XX в. здесь сохранялся участок полидоминантной растительности. Он находился в непосредственной близости от водопоя скота, был

сильно фрагментирован, но после ослабления выпаса в 1950-е годы зарос терном и уже к началу 1970-х годов превратился в “непролазные” заросли.

Древесно-кустарниковая растительность третьей зоны интенсивно формировалась с 1950-х и сомкнулась к середине 1960-х годов. Интенсивный выпас 1990–2000-х годов относительно слабо повлиял на насаждения зон 1–3. Лишь в первой зоне он ускорил распад перестойного терновника.

Древесно-кустарниковый ярус четвертой зоны формировался в 1960-х–середине 1980-х годов в условиях слабого выпаса и окончательно сомкнулся в начале 1990-х годов. Древесно-кустарниковая растительность здесь сильно пострадала при возобновлении выпаса, но быстро восстановилась после его снятия.

Пятая зона – верхний участок сомкнутого массива – формировался в условиях сильного выпаса 1990–2000-х годов. При прекращении выпаса, уже к 2015 г. древесно-кустарниковый полог здесь сомкнулся. Выше по балке (зона 6) в настоящее время идет процесс формирования следующего участка полидоминантных насаждений.

Мы видим, что в XX–начале XXI в. полидоминантное древесно-кустарниковое насаждение днища Биологической балки пережило рубки и интенсивный выпас скота. Эти наблюдения показывают высокую устойчивость полидоминантных сообществ к выпасу и пожарам и позволяют назвать причины их исчезновения. Известно, что утрата большинства лесообразующих пород байрачных лесов есть результат прямых и опосредованных форм деятельности человека (Динесман, 1960). Восстановление лесов, приуроченных к локальным местообитаниям балок и речных долин, становится невозможным ввиду быстрого исчезновения семенных деревьев и кустарников с ограниченными возможностями распространения семян. От выпаса больше всего страдают бересклет бородавчатый и жимолость обыкновенная. Они первыми исчезают из леса, если выпас достаточно интенсивный (Петров, 1985). Сохраняются виды-зоохоры, чьи семена широко распространяются животными (терн, жостер, миндаль). Естественному возобновлению препятствует и выпас скота. Л.Г. Динесман (1960) подчеркивал, что выпас ведет “к истреблению спелых насаждений и к нарушению их естественного возобновления”. В этих обстоятельствах огромное преимущество получают деревья и кустарники, способные не только закрепляться, но и распространяться по местообитанию вегетативным путем. Из таких видов и формируются полидоминантные сообщества. Их устойчивость к различным негативным воздействиям очень велика. При любых нарушениях включаются сукцессионные механизмы, обеспечи-

вающие восстановление сообщества в соответствующем местообитании.

В результате первого за истекшее столетие пожара 2018 г. насаждение Биологической балки полностью сгорело, но уже осенью этого года начался процесс интенсивного вегетативного возобновления побегов кушения (турионов) из спящих почек подземных и приземных органов всех пород. Это обусловлено тем, что даже после почти двух десятилетий интенсивного выпаса 1990–2000-х годов от него существенно пострадал лишь один участок (зона 4). Более того, за последние 7–8 лет насаждение успело восстановиться. К моменту пожара полидоминантная древесно-кустарниковая растительность на днище балки представляла собой единый, фактически сомкнутый массив. Травяной ярус присутствовал лишь в самой нижней, относительно короткой его части (зона 1). Но именно на этом участке в 2000-х годах образовалась платформа из вынесенного оползнем грунта, и корневища терна и жостера оказались погребены. В результате погребенные корневища мало пострадали от огня, что и обеспечило обильную корневую поросль.

Однако сочетание выпаса и пожара прямо или косвенно воздействует на само местообитание. Сомкнутый массив полидоминантного сообщества устойчив к пожару и восстанавливается за считанные годы. Однако в результате выпаса он распадается на фрагменты. В насаждение проникает травяная растительность, накапливаются ветошь, сухостой. При пожаре подстилка выгорает до минерального слоя, и большинство почек возобновления, погребенных в почве, погибает. Быстрого и массового порослевого восстановления не происходит, и сукцессионный процесс растягивается на десятилетия. В таких условиях при продолжении выпаса и повторном пожаре развивается почвенная эрозия. Она приводит к необратимым нарушениям исходных местообитаний и, следовательно, к невозможности восстановления полидоминантного сообщества (Быков и др., 2013а).

Семенное возобновление деревьев и кустарников в уже существующих и новых формирующихся местообитаниях, по почвенно-растительным условиям пригодных для произрастания полидоминантных насаждений, затруднено из-за недостатка влаги и конкуренции с травяной растительностью. Оно возможно лишь на обнаженной почве и связано с промоинами на днище балок. Вдоль них идет семенное возобновление, прежде всего жостера, не выносящего конкуренцию с травами (Knight и др., 2007). Закрепившись на склонах промоин, жостер и другие породы постепенно распространяются по днищу, а местами переходят на нижнюю часть склонов (Быков и др., 2013а).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Байрачный лес на днище Биологической балки на протяжении более двух столетий подвергался различным формам интенсивного хозяйственного воздействия, но в XX в. не горел. Вследствие рубок и интенсивного выпаса скота здесь исчезли деревья и кустарники с ограниченными возможностями распространения семян и слабым порослевым возобновлением. В насаждении Биологической балки сохранились исключительно виды-зоохоры, абсолютное большинство которых способно распространяться вегетативным путем. Фактически байрачный лес превращается в полидоминантное древесно-кустарниковое сообщество. Более половины его современной площади (зоны 1 и 2) является реликтом сведенного человеком байрачного леса. Этот реликт сохранился в силу того, что здесь сохранились виды, наиболее устойчивые к сильному выпасу и пожару. Часто повторяющиеся пожары при сохранении выпаса ведут к нарушениям почвенно-растительных условий местообитания и к прерыванию сукцессионного процесса.

В регионе достаточно много местообитаний, пригодных для произрастания полидоминантных сообществ. Их формированию препятствуют выпас, пожары и, главное, дефицит влаги, затрудняющий семенное возобновление. Однако во многих потенциальных местообитаниях существуют участки, где пресные грунтовые воды находятся на глубине менее 1.5–2.5 м и корнеобитаемый слой почвенно-грунтовой толщи приурочен к зоне капиллярной каймы (Колесников и др., 2018, 2019; Быков и др., 2020). Здесь представляется возможным провести экспериментальные посадки саженцев деревьев и кустарников из географически близких местообитаний, исторически соответствующих местным сообществам. Сегодня, в условиях меняющегося климата (Сапанов, Сиземская, 2015), восстановление утраченных древесно-кустарниковых сообществ среди безлесных прикаспийских равнин Заволжья существенно увеличит экологическую емкость территории, обеспечит сохранение и восстановление численности многих исчезающих лесных и дендрофильных видов позвоночных животных и послужит альтернативой искусственному лесоразведению на безлесной равнине.

* * *

Авторы выражают благодарность руководству ГБУ Волгоградской области “Природный парк “Эльтонский” за содействие в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быков А.В., Бухарева О.А. Современное состояние кустарниковой растительности байрачного типа в окрест-

ностях оз. Эльтон // Аридные экосистемы. 2016. Т. 22. № 1. С. 70–76.

Быков А.В., Бухарева О.А. Гнездование курганника (*Buteo rufinus*, Accipitriformes, Accipitridae) в естественных древесно-кустарниковых сообществах глинистой полупустыни Заволжья // Зоологический журн. 2018. Т. 97. № 5. С. 582–590.

Быков А.В., Бухарева О.А., Колесников А.В. Воздействие пожаров на естественные терновники озерных депрессий Прикаспийской низменности // Лесоведение. 2013. № 2. С. 31–37.

Быков А.В., Колесников А.В., Варламов Е.Б., Шабанова Н.П. Почвенно-растительные условия формирования мезофильного байрачно-балочного сообщества “Биологическая балка” в озерной депрессии Приэльтонья // Экосистемы: экология и динамика. 2020. Т. 4. № 1. С. 5–17.

Динесман Л.Г. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 160 с.

Доскач А.Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука, 1979. 142 с.

Колесников А.В., Бухарева О.А., Шабанова Н.П., Быков А.В. Условия произрастания древесно-кустарниковой растительности в балках второй террасы озерных депрессий глинистой полупустыни Заволжья // Экосистемы: экология и динамика. 2018. Т. 2. № 2. С. 89–99.

Колесников А.В., Быков А.В., Бухарева О.А., Шабанова Н.П. Байрачные древесно-кустарниковые сообщества на почвах неоднородного гранулометрического состава в глинистой полупустыне Заволжья // Экосистемы: экология и динамика. 2019. Т. 3. № 2. С. 89–99.

Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.

Петров В.В. Жизнь леса и человек. М.: Наука, 1985. 132 с. Полевая геоботаника. М.–Л.: Наука, 1964. Т. 3. 264 с.

Роде А.А., Польский М.Н. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева. М.: Издательство АН СССР, 1961. Т. 56. С. 3–214.

Сапанов М.К., Сиземская М.Л. Изменение климата и динамика целинной растительности в Северном Прикаспии // Поволжский экологический журн. 2015. № 3. С. 307–320.

Сафронова И.Н. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области // Биоразнообразии и природопользованию в Приэльтонье: Сб. научных трудов. Волгоград: Прин Терра, 2006. С. 5–9.

Сафронова И.Н. Еще раз к вопросу о границе между степной и пустынной зонами в Нижнем Поволжье // Поволжский экологический журн. 2008. № 4. С. 334–343.

Ходашова К.С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 140 с.

Knight K.S., Kurylo J.S., Endress A.G., Stewart J. R., Reich P.B. Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review // Biological Invasions. V. 9. P. 925–937.

History of the Arboreal and Shrub Communities of the Largest Ravine-Gully Habitat Complex of the Trans-Volga Region

A. V. Bykov^{1, *}, A. V. Kolesnikov¹, and Yu. D. Nukhimovskaya²

¹*Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia*

²*Severtsov institute of ecology and evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky ave. 33, Moscow, 119071 Russia*

*E-mail: wheelwrights@mail.ru

An analysis was performed, covering a century-old history of development of the largest mesophilic ravine-gully community in the Trans-Volga region, on the north-western coast of Lake Elton, dominated by clay soils. It has been shown that modern polydominant tree and shrub communities of gullies are the result of an anthropogenic degradation of ravine forests. The development stages of polydominant plantations, associated with changes in the intensity of pasture load, have been identified. The mechanisms of resistance of polydominant communities to grazing and fires and the conditions for the preservation and reproduction of such communities have been considered. It has been shown that a thick massif of a polydominant community is resistant to fire and can be restored in several years. However, as a result of grazing, it breaks up into fragments. Herbal vegetation penetrates into the plantation, dry grass and dead wood accumulate. In case of a fire, the litter burns out to the mineral layer, and most of the regeneration buds buried in the soil die. Rapid and massive recovery does not occur, and the succession process takes decades. Under such conditions, with continued grazing and repeated fires, a severe soil erosion can develop, leading to irreversible disturbance of the original habitats and thus makes the restoration of the polydominant community impossible. It is noted that the seed renewal of trees and shrubs in existing and new emerging habitats; habitats that, according to soil and plant conditions, are suitable for the growth of polydominant plantations, is still difficult due to the lack of moisture and competition with herbaceous vegetation. Under the changing climate conditions, the restoration of destroyed tree and shrub communities will significantly increase the ecological capacity of the territory, ensure the preservation and restoration of many forest and dendrophilic species of vertebrates, and can serve as an alternative to artificial afforestation on a treeless plain.

Keywords: lands between Volga and Ural rivers, Lake Elton, polydominant tree and shrub communities, ravine and gully systems.

Acknowledgements: Authors are most grateful to the administration of the Elton Natural Park for their assistance.

REFERENCES

Bykov A.V., Bukhareva O.A., Gnezdovanie kurgannika (*Buteo rufinus*, Accipitriformes, Accipitridae) v estestvennykh drevesno-kustarnikovyykh soobshchestvakh glinistoi polupustyni Zavolzh'ya (Long-legged buzzard (*Buteo rufinus*, Accipitriformes, Accipitridae) nesting in natural tree-shrub communities of a Trans-Volga clay semi-desert), *Zoologicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 97, No. 5, pp. 582–590.

Bykov A.V., Bukhareva O.A., Kolesnikov A.V., Vozdeistvie pozharov na estestvennye ternovniki ozernyykh depressii Prikaspiiskoi nizmennosti (The influence of fires on natural blackthorn stands in lake depressions of the Caspian lowland), *Lesovedenie*, 2013, No. 2, pp. 31–37.

Bykov A.V., Bukhareva O.A., The current state of ravine type shrub vegetation in the area of lake Elton, *Arid Ecosystems*, 2016, Vol. 6, No. 1, pp. 58–62.

Bykov A.V., Kolesnikov A.V., Varlamov E.B., Shabanova N.P., Pochvenno-rastitel'nye usloviya formirovaniya mezofil'nogo bairachno-balochnogo soobshchestva "Biologicheskaya balka" v ozernoi depressii Priel'ton'ya (Soil and vegetation conditions for the formation of mesophilic community "Biologic ravine" at the Elton Lake depression), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2020, Vol. 4, No. 1, pp. 5–17.

Dinesman L.G., *Izmenenie prirody severo-zapada Prikaspiiskoi nizmennosti* (Environmental change in northwestern Caspian Depression), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1960, 160 p.

Doskach A.G., *Prirodnoe raionirovanie Prikaspiiskoi polupustyni* (Natural zoning of Caspian semi-desert), Moscow: Nauka, 1979, 142 p.

Khodashova K.S., *Prirodnaya sreda i zhivotnyi mir glinistyykh polupustyn' Zavolzh'ya* (Natural environment and fauna of the semi-deserts of the Volga region), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1960, 140 p.

Knight K.S., Kurylo J.S., Endress A.G., Stewart J. R., Reich P.B., Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review, *Biological Invasions*, 2007, Vol. 9, pp. 925–937.

Kolesnikov A.V., Bukhareva O.A., Shabanova N.P., Bykov A.V., Usloviya proizrastaniya drevesno-kustarnikovoii rastitel'nosti v balkakh vtoroi terrasy ozernyykh depressii glinistoi polupustyni Zavolzh'ya (Tree and shrubs growth conditions in the ravines of second terraces of lake depressions in the clay semi-desert Transvolga), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2018, Vol. 2, No. 2, pp. 89–99.

Kolesnikov A.V., Bykov A.V., Bukhareva O.A., Shabanova N.P., Bairachnye drevesno-kustarnikovyye soobshchestva

- na pochvakh neodnorodnogo granulometricheskogo sostava v glinistoi polupustyne Zavolzh'ya (Ravine tree-shrub communities on the soils of heterogeneous particle size distribution in the clay semi-desert of Trans-Volga region), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2019, Vol. 3, No. 2, pp. 89–99.
- Lindeman G.V., Abaturov B.D., Bykov A.V., Lopushkov V.A., *Dinamika naseleniya pozvonochnykh zhivotnykh Zavolzhskoi polupustyni* (Dynamics of the population of vertebrates in the Volga semi-desert), Moscow: Nauka, 2005, 250 p.
- Petrov V.V., *Zhizn' lesa i chelovek* (The forest life and human), Moscow: Nauka, 1985, 132 p.
- Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Moscow-Leningrad: Izd-vo Nauka, 1964, Vol. 3, 264 p.
- Rode A.A., Pol'skii M.N., Pochvy Dzhanybekskego stantsionara, ikh morfologicheskoe stroenie, mekhanicheskii i khimicheskii sostav (Soils of Dzhanybek station: morphology, structure, grain size and chemical composition), In: *Pochvy polupustyni Severo-Zapadnogo Prikaspiya i ikh melioratsiya. Po rabotam Dzhanybekskego stantsionara* (Melioration of soils of semi-desert in northwestern Caspian region: studies from Dzhanybek station), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1961, pp. 3–214.
- Safronova I.N., Eshche raz k voprosu o granitse mezhdu stepnoi i pustynnoi zonami v Nizhnem Povolzh'e (To the question of the border between the steppe and desert zones in the Lower Volga region), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2008, No. 4, pp. 334–343.
- Safronova I.N., Kharakteristika rastitel'nosti Pallasovskogo raiona Volgogradskoi oblasti (Characteristics of the vegetation of the Pallasovsky district of the Volgograd region), In: *Bioraznoobrazie i prirodopol'zovanie v Priel'ton'e* (Biodiversity and nature management in Prieltonye), Volgograd: Prin Terra, 2006, pp. 5–9.
- Sapanov M.K., Sizemskaya M.L., Izmenenie klimata i dinamika tselinnoi rastitel'nosti v Severnom Prikaspii (Climate changes and the virgin vegetation dynamics in the Northern Caspian lowland), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 307–320.

УДК 630;631.46,574.42

ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ ДЕРНОВО-КАРБОНАТНЫХ ПОЧВ ПОСЛЕ СПЛОШНОЙ РУБКИ В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА¹

© 2021 г. К. Ш. Казеев^а, *, В. П. Солдатов^а, А. К. Шхапацев^б, Н. Е. Шевченко^с, Е. А. Грабенко^д, О. Ю. Ермолаева^а, С. И. Колесников^а

^а Южный федеральный университет, Стачки, 194/1, Ростов-на-Дону, 344090 Россия

^б Майкопский государственный технологический университет, Первомайская, д. 191, Республика Адыгея, Майкоп, 385000 Россия

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

^д Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, стр. 4, Москва, 119017 Россия

*E-mail: kamil_kazeev@mail.ru

Поступила в редакцию 23.07.2020 г.

После доработки 12.01.2021 г.

Принята к публикации 02.04.2021 г.

В статье рассматриваются результаты изменения за 9-летний период свойств горно-карбонатных почв после сплошной вырубki в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа. В первые 2–3 года после сплошной рубки на участках со слабым и средним уровнями нарушения почвенного покрова, которые занимают большую часть территории вырубki, формируется высоко-травная растительность с повышенным видовым разнообразием по сравнению с контрольными участками леса. Существенно изменяются свойства дерново-карбонатных почв исследуемой территории, особенно физические (температура, влажность, плотность сложения, сопротивление пене-трации) и биологические (разнообразии флоры, численности микроорганизмов, содержание гумуса, активность ферментов). Значения показателей биологических свойств почвы при максимальном нарушении почвенно-растительного покрова непосредственно после рубки леса снижаются более, чем в 10 раз по сравнению с контрольными участками леса. При слабом уровне нарушений вследствие проявления экотонного эффекта отмечены случаи повышения биологической активности почв на 20–50% и более. Биологические свойства почв, особенно ферментативная активность, проявили себя как очень чувствительный индикатор изменений, произошедших вследствие рубки. В ходе восстановительной сукцессии за десятилетний период на участках со средним и сильным нарушением почвенного покрова содержание органического углерода и ферментативная активность почв не достигли контрольных значений.

Ключевые слова: рубки леса, мониторинг, биологическая активность, антропогенное воздействие, сукцессии.

DOI: 10.31857/S0024114821040069

Леса Западного Кавказа являются одними из самых разнообразных и продуктивных природных экосистем России. Пихтовые и пихтово-буковые леса требуют особого внимания при ведении лесного хозяйства в Краснодарском крае и Адыгее, так как они в наименьшей степени нарушены антропогенным воздействием и могут считаться эталонными. Однако эти леса в настоящее время подвергаются значительному антропогенному прессу, связанному с повышающейся рекреационной нагрузкой, строительством баз отдыха,

дорог, линий электропередач и т.д. В бассейне р. Белой естественная растительность верхнего горного пояса образована в основном двумя формациями с участием темнохвойных пород: пихтовой и буково-пихтовой, причем последняя преобладает. Рубки лесов приводят к изменению растительности и животного мира, деградации почвенного покрова, развитию эрозионных процессов (Дымов, 2017). В горах в условиях гумидного климата и расчлененного рельефа рубка леса может приводить к полной деградации почв в результате уничтожения лесной подстилки, обесструктурирования, уплотнения, смыва почв и т.д. Общая площадь территории вырубok в Краснодарском крае по расчетам М.В. Придня с соавт. (2009) составила

¹ Исследование выполнено при государственной поддержке ведущих научных школ Российской Федерации (НШ-3464.2018.11; НШ-2511.2020.11).

5539 км² и достигает 38% всей площади лесов в регионе, что в 3 раза превышает площадь лесов Кавказского биосферного заповедника. Время восстановления биоразнообразия в буковых лесах Кавказа после рубки составляет 50–55 лет (Придня, Ромашин, 2001; Щербина, 2006). В дубравах украинского Полесья, сходных по условиям произрастания с дубравами Северного Кавказа, при большей обеспеченности теплом и светом этот процесс занимает около 40–45 лет (Ткачук, 2007).

Лесные экосистемы, формирующиеся на известняковых породах, имеют широкое распространение на территории Западного Кавказа и значительно отличаются от таковых на бескарбонатных породах. Сложенные юрскими известняками Фишт-Оштенский массив и Лагонакское нагорье представляют большой интерес из-за разнообразия условий местообитания, растительных сообществ и богатства флоры. Почвы известняковых массивов Кавказа – это дерново-карбонатные почвы (рендзины), которые как азональные встречаются во многих районах земного шара (Вальков и др., 2007). В лесных зонах Северного Кавказа эти почвы распространены на площади более 1.2 млн. га в горных территориях под разными растительными ассоциациями на карбонатном элювии известняков, доломитов и мергелей (Вальков и др., 2008). В Классификации и диагностике почв России (2004) года они обозначены как темногумусовые карболитоземы, согласно Мировой реферативной базе почвенных ресурсов WRB – Rendzic leptosol. В условиях Западного Кавказа рендзины встречаются среди зональных бурых и серых лесных почв. Генезис дерново-карбонатных почв в значительной мере отличается от условий почвообразования зональных бурых и серых лесных почв (Вальков и др., 2007; Казеев и др., 2012).

Оценка качества почвы является важной составляющей мониторинга окружающей среды и, наряду с оценками техногенного загрязнения, включает весь комплекс экологических функций почв (Bünemann et al., 2018). Биологические свойства почв имеют большой потенциал для оценки экологического состояния почв (Колесников и др., 2014; Karlen et al., 2019; Kolesnikov et al., 2019; Казеев и др., 2020). В почвах вырубок может быть как активизация биологических процессов (Горшенин, Щербакова, 1972; Краснощеков, Сорокин, 1988; Adamczyk et al., 2015; Молчанов и др., 2017), так и снижение их интенсивности (Казеев и др., 2012). Вследствие рубок изменяется ферментативная активность почв (Казеев и др., 2012; Trasar-Serreda et al., 2008; Paz-Ferreiro et al., 2010; Brackin et al., 2013). Рубки способствуют оживлению процессов минерализации органических веществ, о чем свидетельствует повышение активности уреазы (Горшенин, Щербакова, 1972). При этом усиливаются окислительно-восстановительные про-

цессы, диагностируемые по активности дегидрогеназы и каталазы. Активность инвертазы в почве вырубок снижается, что, возможно, связано с уменьшением количества корней, служащих основными ее поставщиками в почве. Однако есть данные, свидетельствующие о слабой связи ферментативной активности с изменениями в содержании углерода и азота в почве, что можно объяснить значительной ролью абиотической регуляции активности ферментов на вырубках (McDaniel et al., 2013). На содержание органического вещества и биологические параметры в лесных почвах значительное влияние оказывает сукцессионный статус (Дымов, 2017; Лукина и др., 2018; Шевченко и др., 2019) и пожары (Дымов и др., 2018; Богородская и др., 2019).

Цель работы – исследовать динамику изменения физических и биологических свойств дерново-карбонатных почв известняковых массивов Западного Кавказа после рубки леса.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Характеристика лесных насаждений и лесорастительных условий

Исследуемая территория расположена в 10 км от поселка Гузерипль (Республика Адыгея) на высоте 1635 м. над ур. моря. Климатические условия характеризуются повышенным увлажнением, количество осадков за год составляет в среднем 1795 мм. Среднегодовая температура равна 9.8°C, температура июля 19°C, января –3°C (Козунь и др., 2013). Основные лесобразующие породы – бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky) и пихта кавказская (*Abies nordmanniana* (Steven) Spac). Формула преобладающего состава леса – 7.8П2.1Бк (Грабенко, Татаренко, 2010). Средний диаметр древостоя у пихты от 24 до 80 см (в среднем 44.4 см), бука от 8 до 44 см (в среднем 28.2 см). Среднее значение густоты – 665 деревьев на 1 га.

Вырубка 2010 г. представляет собой выровненный участок верхней части склона, полностью лишенный растительности. Поверхность почвы на вырубке очень сильно нарушена тяжелой техникой. Для таких сильнонарушенных почв предложено новое таксономическое определение турбоземов детритных на механически нарушенных участках лесосек (Дымов, 2017). Исследования проводили в 2010–2020 гг. на участках вырубки с разной степенью нарушения почвенного покрова. Для этого были выделены участки со слабым (I), средним (II), сильным (III) и очень сильным (IV) уровнем антропогенного нарушения почвы. Критерием выделения были площадь и степень повреждения, определяемые по мощности скальпирования почвы, ее перемешивания и погребения в результате работы тяжелой техники. В большинстве случаев степень нарушения уменьша-

лась от дороги (очень сильная) до границы вырубки (слабая). В качестве контроля (0) взят участок буково-пихтового леса, граничащий с вырубкой. Почва дерново-карбонатная выщелоченная слабокаменистая суглинистая на элювии известняков (карболитозем темногумусовый).

Методы исследования

Геоботанические описания проводились по общепринятым методикам в соответствии со стандартными подходами (Миркин, Наумова, 2012). Видовая принадлежность растений определялась по региональным определителям (Косенко, 1970; Зернов, 2006). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). Обилие видов оценивалось по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 2001): *r* – вид на площадке встречен в единичном экземпляре; + – вид имеет проективное покрытие до 1%; 1 – вид имеет покрытие от 1 до 5%; 2 – от 5 до 25%; 3 – от 25 до 50%; 4 – от 50 до 75%; 5 – выше 75%.

Экспедиционные и лабораторно-аналитические исследования выполнены с использованием общепринятых в экологии, биологии и почвоведении методов. Были исследованы температура, влажность, плотность почв, заложены разрезы и прикопки, определена численность микроорганизмов, ферментативная активность. Влажность почвы в лаборатории определяли весовым методом и в полевых условиях влагомером Thetaprobe (EIJKELKAMP, Нидерланды) в 10-кратной повторности на каждом участке. Температуру почв определяли послойно при отборе образцов (0, 5, 10, 20, 30 см) электронным термометром HANNA СНЕСТЕМП (HANNA, Германия). Плотность почвы определяли объемно-весовым методом в 3-кратной повторности. Твердость почв – сопротивление пенетрации – определяли в полевых условиях пенетрометром EIJKELKAMP (Нидерланды) до глубины 50 см каждые 5 см в 10-кратной повторности.

Активность каталазы, инвертазы и дегидрогеназы определяли по разложению соответствующих субстратов: перекиси водорода, сахарозы и трифенилтетразолия хлористого. Содержание гумуса определяли бихроматным методом по И.В. Тюрину в модификации Никитина (Казеев и др., 2016). Численность аммонифицирующих бактерий определяли посевом на мясо-пептонном агаре. Численность микроскопических грибов учитывали на подкисленной среде Чапека. Обилие азотфиксирующих бактерий рода *Azotobacter* определяли на среде Эшби методом комочков обрастания. Общая численность микроорганизмов и водорослей определена люминесцентно-микроскопическим методом в 3–6-кратной повторности. Для определения различий в уровне биогенности и биологической активности разных почв

определяли интегральный показатель биологического состояния (ИПБС) почвы. Этот показатель оценивает совокупность биологических показателей, выраженных в разных единицах, и позволяет нивелировать случайные колебания, характерные для большинства биологических параметров. Для расчета ИПБС за 100% принимается максимальное значение каждого из показателей и по отношению к нему в процентах выражается значение этого же показателя в остальных образцах:

$$B_1 = (B_x / B_{\max}) \times 100\%,$$

где B_1 – относительный балл показателя, B_x – фактическое значение показателя, B_{\max} – максимальное значение показателя.

После этого рассчитывают средний оценочный балл изученных показателей ИПБС почвы – аналогично расчету относительного балла показателя.

Статистическая обработка результатов исследования проведена с использованием статистического пакета Statistica 10.0 и Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ботаническая характеристика в зависимости от степени нарушенности территории

Уже через год на вырубке появился травяной покров, отмечено снижение повреждений (колеи, борозд и др.) от работы тяжелой техники. Через три года после рубки леса в июне 2013 г. на контрольной площадке в лесу насчитали 20 видов растений с доминированием *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis*. В 2015 г. видовой состав насчитывал 37 видов (таблица 1). Первый ярус (древесный) образует пихта Нордманна (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach) со значительным участием бука восточного (*Fagus orientalis* Lipsky) и клена Траутфеттера (*Acer trautvetteri* Medw.). Кроме этих деревьев в состав древесного яруса в незначительном количестве примешиваются рябины (*Sorbus aucuparia* L., *S. caucasica* Zinserl.). Высота древесного яруса в среднем составляет 30 м, сомкнутость 0.5. Подъярус (высота 5–15 м, сомкнутость 0.2–0.4) слагают те же виды деревьев: *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach., *Fagus orientalis* Lipsky, *Acer trautvetteri* Medw., *Sorbus aucuparia* L., *S. caucasica* Zinserl. Кустарниковый ярус не выражен, но из кустарников изредка встречается жимолость восточная (*Lonicera orientalis* Lam.). Разреженный древесный полог, а также хорошее увлажнение создают благоприятные условия для развития травяного яруса. Второй ярус (травяной) имеет проективное покрытие более 80% и среднюю высоту травостоя – 70 см. Обычными видами с проективным покрытием до 50% (3) являются бор раскидистый (*Milium effusum* L.), купена мутовчатая (*Polygonatum verticillatum* (L.) All.), подмаренник душистый (*Galium odoratum* (L.) Scop.), щитовник мужской

Таблица 1. Сравнительная характеристика фитоценозов вырубki и контрольного участка

Исследуемые участки	Контроль, лес (0)	Слабое нарушение (I)	Среднее нарушение (II)	Сильное нарушение (III)	Очень сильное нарушение (IV)
Тип фитоценоза	Лесной	Опушечно-лесной	Луговой	Луговой	Пионерное
Ярусность	2	3	—	—	—
Древесный ярус	<i>Abies nordmanniana</i> <i>Fagus orientalis</i> <i>Acer trautvetteri</i>	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>Acer trautvetteri</i>	—	—	—
Кустарниковый ярус	не выражен	<i>Rubus caucasicus</i> , <i>Ribes Biebersteini</i> , <i>Lonicera orientalis</i>	—	—	—
Травяной ярус	<i>Milium effusum</i> , <i>Polygonatum verticillatum</i> , <i>Galium odoratum</i> и др.	<i>Petasites hybridus</i> , <i>Polygonatum verticillatum</i> и др.	<i>Poa longifolia</i> , <i>Symphytum asperum</i> , <i>Petasites hybridus</i> и др.	<i>Galega orientalis</i> , <i>Poa longifolia</i> <i>Symphytum asperum</i> и др.	<i>Rumex confertus</i> , <i>Plantago major</i> <i>Trifolium ambiguum</i> , <i>Carex contigua</i>
Высота травостоя, см	70	120	155	95	36
Проективное покрытие травяного яруса, %	80	100	100	95	10
Число видов	37	51	36	29	14

(*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott), мятлик длиннолистный (*Poa longifolia* Trin.).

На участках вырубki, имеющих слабую степень антропогенной нагрузки, видовой состав более разнообразен и насчитывает 51 вид растений. Вертикальная структура сообщества трехъярусная. 1-й ярус (древесный) состоит из рябин (*Sorbus aucuparia* L., *S. caucasica* Zinserl) и клена Траутфеттера (*Acer trautvetteri* Medw.). Единично представлены пихты (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach) и буки (*Fagus orientalis* Lipsky.). На этих площадках отмечены в незначительном числе яблони (*Malus orientalis* Uglizk.). Древесный ярус имеет неравномерную плотность (сомкнутость 0.5–0.3), его высота варьирует от 35 до 15 м. 2-й ярус (кустарниковый) выражен хорошо, его проективное покрытие до 60%. Его образует ежевика кавказская (*Rubus caucasicus* Focke) и смородина кавказская (*Ribes biebersteinii* Berl.), менее обильна жимолость восточная (*Lonicera orientalis* Lam.). Наибольшую степень проективного покрытия имеет ежевика кавказская (*Rubus caucasicus* Focke), покрывающая на отдельных участках до 50% площади. 3-й ярус (травяной) выражен хорошо, его проективное покрытие составляет 100%. Высота травостоя варьирует от 100 до 166 см и в среднем составляет 120 см. Видами, имеющими наибольшее обилие среди травянистых растений, являются белокопытник гибридный (*Petasites hybridus* (L.) Gaertn. B. Mey. & Scherb.) и мятлик узколистный (*Poa longifolia* Trin.). Среди других видов наиболее представлены виды субальпийского высокоотра-

вья (2): ясколка даурская (*Cerastium davuricum* Fisch. Ex Spreng.), щитовник мужской (*Dryopteris filix – mas* (L.) Schott.), гравилат городской (*Geum latilobum* Somm. et Levier.), ясменник кавказский (*Asperula caucasica* Pobed), бутень золотистый (*Chaerophyllum aureum* L.) и др.

Сообщества, имеющие среднюю степень антропогенной нагрузки, обеднены по составу (36 видов) и, по сути, представляют собой субальпийские высокоотравные поляны. Из деревьев встречаются только клены Траутфеттера (*Acer trautvetteri* Medw.), единично отмечены пихта кавказская (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach), бук восточный (*Fagus orientalis* Lipsky.) и яблоня (*Malus orientalis* Uglizk.). Из кустарников отмечена только ежевика кавказская (*Rubus caucasicus* Focke). Проективное покрытие травяного яруса около 100%, высота травостоя в среднем составляет 155 см в его основе окопник жесткий (*Symphytum asperum* Lepech.), белокопытник гибридный (*Petasites hybridus* (L.) Gaertn. B. Mey. & Scherb.) и мятлик длиннолистный (*Poa longifolia* Trin.). Для сообщества константными являются виды субальпийского высокоотравья, характерные для обедненных и деградированных вариантов субальпийских высокоотравных лугов, такие как козлятник восточный (*Galega orientalis* Lam.), ясколка даурская (*Cerastium davuricum* Fisch. Ex Spreng.) и др. Обычными являются такие высокоотравные виды, как молочай длиннорогий (*Euphorbia macroceras* Fisch. et C.A. Mey.), девясил высокий (*Inula helenium* L.), лютик кавказский (*Ra-*

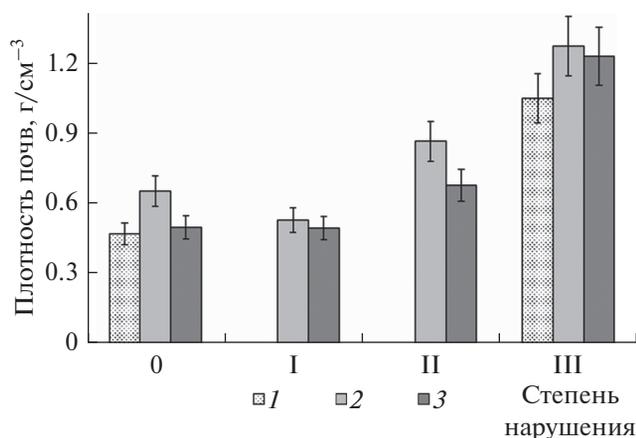


Рис. 1. Влияние рубки леса на плотность сложения почв (0–10 см) с разной степенью нарушения почвенного покрова, 2010–2019 г. 1 – 2010 г., 2 – 2012 г., 3 – 2019 г.

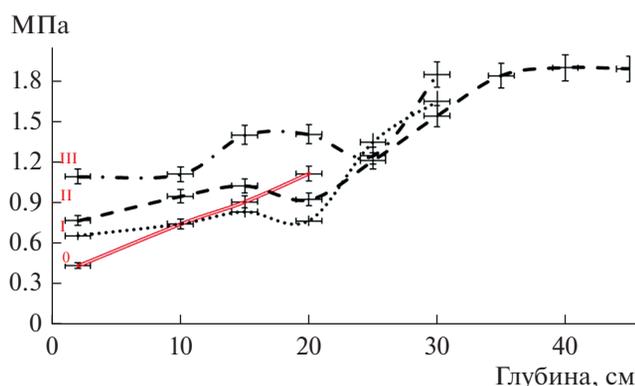


Рис. 2. Сопротивление пенетрации почв вырубки с разной степенью нарушения почвенного покрова (2011 г., $N = 10$). 0–III – степень нарушения.

nunculus caucasicus Bieb) и др. Снижение роли таких представителей пышного субальпийского высокоотравья, как живокость опушенноплодная (*Delphinium dasycarpum* Stev. ex DC.), живокость пирамидальная (*D. pyramidatum* Albov), мытник черно-пурпурный (*Pedicularis atropurpurea* Nord.), герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.) и др. свидетельствует о нарушении этого сообщества. В то же время снижение роли видов, характерных для нарушенных местообитаний при достаточной влажности почвы (например, *Rumex alpinus* L., *Urtica dioica* L., *Cerastium davuricum* Fisch. ex Spreng.), свидетельствуют о некотором восстановлении этих фитоценозов. На участках с максимальной степенью нарушения (в основном грунтовая дорога) растительность практически отсутствует.

Изменение физических свойств

На исследуемой территории были выявлены значительные изменения физических свойств

почв. Непосредственно после рубки леса плотность сложения почв вырубки значительно повысилась, по сравнению с значениями под лесом (рис. 1). Переуплотнение вызвано работой тяжелой техники, которая нарушила сложение горизонтов и привела к общему уплотнению почв. Изменение плотности почвы в результате вырубки леса сохраняется в течение всего времени наблюдения. При этом степень увеличения плотности почв зависела от уровня нагрузки на исследуемую территорию. Повышенной плотностью обладают почвы с максимальным уровнем антропогенного воздействия. Через три года плотность сложения почвы на участках вырубки со средней и высокой степенью деградации также была выше (0.8–1.3 г см⁻³), чем в почве контрольного участка (0.8 г см⁻³). В то же время на участке со слабым нарушением плотность почвы была меньше, чем на контрольном. Это связано с увеличением поступления растительных остатков в почву вследствие формирования высокотравной флоры при лучшей освещенности на периферии вырубки. Поэтому здесь формируется более мощный органомогенный горизонт и, в связи с обильным ростом травяной растительности, больший объем почвы пронизан корнями.

Уплотнение почвы на выручке приводит и к изменению ее твердости, измеренной по сопротивлению проникновению (пенетрации). Этот показатель отражает противодействие, которое испытывают при росте корни растений. Его повышение негативно влияет на продуктивность растений. В результате исследований было выявлено повышение значений показателя на нарушенных участках вырубки (рис. 2). При этом в первый год исследований на выручке были отмечены инверсии профильного распределения твердости почв, связанные с нарушениями естественного сложения почвы.

Изменение биологической активности

Рубка леса привела к снижению значений различных биологических показателей: интенсивности дыхания почвы, активности почвенных ферментов и содержания гумуса. Изменения биологических свойств дерново-карбонатных почв касаются не только верхних горизонтов, но, прежде всего, характера их распределения по почвенному профилю. Биологическая активность снижается вниз по профилю рендзин в меньшей степени, чем в зональных горно-лесных почвах. Это объясняется карбонатностью почвообразующих пород рендзин, которая повышает pH, содержание элементов питания и гумуса (Казеев и др., 2012). Кроме того, изменения профильного распределения биологических показателей связано с нарушением поверхности почв, кое-где с частичным скальпированием, а также с гидротермическим

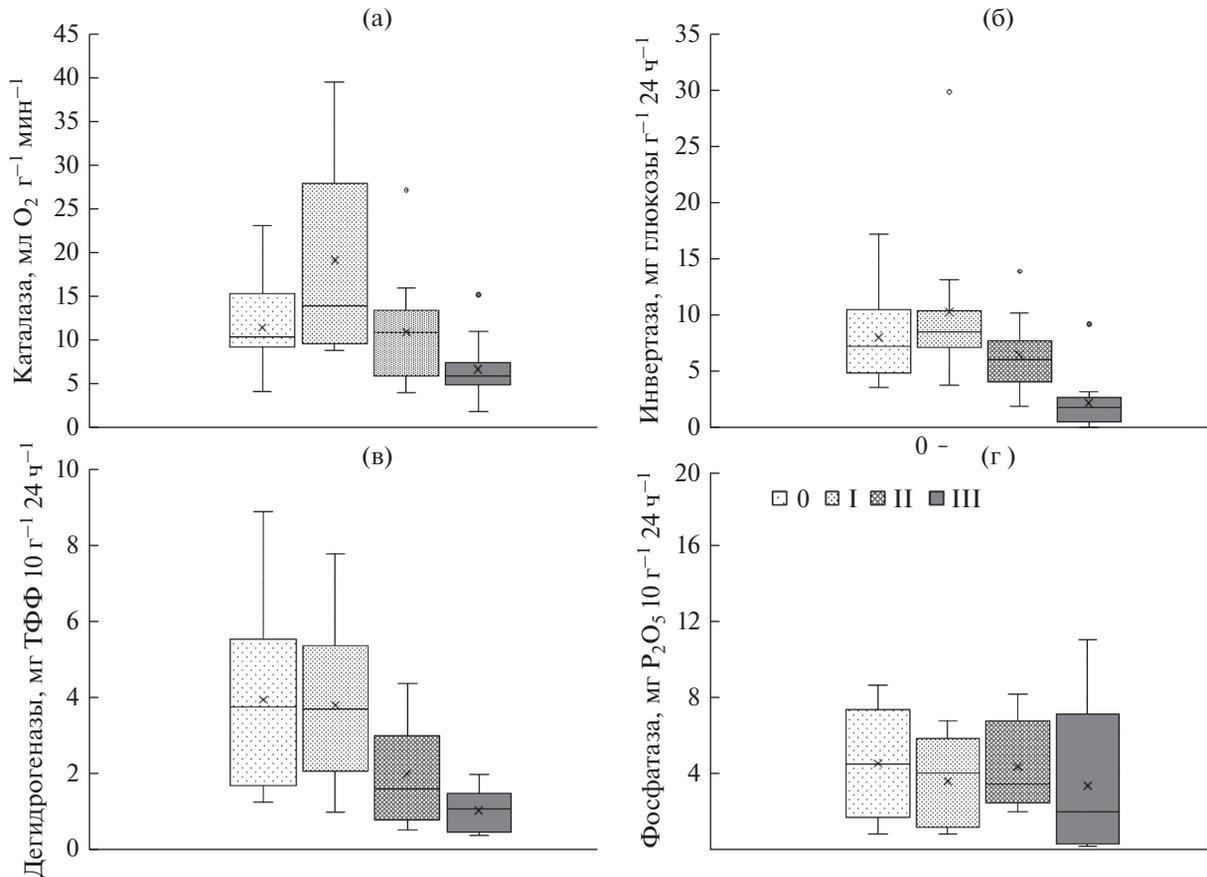


Рис. 3. Ферментативная активность почв вырубки с разной степенью нарушения почвенного покрова, 2010–2020 гг. ($N = 30$). а – каталаза, б – инвертаза, в – дегидрогеназы, г – фосфатаза. 0 – III – степень нарушения.

режимом почв исследуемых участков. Различия сохраняются в течение всего периода наблюдения и оказывают прямое воздействие на химические и биологические процессы. В связи с повышением уровня солнечной инсоляции на вырубке температура почв значительно выше, а влажность ниже, по сравнению с контрольными значениями в лесу. При этом повышение температуры почвы на вырубке не приводит к ее иссушению, что особенно важно для почвенной биоты и биологических процессов.

Ферментативная активность в течение всего срока наблюдения различается на участках вырубки в зависимости от степени нарушения и вида фермента (рис. 3). Значительный материал, усредненный за 10 лет, позволил показать значительное ингибирование активности всех исследуемых ферментов в почвах участков вырубки со средним и, особенно, сильным нарушением. Однако на участках со слабым нарушением, расположенных на периферии вырубки, активность каталазы и инвертазы достоверно выше контрольных значений. Активность фосфатазы и дегидрогеназ здесь достоверно не отличается от почвы под лесом. Особенно значительное изменение активно-

сти ферментов отмечено в первый год после вырубки леса. Активность гидролаз по сравнению с активностью оксидаз уменьшилась сразу после вырубки леса и увеличилась через год. Это связано со сложным сочетанием гидротермических условий с началом сукцессионных изменений растительности, разным уровнем проявления эрозии и др. В дальнейшем активность ферментов разных групп приближается к контрольным значениям, за исключением дегидрогеназы, активность которой на участке со средним и высоким уровнем нарушения почвенного покрова через год снижается вдвое, через 2 года – в 11 раз, а активность инвертазы полностью ингибируется. Высокое варьирование и разнонаправленность биологической активности зависит от множества факторов, включая степень нарушения, тип почвы, запас органических веществ, тип растительности (Молчанов и др., 2017).

Применение интегральной оценки при диагностике влияния вырубки выявило существенное снижение значений ИПБС на нарушенном участке. Непосредственно после рубки леса уменьшение составило 28% для поверхностных горизонтов и 24% для всего профиля. Согласно

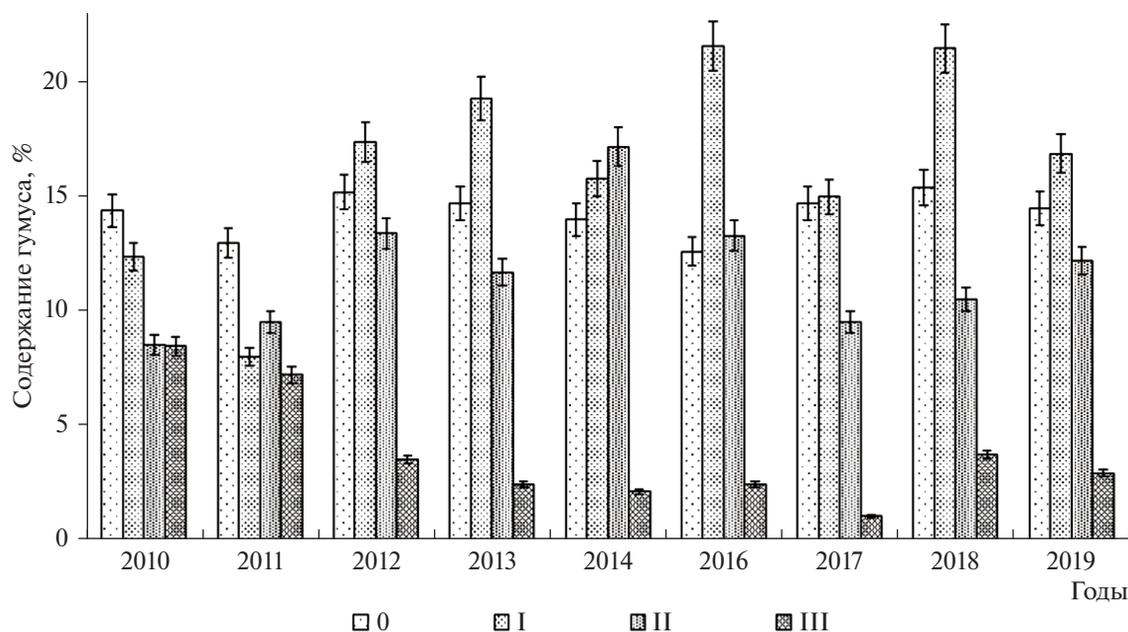


Рис. 4. Динамика содержания гумуса на участках вырубке с разной степенью нарушения почвенно-растительного покрова (0–10 см), 2010–2019 гг. 0–III – степень нарушения.

классификации С.И. Колесникова с соавт. (2014) при вырубке леса и связанной с этим работы техники произошло значительное нарушение экологических функций почвы. Вследствие нарушения почвенного покрова, уничтожения лесной подстилки, увеличения плотности почвы произошло снижение общей мощности гумусового горизонта почвы на некоторых участках. Профильное изменение значений ИПБС отражает особенности внутрипрофильного распределения отдельных биологических показателей. В контрольной дерново-карбонатной почве следует типичное для лесных почв почти двукратное снижение ИПБС вниз по профилю на глубине 10–20 см с некоторым относительным увеличением на глубине полуметра, связанным, как уже отмечали ранее, с близостью карбонатных пород. Нарушение слоения почвы и утрата самого биогенного горизонта подстилки привела к тому, что на вырубке практически не было отмечено снижения значений ИПБС по почвенному профилю. Вслед за небольшим снижением значений ИПБС на глубине 10 см следует его относительный рост почти до значений поверхностного горизонта. Это явление в значительной мере отличает почву вырубке от почвы контрольного участка леса.

Мониторинг содержания гумуса в дерново-карбонатных почвах вырубке показал значительные различия на разных участках. Степень изменения зависит от уровня исходного нарушения почвенно-растительного покрова. Выявлены разные закономерности изменения содержания гу-

муса на участках вырубке со слабым, средним и сильным уровнем нарушений при вырубке и тралевке леса после 2010 г. (рис. 4). Возможно значительное сокращение содержания гумуса на участке с сильным нарушением поверхности почвы. При этом в условиях обильного увлажнения и расчлененного рельефа резко усиливаются процессы водной эрозии, которые приводят к смыву верхнего гумусированного горизонта, укорачиванию гумусового профиля, повышению каменистости почв, а местами, выходу на поверхность карбонатного элювия и массивных плит известняка. Содержание гумуса при этом неуклонно снижается.

Второй вариант изменений – это постепенное восстановление содержания гумуса в почвах на участках со средним антропогенным нарушением. При этом снижение гумуса в первые годы после рубки леса сменяется его постепенным восстановлением в последующие годы при усилении роли травянистой флоры. Содержание гумуса при этом приближается к контрольным значениям, но степень его варьирования весьма высока, что связано с локальными особенностями рельефа и растительности.

На участках со слабым нарушением почвенно-растительного покрова происходит прогрессирующее увеличение содержания гумуса сверх контрольных значений уже через два года. Это связано с сукцессионным изменением растительности, сопровождаемым повышением разнообразия и продуктивности высокотравной

растительности. Повышенная инсоляция на открытых после рубки леса пространствах приводит к бурному росту травяной растительности и, как следствие, усилению дернового и гумусо-аккумулятивного процессов. А замедленное разложение ее остатков вследствие короткого периода биологической активности приводит к быстрому образованию мощной оторфованной подстилки. Со временем дерново-карбонатные почвы могут переходить в перегнойно-карбонатные. В результате слабонарушенные участки за счет экотонного (опушечного) эффекта превосходят контрольные значения леса по биоразнообразию флоры и биологической активности почвы. Здесь отмечены случаи значительного повышения активности разных ферментов на вырубке относительно контрольных значений. Об активизации ферментов и дыхания почв на некоторых участках вырубок благодаря активным процессам разложения и минерализации мертвых корней и накопившегося древесного опада и отходов лесозаготовки сообщали и другие исследователи (Adamczyk et al., 2015; Молчанов и др., 2017). Кроме того на участках вырубки формируются микроклиматические условия, способствующие повышению биологической активности (Дымов, 2017; Молчанов и др., 2017). Некоторые показатели биологической активности, например почвенное дыхание, в значительной мере определяются влажностью почвы (Махныкина и др., 2020).

Динамика активности почвенных ферментов также различна в течение первых 10 лет после вырубки леса. Активность каталазы изменяется с такими же закономерностями, как и для содержания гумуса. Активность инвертазы и дегидрогеназ варьируют в значительно больших пределах, чем активность каталазы. Однако для обоих ферментов выявлен одинаковый характер динамики. Высокая степень нарушения приводит к значительному понижению значений практически без тренда к восстановлению. При слабом нарушении почв после первых лет значительного возрастания ферментативной активности на 70–200% значения дегидрогеназ и инвертазы начинают снижаться. Активность дегидрогеназ уже через 5 лет снижается ниже контроля, активность инвертазы, снижаясь, все также и через 9 лет выше контрольных значений примерно на 30%.

ВЫВОДЫ

1. Уровень деградации почвенных свойств зависит от степени нарушения почвенно-растительного покрова при рубке и тралевке леса. В почвах вырубки значительно увеличилась плотность сложения почв и сопротивление пенетрации.

2. В первые годы после рубки леса на свободных участках формируется более разнообразная высоко-котравная горно-луговая растительность. Разнооб-

разие повышается, в основном, за счет высоко-котравных и синантропных видов.

3. В почвах участков с разной степенью нарушения может происходить разнонаправленное изменение содержания гумуса. При сильном нарушении снижение может превысить 80% от первоначального содержания. На участках слабого нарушения почв при развитии травянистой растительности содержание гумуса может достоверно увеличиться.

4. Активность ферментов в почвах вырубки в значительной степени различается в зависимости от степени нарушения, времени с момента рубки и вида фермента. В целом ферментативная активность после сведения леса ингибируется, однако возможно и повышение активности ферментов, особенно на начальном этапе зарастания вырубки и на участках слабого нарушения.

5. Значения ИПБС через 2 года после рубки леса снижаются в ряду лес (100) → слабое нарушение (92) → среднее нарушение (71) → сильное нарушение (59) → очень сильное нарушение (20). Через 10 лет на участках со значительным нарушением полного восстановления биологических свойств почв не произошло.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богородская А.В., Кукавская Е.А., Каленская О.П., Буряк Л.В.* Микробиологическая оценка состояния почв хвойных лесов Средней Сибири после пожаров разной интенсивности // Лесоведение. 2019. № 2. С. 138–156.
- Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И.* Почвы юга России: генезис, география, классификация, использование и охрана. Ростов-на-Дону: Изд-во Эверест, 2008. 276 с.
- Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И., Кутровский М.А.* Почвообразование на известняках и мергелях. Ростов-на-Дону: Ростиздат, 2007. 198 с.
- Горшенин Н.М., Шербакова О.Н.* Влияние рубок на биологическую активность дерново-подзолистой супесчаной почвы // Почвоведение. 1972. № 5. С. 115–123.
- Грабенко Е.А., Татаренко Н.П.* Зависимость лесорастительных и почвенных условий от абсолютной высоты в буково-пихтовых лесах Северо-Западного Кавказа // Вестник Майкопского государственного технологического университета. 2010. № 1. С. 134–138.
- Дымов А.А.* Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.
- Дымов А.А., Старцев В.В., Зуева О.М.* Углерод водорастворимых соединений в лесных почвах и его постпирогенная динамика (на примере республики Коми) // Лесоведение. 2018. № 5. С. 359–371.
- Зернов А.А.* Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий Изд-во: КМК, 2006. 664 с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Акименко Ю.В., Даденко Е.В.* Методы биодиагностики наземных экосистем.

- Ростов-на-Дону: Изд-во Южного фед. университета, 2016. 356 с.
- Казеев К.Ш., Кутровский М.А., Даденко Е.В., Везденеева Л.С., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Влияние карбонатности пород на биологические свойства горных почв Северо-Западного Кавказа // Почвоведение. 2012. № 3. С. 327–335.
- Казеев К.Ш., Трушков А.В., Одабашиян М.Ю., Колесников С.И. Постагрогенное изменение ферментативной активности и содержания органического углерода чернозема в первые 3 года залежного режима // Почвоведение. 2020. № 7. С. 901–910.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 2004. 342 с.
- Козунь Ю.С., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Влияние климата на биологические свойства почв юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного фед. университета, 2013. 112 с.
- Колесников С.И., Жаркова М.Г., Везденеева Л.С., Кутузова И.В., Молчанова Е.В., Зубков Д.А., Казеев К.Ш. Оценка экотоксичности тяжелых металлов и нефти по биологическим показателям чернозема // Экология. 2014. № 3. С. 158–163.
- Косенко И.С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос. 1970. 614 с.
- Краснощекоев Ю.Н., Сорокин Н.Д. Почвенно-экологические изменения на вырубках и гарях Восточного Хэнтэя (МНР) // Почвоведение. 1988. № 1. С. 117–127.
- Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е., Горнов А.В., Кузнецова А.И., Гераськина А.П., Смирнов В.Э., Горнова М.В., Ручинская Е.В., Анищенко Л.Н., Тебенькова Д.Н., Данилова М.А., Бахмет О.Н., Крышень А.М., Князева С.В., Шашков М.П., Быховец С.С., Чертов О.Г., Шанин В.Н. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
- Махныкина А.В., Прокушкин А.С., Меняйло О.В., Верхопец С.В., Тыхков И.И., Урбан А.В., Рубцов А.В., Кошурникова Н.Н., Ваганов Е.А. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: Эмиссия как функция температуры и влажности почвы // Экология. 2020. № 1. С. 51–61.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М: Логос., 2001. 264 с
- Молчанов А.Г., Курбатова Ю.А., Ольчев А.В. Влияние сплошной вырубки леса на эмиссию CO₂ с поверхности почвы // Известия РАН. Серия биологическая, 2017. № 2. С. 190–196.
- Придня М.В., Ромашин А.В. Биологическое разнообразие лесов курортных комплексов Кубани и их оздоравливающее значение // Наука Кубани. 2001. №1. С. 3–10.
- Придня М.В., Ромашин А.В., Пиньковский М.Д. Экосистемные услуги лесов Западного Кавказа // Успехи современного естествознания. 2009. №11. С. 9–20.
- Рабочая группа IUSS WRB. 2015. Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014, исправленная и дополненная версия 2015. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах № 106. ФАО, Рим. М.: Изд-во МГУ, 2018. 204 с.
- Ткачук В.И. Динамика биоразнообразия в дубовых лесах влажных сугрудков центрального Полесья после сплошных вырубок // Лесоводство и агролесомелиорация, Харьков. 2007. Вып. 111. С. 73–79.
- Французов А.А. Флористическая классификация лесов с *Fagus orientalis* Lipsky и *Abies nordmanniana* (Stev.) Sprach в бассейне реки Белой (Западный Кавказ) // Растительность России. 2006. № 9. С. 76–85.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Горнов А.В., Грабенко Е.А., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176.
- Щербина В.Г. Динамика деструкции листового опада в рекреационных буковых биогеоценозах. // Экологический вестник Северного Кавказа. 2006. Т. 2. № 2. С. 5–9.
- Adamczyk B., Adamczyk S., Kukkola M., Tamminen P., Smolander A. Logging residue harvest may decrease enzymatic activity of boreal forest soils // Soil Biology & Biochemistry. 2015. V. 82. P. 74–80.
- Brackin R., Robinson N., Lakshmanan P., Schmidt S. Microbial function in adjacent subtropical forest and agricultural soil // Soil Biology & Biochemistry 2013. V. 57. P. 68–77.
- Bünemann E.K., Bongiorno G., Bai Z., Creamer R.E., De Deyn G., Goede R., Flesskens L., Geissen V., Kuypers T.W., Mäder P., Pulleman M., Sukke W.I., Groenigen J.W., Brussaard L. Soil Quality – A Critical Review // Soil Biology and Biochemistry. 2018. V. 120. P. 105–125.
- Karlen D.L., Veum, K.S., Sudduth K.A., Obrycki J.F., Nunes M.R. Soil Health assessment: Past Accomplishments, Current Activities, and Future Opportunities // Soil & Tillage Research. 2019. V. 195. 104365.
- Kolesnikov S.I., Timoshenko A.N., Kazeev K.S., Akimenko Y.V., Soldatov A.V. Comparison of ecotoxicity of nickel and iron oxides and their nanoforms // Rasayan J. Chemistry, 2019. V. 12(2). P. 549–553.
- McDaniel M.D., Kaye J.P., Kaye M.W. Increased temperature and precipitation had limited effects on soil extracellular enzyme activities in a post-harvest forest // Soil Biology & Biochemistry. 2013. V. 56. P. 90–98.
- Paz-Ferreiro J., Trasar-Cepeda C., Leirós M.C., Seoane S., Gil-Sotres F. Effect of management and climate on biochemical properties of grassland soils from Galicia (NW Spain) // European J. Soil Biology. 2010. V. 46. I. 2. P. 136–143.
- Trasar-Cepeda C., Leirós M.C., Gil-Sotres F. Hydrolytic enzyme activities in agricultural and forest soils. Some implications for their use as indicators of soil quality // Soil Biology & Biochemistry, 2008. V. 40. I. 9. P. 2146–2155.

Changes in the Properties of Calcareous Soils after Clearcutting in the Coniferous-Deciduous Forests of the Northwestern Caucasus

K. Sh. Kazeev^{1,*}, V. P. Soldatov¹, A. K. Shkhatsev², N. Ye. Shevchenko³, Ye. A. Grabenko⁴, O. Yu. Yermolaeva¹, and S. I. Kolesnikov¹

¹*Southern Federal University, Stachki pr., 194/1, Rostov-On-Don, 344090 Russia*

²*Maykop State Technological University, Pervomayskaya st., 191, Maykop, 385000 Russia*

³*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya st., 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russia*

⁴*Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Staromonetny In., 29, Moscow, 119017 Russia*

*E-mail: kamil_kazeev@mail.ru

The article examines the results of changes in the properties of mountain-calcareous soils after complete felling in the coniferous-deciduous forests of the North-West Caucasus over a 9-year period. In the first 2–3 years after the clearcutting, in areas with low and medium levels of disturbance of the soil cover, which constitute the most part of the felling area, tall grass vegetation forms with an increased species diversity compared with the control forest areas. The properties of calcareous soils of the study area change significantly, especially the physical ones (temperature, humidity, bulk density, penetration resistance) and biological (flora diversity, number of microorganisms, humus content, enzyme activity). The biological properties' indicators' values of soils on areas with maximum disturbance of the soil and vegetation cover are reduced by more than 10 times in comparison with the control plots immediately after the felling. The low level disturbances due to the manifestation of the ecotonic effect can actually cause an increase in the biological activity of soils by 20–50% or more. The biological properties of soils, especially the enzymatic activity, have been found to be a very sensitive indicator of changes that occur as a result of felling. During the recovery succession over a ten-year period, in areas with moderate and severe soil disturbance, the content of organic carbon and the enzymatic activity of the soils still haven't reached the control values.

Keywords: forest felling, monitoring, biological activity, anthropogenic impact, successions.

Acknowledgements: The study has been carried out with the governmental support of the leading scientific schools of Russian Federation (HШ-3464.2018.11; HШ-2511.2020.11).

REFERENCES

- Adamczyk B., Adamczyk S., Kukkola M., Tamminen P., Smolander A., Logging residue harvest may decrease enzymatic activity of boreal forest soils, *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, Vol. 82, pp. 74–80.
- Bogorodskaya A.V., Kukavskaya E.A., Kalenskaya O.P., Buryak L.V., Mikrobiologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv khvoynykh lesov Srednei Sibiri posle pozharov raznoi intensivnosti (Microbiological assessment of soils in coniferous forests of Central Siberia after fires of different density), *Lesovedenie*, 2019, No. 2, pp. 138–156.
- Brackin R., Robinson N., Lakshmanan P., Schmidt S., Microbial function in adjacent subtropical forest and agricultural soil, *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, Vol. 57, pp. 68–77.
- Bünemann E.K., Bongiorno G., Bai Z., Creamer R.E., De Deyn G., Goede R., Fleskens L., Geissen V., Kuyper T.W., Mäder P., Pulleman M., Sukke W.I., Groenigen J.W., Brussaard L. Soil Quality – A Critical Review, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 120, pp. 105–125.
- Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Dymov A.A., Startsev V.V., Zueva O.M., Uglerod vodorastvorimykh soedinenii v lesnykh pochvakh i ego postpirogenaya dinamika (na primere respubliky Komi) (Post-fire dynamics of water-soluble carbon in forest soils (case study in the Republic of Komi)), *Lesovedenie*, 2018, No. 5, pp. 359–371.
- Dymov A.A., The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: A review, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 7, pp. 780–790.
- Frantsuzov A.A., Floristicheskaya klassifikatsiya lesov s *Fagus orientalis* Lypsky i *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach v basseine reki Beloi (Zapadnyi Kavkaz) (Floristic classification of forests with *Fagus orientalis* Lypsky and *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach in the Belaya river basin (Western Caucasus)), *Rastitel'nost' Rossii*, 2006, No. 9, pp. 76–85.
- Gorshenin N.M., Shcherbakova O.N., Vliyaniye rubok na biologicheskuyu aktivnost' dernovo-podzolistoi supeschnoi pochvy (The influence of felling on the biological activity of sod-podzolic sandy loam soil), *Pochvovedenie*, 1972, No. 5, pp. 115–123.
- Grabenko E.A., Tatarenko N.P., Zavisimost' lestorastitel'nykh i pochvennykh uslovii ot absolyutnoi vysoty v bukovo-pikhtovykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Dependency of woods and soil conditions on absolute height of beech-abies forests of North-Western Caucasus), *Vestnik Maikopskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta*, 2010, No. 1, pp. 134–138.
- Karlen D.L., Veum, K.S., Sudduth K.A., Obrycki J.F., Nunes M.R., Soil Health assessment: Past Accomplishments, Current Activities, and Future Opportunities, *Soil & Tillage Research*, 2019, Vol. 195, 104365.
- Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Akimenko Y.V., Dadenko E.V., *Metody biodiagnostiki nazemnykh ekosistem* (Biodiagnostic methods of terrestrial ecosystems), Rostov-on-Don: Izd-vo Yuzhnogo fed. universiteta, 2016, 356 p.

- Kazeev K.S., Kutrovskii M.A., Dadenko E.V., Vezdeneeva L.S., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F., The influence of carbonates in parent rocks on the biological properties of mountain soils of the Northwest Caucasus region, *Eurasian Soil Science*, 2012, Vol. 45, No. 3, pp. 282–289.
- Kazeev K.S., Trushkov A.V., Odabashyan M.Y., Kolesnikov S.I., Postagrogennoe izmenenie fermentativnoi aktivnosti i sodержaniya organicheskogo ugleroda chernozeма v pervye 3 goda zalezhnogo rezhima (Postagrogenic change of enzyme activity and organic carbon in chernozem during the first 3 years of layland regime), *Pochvovedenie*, 2020, No. 7, pp. 901–910.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Kolesnikov S.I., Zharkova M.G., Kazeev K.S., Kutuzova I.V., Samokhvalova L.S., Naleta E.V., Zubkov D.A., Ecotoxicity assessment of heavy metals and crude oil based on biological characteristics of chernozem, *Russian Journal of Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 3, pp. 157–166.
- Kolesnikov, S.I., Timoshenko, A.N., Kazeev, K.S., Akimenko, Y.V., Soldatov A.V. Comparison of ecotoxicity of nickel and iron oxides and their nanoforms, *Rasayan J. Chemistry*, 2019, Vol. 12(2), pp. 549–553.
- Kosenko I.S., *Opredelitel' vysshikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza i Predkavkaz'ya* (Key to higher plants of North-Western Caucasus and Ciscaucasia), Moscow: Kolos, 1970, 613 p. .
- Kozun' Y.S., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., *Vliyaniye klimata na biologicheskie svoystva pochv yuga Rossii* (The influence of climate on the biological properties of soils in the south of Russia), Rostov-on-Don: Izd-vo Yuzhnogo fed. universiteta, 2013, 112 p.
- Krasnoshchekov Y.N., Sorokin N.D., Pochvenno-ekologicheskie izmeneniya na vyrubkakh i garyakh Vostochnogo Khenteya (MNR) (Soil-ecological changes on cutting and burned areas of larch forests in the Eastern Khentey range (Mongolia)), *Pochvovedenie.*, 1988, No. 1, pp. 117–127.
- Lukina N.V., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Gornov A.V., Kuznetsova A.I., Geras'kina A.P., Smirnov V.E., Gornova M.V., Ruchinskaya E.V., Anishchenko L.N., Teben'kova D.N., Danilova M.A., Bakhmet O.N., Kryshen' A.M., Knyazeva S.V., Shashkov M.P., Bykhovets S.S., Chertov O.G., Shanin V.N., *Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suksessionnyi status lesov* (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 232 p.
- Makhnykina A.V., Prokushkin A.S., Verkhovets S.V., Tychkov I.I., Rubtsov A.V., Koshurnikova N.N., Vaganov E.A., Menyailo O.V., A.V. U., The impact of climatic factors on CO₂ emissions from soils of middle-taiga forests in Central Siberia: emission as a function of soil temperature and moisture, *Russian J. Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 1, pp. 46–56.
- McDaniel M.D., Kaye J.P., Kaye M.W. Increased temperature and precipitation had limited effects on soil extracellular enzyme activities in a post-harvest forest, *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, Vol. 56, pp. 90–98.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I., *Sovremennaya nauka o rastitel'nosti* (Modern plant science), Moscow: Logos, 2001, 264 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., *Sovremennoe sostoyaniye osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation), Ufa: Gilem, 2012, 488 p.
- Mirovaya referativnaya baza pochvennykh resursov 2014, ispravlenneya i dopolnennaya versiya 2015. Mezhdunarodnaya sistema pochvennoi klassifikatsii dlya diagnostiki pochv i sozdaniya legend pochvennykh kart. Doklady o mirovykh pochvennykh resursakh №106.* (World abstract database of soil resources 2014, revised and updated version 2015. International soil classification system for diagnostics of soils and the creation of soil map legends. World Soil Resources Reports No. 106.), Moscow: FAO and Izd-vo MGU, 2018, 204 p.
- Molchanov A.G., Kurbatova Y.A., Olchev A.V., Effect of clear-cutting on soil CO₂ emission, *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 2, pp. 218–223.
- Paz-Ferreiro J., Trasar-Cepeda C., Leirós M.C., Seoane S., Gil-Sotres F., Effect of management and climate on biochemical properties of grassland soils from Galicia (NW Spain), *European J. Soil Biology*, 2010, Vol. 46, Issue 2, pp. 136–143.
- Pridnya M.V., Romashin A.V., Biologicheskoe raznoobrazie lesov kurortnykh kompleksov Kubani i ikh ozdoravlivayushchee znachenie (Biological diversity of the forests of the resort complexes of the Kuban and their health-improving value), *Nauka Kubani*, 2001, No. 1, pp. 3–10.
- Pridnya M.V., Romashin A.V., Pin'kovskii M.D., Ekosistemnye uslugi lesov Zapadnogo Kavkaza (Ecosystem services of Western Caucasus forests), *Uspekhi sovremennoye estestvoznaniya*, 2009, No. 11, pp. 9–20.
- Shcherbina V.G., Dinamika destruktssii listovogo opada v rekreatsionnykh bukovykh biogeotsenozakh (Dynamics of leaves fall destruction in the recreational beech biogeocenoses), *Ekologicheskii vestnik Severnogo Kavkaza*, 2006, Vol. 2, No. 2, pp. 5–9.
- Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Grabenko E.A., Tikhonova E.V., Lukina N.V., Suksessionnaya dinamika rastitel'nosti i zapasy pochvennogo ugleroda v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of Northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2019, No. 3, pp. 163–176.
- Tkachuk V.I., Dinamika bioraznoobraziya v dubovykh lesakh vlazhnykh sugrudkov sentral'nogo Poles'ya posle sploshnykh vyrubok (Dynamics of biodiversity in oak forests of moist loams of central Polesie after clear cutting), *Lesovodstvo i agrolesomeliatsiya*, 2007, Vol. 111, pp. 73–79.
- Trasar-Cepeda C., Leirós M.C., Gil-Sotres F., Hydrolytic enzyme activities in agricultural and forest soils. Some implications for their use as indicators of soil quality, *Soil Biology & Biochemistry*, 2008, Vol. 40, Issue 9, pp. 2146–2155.
- Val'kov V.F., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Kutrovskii M.A., *Pochvoobrazovanie na izvestnyakakh i mergelyakh* (The soil formation on limestones and marls), Rostov-on-Don: Ros-tizdat, 2007, 198 p.
- Val'kov V.F., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., *Pochvy yuga Rossii: genesis, geografiya, klassifikatsiya, ispol'zovanie i okhrana* (Soils of the South of Russia: genesis, geography, classification, usage and protection), Rostov-on-Don: Izd-vo Everest, 2008, 276 p.
- Zernov A.A., *Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza* (Flora of the Northwestern Caucasus), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 664 p.).

УДК 630*114:631.465:582.76/77

ФЕРМЕНТАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЫ ПОД НАСАЖДЕНИЯМИ КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО В УСЛОВИЯХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ¹

© 2021 г. О. Л. Цандекова^а, *, В. И. Уфимцев^а

^аФГБНУ Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН,
Ленинградский просп., 10, Кемерово, 650065 Россия

*E-mail: zandekova@bk.ru

Поступила в редакцию 15.04.2020 г.

После доработки 23.09.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Изучена активность почвенных ферментов под насаждениями клена ясенелистного, произрастающего в пойме р. Томь в пределах г. Кемерово. Отбор почвенных проб проводили по трем категориям сомкнутости крон деревьев. В качестве контроля выбрана внешняя зона одиночных деревьев. В смешанных образцах почвы, отобранных из горизонта 0–10 см в начале, середине и конце вегетационного сезона (2017–2019 гг.), определяли активность гидролитических ферментов (протеазы, фосфатазы и инвертазы). Выявлено, что наибольший уровень активности гидролитических почвенных ферментов отмечен возле одиночных деревьев *A. negundo* в несомкнутых древостоях. Наименьшая сезонная вариабельность характерна для активности протеазы и фосфатазы. У одиночных деревьев в несомкнутых древостоях коэффициент вариации ферментативной активности ниже в 1.5 раза, чем у других исследуемых образцов. Наиболее тесная отрицательная связь обнаружена между активностью почвенных ферментов под насаждениями *A. negundo* и содержанием гумуса, общего и нитратного азота. Полученные данные по ферментативной активности могут служить одним из показателей биологической активности почвы под древесными насаждениями, быть использованы при биодиагностике, биомониторинге и биоиндикации состояния почв в природных экосистемах.

Ключевые слова: клен ясенелистный, сомкнутость крон, почвенные ферменты, инвертаза, протеаза, фосфатаза.

DOI: 10.31857/S0024114821040112

Ферментативная активность почв является одним из важнейших показателей, характеризующих их биологическое состояние. Почвенные ферменты играют ведущую роль в биохимических процессах, происходящих в почве, и являются достаточно устойчивыми и чувствительными показателями при почвенной диагностике (Звягинцев, 1991; Хазиев, 2015). Являясь катализаторами химических реакций, они регулируют биохимические процессы, принимают участие в синтезе и распаде гумуса, гидролизе органических соединений, а также способствуют переводу элементов питания в формы, легкодоступные для растений. Ферменты, относящиеся к классу гидролаз (протеаза, фосфатаза, инвертаза), участвуют в основных процессах минерализации органических веществ и катализируют реакции гидролитического расщепления высокомолекулярных органических соединений. Протеазы участвуют в началь-

ных этапах минерализации белковых соединений и обуславливают динамику усвояемых форм азота. Фосфатазы катализируют гидролиз фосфорорганических веществ и регулируют интенсивность процессов мобилизации органического фосфора почвы. Активность фосфатазы тем выше, чем меньше в почве подвижных форм фосфора (Хазиев, 2005). Инвертаза участвует в биохимических превращениях углеводов, которые содержатся в почвенном органическом веществе, микроорганизмах и растениях в значительном количестве. Исследования некоторых авторов показали, что активность инвертазы лучше других ферментов отражает уровень плодородия и биологической активности почв (Казеев и др., 2003; Даденко и др., 2013а). Более высокая ферментативная активность характерна для верхних горизонтов почвы (0–10 см) по сравнению с более глубокими (20–30 см) (Сакбаева, 2014; Li et al., 2018; Yu et al., 2019). В течение вегетации активность почвенных ферментов повышается в период активного роста растений, а также при разло-

¹ Работа выполнена в рамках реализации государственного задания ФИЦ УУХ СО РАН (0352-2019-0015).

жении корневых и растительных остатков (Хежева и др., 2010; Hu et al., 2016; Moghimian et al., 2017).

Конкурентные взаимоотношения растительных сообществ в условиях природных ландшафтов ведут к усилению деятельности почвенных ферментных систем микроорганизмов и корневой системы растений (Гродзинский, 1965; Кавеленова и др., 2008; Saccone et al., 2010; Porté et al., 2011). Под влиянием насаждений клена ясенелистного в его подкрановом пространстве ферментативная активность почвы может претерпевать некоторые изменения, что приводит к сокращению площади напочвенного покрова, подавлению роста самосева и подроста растений, и препятствует их естественному возобновлению в природных сообществах (Ерёменко, 2014; Коношина и др., 2014; Веселкин и др., 2019; Лозбякова, Степанов, 2019). В настоящее время недостаточное внимание уделено особенностям изменения ферментативной активности почв под влиянием растительности, в частности в насаждениях *A. negundo*. На территории Кемеровской области данные исследования не проводились. В связи с этим, актуален поиск наиболее информативных диагностических показателей состояния почвы и ее ферментативной активности, что позволит расширить сведения об активности почвенных ферментов в конкретных почвенно-климатических условиях.

Цель работы – оценить ферментативную активность почвы под насаждениями *A. negundo* в условиях пойменных лесных биогеоценозов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в насаждениях *Acer negundo* L. (клен ясенелистный) в пойме р. Томь в пределах г. Кемерово. Исследуемые насаждения оцениваются первой категорией жизненного состояния по шкале В.А. Алексеева, I классом бонитета, возраст деревьев – 25–30 лет, высота – 12–14 м. У одиночных деревьев диаметр кроны составлял 8–10 м, у деревьев средней и полной сомкнутости крон – 4–6 м. Живой напочвенный покров образован разнотравно-злаковым сообществом с преобладанием *Urtica dioica* L., *Poa pratensis* L., *Phleum pratense* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Humulus lupulus* L., с общим проективным покрытием 20–90%. Почвы района исследований характерны для пойменных ландшафтов Кузнецкой котловины (Трофимов, 1975; Самаров, 2017), классифицируются как лугово-черноземные по эколого-генетической классификации почв СССР (Классификация ..., 1977), или как черноземе гидрометаморфизованные по профилльно-генетической классификации почв России (Полевой определитель ..., 2008), или как Gleyic Chernozems по классификации WRB (IUSS ..., 2014).

Отбор почвенных проб проводили в 2017–2019 гг. в начале (III декада мая), середине (III декада июля) и конце (III декада сентября) вегетационного периода. Почвенные пробы отбирали по категориям сомкнутости крон клена ясенелистного на учетных площадках: 1 – одиночные деревья в несомкнутых древостоях; 2 – деревья со средней (50–60%) сомкнутостью крон, 3 – деревья с высокой (100%) сомкнутостью крон. В качестве контроля (4) выбрана внешняя зона одиночных деревьев. Образцы почвы отбирали с каждого исследуемого варианта с глубины 0–10 см, поскольку основная биологическая активность и наибольшая биогенность присущи верхним горизонтам почвенного профиля (Хазиев, 2005).

Определение ферментативной активности почв проводили на свежеобработанном смешанном образце в трехкратной повторности. Активность инвертазы определяли по методу В.Ф. Купревича и Т.А. Щербаковой, активность протеазы – по методу А.Ш. Галстяна и Э.А. Арутюнян (Практикум ..., 2001), активность фосфатазы – по методу А.Ш. Галстяна (Титова, Козлов, 2012). Агрохимический анализ почвы на различных участках фитогенного поля в насаждениях клена ясенелистного проводили в аккредитованном испытательном центре агрохимической службы ФГУ ЦАС “Кемеровский”. Определяли реакцию почвенного раствора ($pH_{\text{сол}}$) (ГОСТ 26483-85), содержание гумуса (ГОСТ 26213-91), подвижные формы фосфора (P_2O_5) и калия (K_2O) (ГОСТ 26204-91), сумму поглощенных оснований (ГОСТ 27821-88), массовую долю нитратного (ГОСТ 26951-86) и общего азота (ГОСТ 26107-84). Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены с помощью стандартного пакета программ StatSoft STATISTICA 8.0. for Windows и Microsoft Office Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты агрохимических анализов показали, что исследуемые почвы характеризовались слабокислой и нейтральной реакцией солевой вытяжки (pH 5.9–6.5). Обеспеченность подвижными формами фосфора характеризуется как очень высокая и варьирует в пределах 610–1650 мг kg^{-1} , что в 2.4–6.6 раз превышает нижний предел данной градации обеспеченности (табл. 1). Некоторые исследователи отмечают, что повышенные концентрации фосфора в почве могут блокировать поступление в растения важнейших элементов питания и, как следствие этого, вызвать приостановку их роста (Адрианов, Сушеница, 2004; Balemil, Negisho, 2012; Ratliff, Fisk, 2016), что является опосредованной характеристикой аллелопатического воздействия *A. negundo*.

Таблица 1. Агрохимические показатели почвы на исследуемых площадках

Показатель	1	2	3	4
pH _(сол.)	6.5 ± 0.1*	6.1 ± 0.1	6.2 ± 0.1	5.9 ± 0.1
Гумус, %	7.6 ± 0.8	7.9 ± 0.8	10.6 ± 1.01	5.6 ± 0.6
P ₂ O ₅ , мг кг ⁻¹	1170 ± 140	610 ± 73	1650 ± 198	620 ± 74
K ₂ O, мг кг ⁻¹	290 ± 29	191 ± 19	400 ± 40	140 ± 14
N _{нитратный} , мг кг ⁻¹	26.3 ± 5.3	27.5 ± 5.5	58.9 ± 11.8	30.9 ± 6.2
N _{общий} , %	0.39 ± 0.03	0.35 ± 0.02	0.53 ± 0.03	0.30 ± 0.02
Сумма поглощенных оснований, ммоль × 100 г ⁻¹	42.4 ± 6.4	34.0 ± 5.1	43.2 ± 6.5	23.2 ± 3.5

* С учетом среднеарифметической ошибки. Примечание: Исследуемые участки: 1 – одиночные деревья в несомкнутых древостоях; 2 – деревья со средней (50–60%) сомкнутостью крон; 3 – деревья с высокой (100%) сомкнутостью крон; 4 – контроль (внешняя зона одиночных деревьев). Глубина отбора проб – 0–10 см.

Содержание нитратного азота по шкале Г.П. Гамзикова (1981) на пробных площадках колеблется на уровне высоких значений – от 26.3 до 58.9 мг кг⁻¹. Массовая доля общего азота в исследуемых почвах составила 0.30–0.53%, сумма поглощенных оснований – 23.2–43.2 ммоль × 100⁻¹ г. Содержание калия в почвах варьирует в пределах 140...400 мг·кг⁻¹ и соответствует среднему и высокому уровню (ГОСТ Р 54650-2011), причем, ниже всего в контроле. Содержание гумуса в почвах составляет 5.6–10.6%, что соответствует уровню высокогумусных луговых почв.

Сравнительный анализ агрохимических показателей почвы под насаждениями *A. negundo* показал, что более высокие показатели изучаемых параметров (подвижный фосфор и калий, азот нитратный и общий, гумус) характерны для почв пробных площадок под деревьями с высокой сомкнутостью крон, в сравнении с контролем и другими участками. Содержание азота в почве подтверждает зависимость между его количеством и органическим веществом. Со снижением содержания гумуса в почве следует снижение содержания азота, и, наоборот, с увеличением содержания гумуса увеличивается содержание азота. Так, для почв контрольного участка характерен минимальный уровень содержания органического вещества – 5.6%, а для почв под насаждениями клена на третьей учетной площадке – максимальный уровень (10.6%), при этом массовая доля общего азота составила 0.30 и 0.53% соответственно.

Анализ экспериментальных данных по ферментативной активности почвы показал, что более высокие показатели на исследуемых участках характерны для вегетационных периодов 2018–2019 гг., в сравнении с 2017 г. Очевидно, сезонные изменения активности ферментов связаны с различными гидротермическими условиями данных периодов. Климатические условия вегетационного периода 2017 г. характеризовались достаточ-

но теплой и влажной погодой. В мае среднемесячная температура воздуха составляла 11.7°C, что превышало среднегодовую норму на 0.5°C. Осадков выпало 24 мм (60% от нормы). В июле и августе отмечались понижение температуры (на 0.5–0.8°C ниже нормы) и избыток увлажнения (144–146% от нормы). Особенностью вегетации 2018 и 2019 гг. являлось понижение температуры воздуха (ниже нормы на 1–1.1°C) и увеличение влажности (153–198% от нормы) в начале и в середине вегетации, к концу вегетации среднемесячная температура превысила норму на 1.1–1.7°C, осадков выпало 51–70 мм (103–124% от нормы). Некоторые исследователи отмечают, что в активные фазы роста растений при высокой температуре почвы и достаточной влажности в летние месяцы активность почвенных ферментов максимальна (Даденко и др., 2013б; Фаизова, 2014; Хазиев, 2014). Наши исследования подтвердили данную закономерность. Выявлено, что наибольшая активность ферментов у контрольных и опытных образцов отмечена в период активного роста деревьев (июль), к концу вегетации установлено их понижение. Сравнительный анализ данных по активности гидролитических ферментов почвы под насаждениями *A. negundo* выявил некоторые различия у исследуемых образцов на площадках наблюдений. Активность инвертазы во всех почвенных образцах выше, чем активность протеазы и фосфатазы.

Анализ экспериментальных данных показал, что в течение вегетации во все сроки наблюдений активность инвертазы отличалась значительным варьированием по отношению к контролю (рис. 1). Так, у исследуемых почвенных образцов ферментативная активность варьировала в пределах от 30.20 до 56.93 мг глюкозы г⁻¹ × 24 ч⁻¹, что ниже на 2–23% относительно контроля. Более высокие показатели данного показателя отмечены в 2018 г., особенно в начале и середине вегетации в сравне-

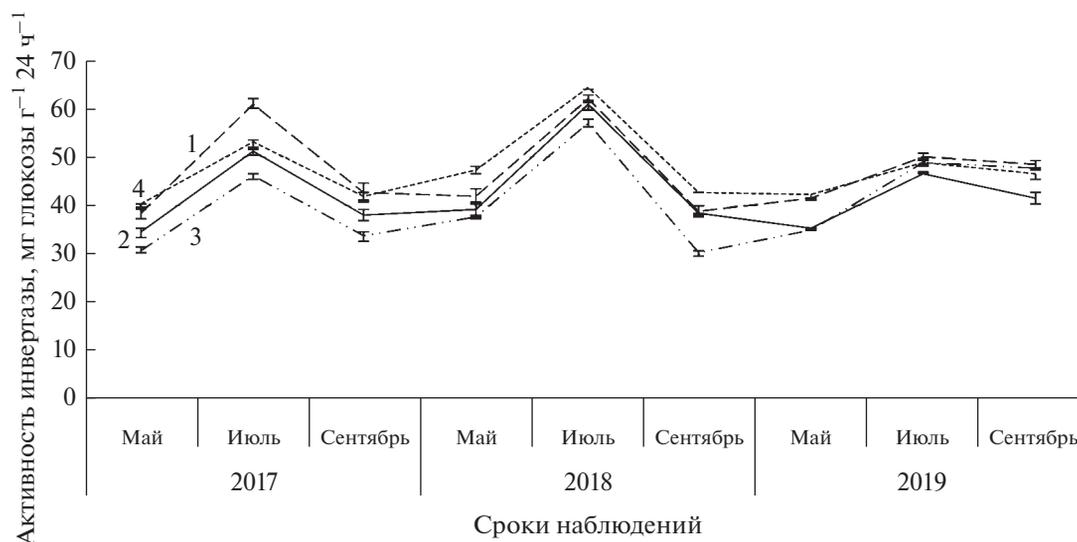


Рис. 1. Сезонная динамика активности инвертазы на исследуемых площадках. На рис. 1–3: 1 – одиночные деревья в несомкнутых древостоях; 2 – деревья со средней (50–60%) сомкнутостью крон; 3 – деревья с высокой (100%) сомкнутостью крон; 4 – контроль (внешняя зона одиночных деревьев).

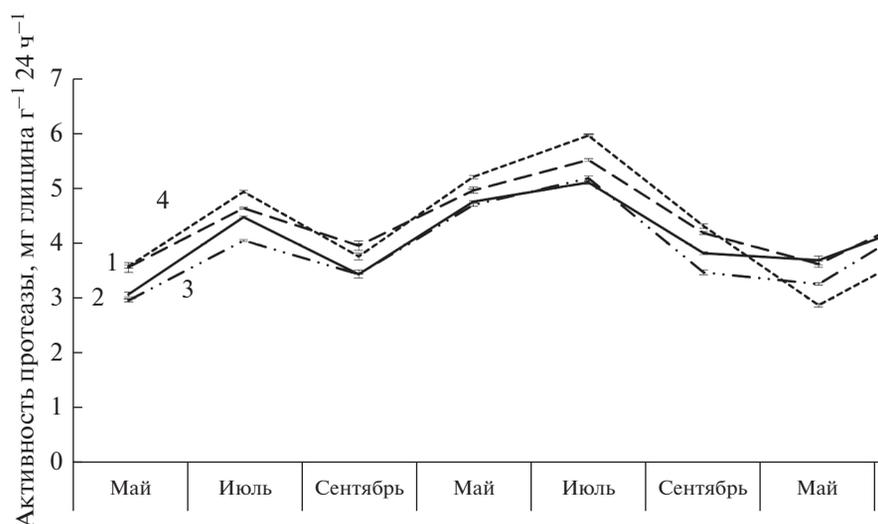


Рис. 2. Активность протеазы в течение вегетации на исследуемых площадках. Обозначения см. рис. 1.

нии с другими годами исследований. Так, активность фермента в мае составила 37.5–47.21 мг глюкозы $г^{-1} \times 24 ч^{-1}$, в июле – 56.93–64.21 мг глюкозы $г^{-1} \times 24 ч^{-1}$. Наибольшие отличия от контроля (11–21%) характерны для деревьев с высокой сомкнутостью крон. Согласно шкале сравнительной оценки биологической активности почвы, предложенной Э.И. Гапонюк и С.Г. Малаховым (Казеев и др., 2003), в мае и сентябре степень активности фермента характеризовалась как средняя, в июле – относительно высокая на всех исследуемых площадках.

В течение вегетации у контрольных и опытных почвенных образцов на учетных площадках ак-

тивность протеазы варьировала в пределах от 2.88 до 5.98 мг глицина $г^{-1} \times 24 ч^{-1}$ (рис. 2). Сравнительная характеристика исследуемых площадок выявила некоторые различия данного показателя в течение вегетации относительно контроля. Опытные образцы, собранные под одиночными деревьями в несомкнутых травостоях, характеризовались более высокими показателями протеолитической активности (3.57–5.53 мг глицина $г^{-1} \times 24 ч^{-1}$) в сравнении с другими исследуемыми участками. В вегетационный период 2019 г. значения по активности протеазы у этой категории деревьев превысили контроль на 12–26%. По анализу результатов исследований протеолитической ак-

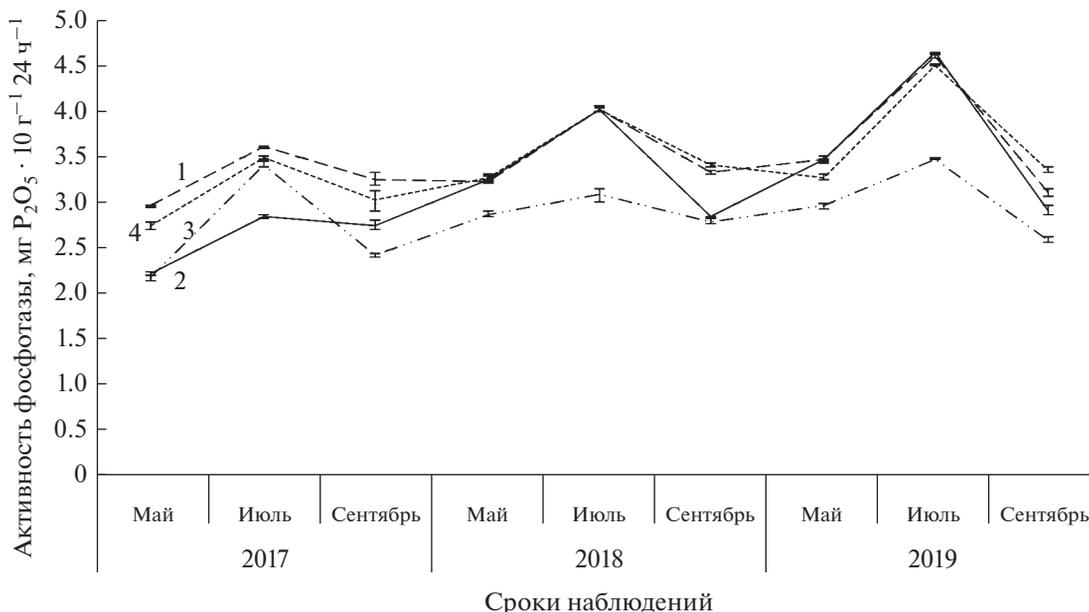


Рис. 3. Динамика активности фосфатазы в течение вегетации на исследуемых площадках. Обозначения см. рис. 1.

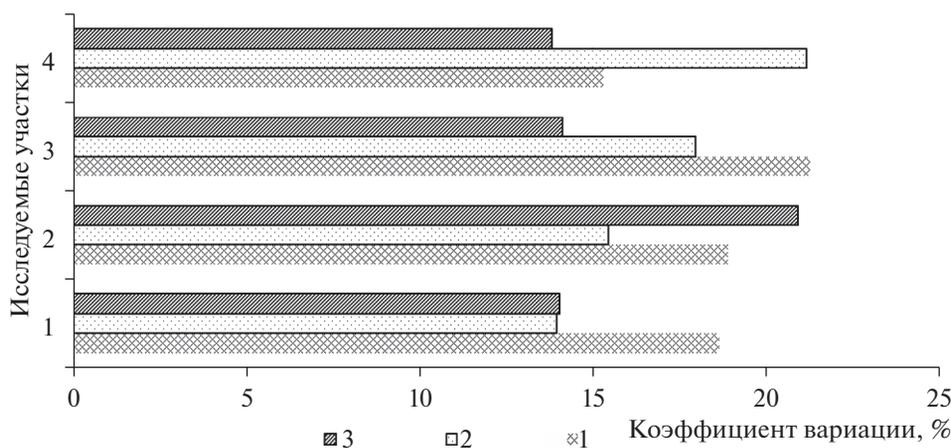


Рис. 4. Коэффициент вариации ферментативной активности почвы на исследуемых участках. Ферменты: 1 – фосфатаза; 2 – протеаза; 3 – инвертаза.

тивности установлено, что почва относится к средней степени активности.

Анализ данных по активности фосфатазы показал, что в течение вегетации она варьировала в пределах от 2.18 до 4.65 мг P₂O₅ × 10 г⁻¹ ч⁻¹. Это соответствовало средней степени активности почв. Более высокие показатели фосфатазной активности почвы на исследуемых участках отмечены в вегетационный период 2019 г. Так, в мае и июле активность фермента у деревьев в несомкнутых травостоях и со средней сомкнутостью крон выше в среднем на 4–5%, с высокой сомкнутостью крон – ниже на 17% относительно контроля. В сентябре все опытные образцы уступили контрольным значениям на 7–23% (рис. 3).

Анализ значений коэффициентов вариации почвенных ферментов выявил большую однородность активности протеазы и фосфатазы по сравнению с активностью инвертазы (рис. 4). Вариабельность активности протеазы и фосфатазы отличалась в почвах различных площадок наблюдений. Так, у одиночных деревьев в несомкнутых древостоях коэффициент вариации составил 13.97 и 14.06%, что меньше в 1–1.5 раза в сравнении с другими исследуемыми площадками. В результате анализа ферментативной активности почв было выявлено, что наиболее пригодными биоиндикационными признаками для почвенной оценки являются активность протеазы и фосфатазы.

На основе полученных экспериментальных данных проведен расчет корреляционных связей между агрохимическими свойствами почв под насаждениями клена ясенелистного на исследуемых площадках и активностью почвенных ферментов. Наиболее тесная отрицательная связь обнаружена между активностью почвенных ферментов, особенно инвертазы и фосфатазы, и содержанием гумуса ($r = -0.42...-0.44$), нитратного и общего азота ($r = -0.31...-0.39$, при $p < 0.05$, $N = 189$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Под насаждениями клена ясенелистного в условиях пойменных лесных биогеоценозов выявлен средний уровень активности гидролитических почвенных ферментов. Наибольший уровень ферментативной активности выявлен возле одиночных деревьев *A. negundo* в несомкнутых древостоях по сравнению с другими группами деревьев и контролем. Почвенные образцы характеризовались наименьшей вариабельностью по активности протеазы и фосфатазы в сравнении с активностью инвертазы. У одиночных деревьев в несомкнутых древостоях коэффициент вариации ниже в 1.5 раза в сравнении с другими исследуемыми площадками. Наиболее тесная отрицательная связь обнаружена между активностью почвенных ферментов под насаждениями *A. negundo* и содержанием гумуса, общего и нитратного азота. Полученные данные можно использовать в качестве диагностических признаков состояния почвы, при биодиагностике, биомониторинге и биоиндикации почв в природных экосистемах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адрианов С.Н., Сушеница Б.А. Роль фосфора в современном земледелии // Плодородие. 2004. № 3(18). С. 13–16.
- Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Екшибаров Е.Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // Журн. общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 214–225.
- Гамзиков Г.П. Азот в земледелии Западной Сибири. М.: Наука, 1981. 267 с.
- ГОСТ 26107-84 ПОЧВЫ. Методы определения общего азота. М.: Издательство стандартов, 1984.
- ГОСТ 26483-85 Почвы. Определение рН солевой вытяжки, обменной кислотности, обменных катионов, содержания нитратов, обменного аммония и подвижной серы методами ЦИНАО: Сб. ГОСТов. М.: Издательство стандартов, 1985.
- ГОСТ 26951-86 Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом. М.: Издательство стандартов, 1986.
- ГОСТ 27821-88 Почвы. Определение суммы поглощенных оснований по методу Каппена. М.: Издательство стандартов, 1988.
- ГОСТ 26213-91 Почвы. Методы определения органического вещества. М.: Издательство стандартов, 1992.
- ГОСТ 26204-91 Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Чирикова в модификации ЦИНАО. М.: Издательство стандартов, 1992.
- ГОСТ Р 54650-2011 Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО. М.: Стандартинформ, 2013.
- Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ: основы химического взаимодействия растений. Киев: Наукова думка, 1965. 198 с.
- Даденко Е.В., Денисова Т.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Оценка применимости показателей ферментативной активности в биодиагностике и мониторинге почв // Поволжский экологический журн. 2013а. № 4. С. 385–393.
- Даденко Е.В., Мясникова М.А., Чернокалова Е.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Сезонная динамика ферментативной активности чернозема обыкновенного // Современные проблемы науки и образования. 2013б. № 6. С. 743.
- Ерёменко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазивных древесных видов // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 33–39.
- Звягинцев Д.Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Кавеленова Л.М., Вандышева Е.А., Розно С.А. Влияние древесных интродуцентов на некоторые показатели почвы в условиях дендрария ботанического сада // Бюллетень Самарская Лука. 2008. Т. 17. № 2. С. 407–415.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовский гос. университет, 2003. 216 с.
- Классификация и диагностика почв СССР / Сост. В.В. Егоров, В.М. Фридрих, Е.Н. Иванова, Н.Н. Розов и др. М.: Колос, 1977. 221 с.
- Коношина С.Н., Хилкова Н.Л., Прудникова Е.Г. Аллелопатическая активность листового опада древесных растений Орловской области // Ученые записки Орловского государственного университета. Серия: Естественные, технические и медицинские науки. 2014. № 3. С. 152–155.
- Лозбякова А.И., Степанов М.В. Влияние химических веществ из опада листьев клена остролистного // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 1. С. 100–102.
- Полевой определитель почв России / Под ред. Остриковой К.Т. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
- Практикум по агрохимии / Под. ред. Минеева В.Г. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
- Сакбаева З.И. Влияние ферментативной активности фосфатаз на экологическое состояние сероземных почв предгорий Ферганы // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 5. С. 615.
- Самаров В.М. Почвы и климат Кузнецкой котловины: Учеб. пособие. Кемерово: ИИО Кемеровского ГСХИ, 2017. 79 с.
- Титова В.И., Козлов А.В. Методы оценки функционирования микробиоценоза почвы, участвующего в

трансформации органического вещества: Научно-методическое пособие. Нижний Новгород: Нижегородская сельскохозяйственная академия, 2012. 64 с.

Трофимов С.С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск: Наука, 1975. 299 с.

Фаизова В.И. Ферментативная активность черноземов Центрального Предкавказья // Вестник АПК Ставрополья. 2014. № 3(15). С. 154–157.

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

Хазиев Ф.Х. Ретроспективы и проблемы почвенно-энзимологических исследований в Башкортостане // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2014. Т. 19. № 3. С. 5–15.

Хазиев Ф.Х. Функциональная роль ферментов в почвенных процессах // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2015. Т. 20. № 2(78). С. 14–24.

Хежева Ф.В., Улигова Т.С., Темботов Р.Х. Оценка ферментативной активности черноземов естественных биоценозов степной зоны и лесостепного пояса Центрального Кавказа // Известия Самарского НЦ РАН. 2010. Т. 12. № 1(4). С. 1075–1078.

Balemil T., Negisho K. Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review // Journal of Soil Science & Plant Nutrition. 2012. V. 12(3). P. 547–561. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162012005000015>

Hu R., Wang X., Zhang Ya., Shi W., Chen N. Insight into the influence of sand-stabilizing shrubs on soil enzyme activity in a temperate desert // Catena. 2016. V. 137. P. 526–535. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.10.022>

IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system

for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. N 106. Rome: FAO. 2014. 181 p.

Li J., Tang X., Awasthi M.K., Wu F., Ha S., Ma J., Sun X., He Ch. Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation // Ecological Engineering. 2018. V. 111. P. 22–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.11.006>

Moghimian N., Hosseini S.M., Kooch Ya., Darki B.Z. Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities // Catena. 2017. V. 157. P. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.003>

Porté A.J., Lamarque L.J., Lortie C.J., Michalet R., Delzon S. Invasive *Acer negundo* outperforms native species in non-limiting resource environments due to its higher phenotypic plasticity // BMC Ecology. 2011. P. 11–28. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-28>

Ratliff T.J., Fisk M.C. Phosphatase activity is related to N availability but not P availability across hardwood forests in the northeastern United States // Soil Biology & Biochemistry. 2016. V. 94. P. 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.009>

Saccone P., Pagès J.P., Girel J., Brun J.J., Michalet R. *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics // New Phytologist. 2010. V. 187. P. 831–842. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03289>

Yu P., Tang X., Zhang A., Fan G., Liu Sh. Responses of soil specific enzyme activities to short-term land use conversions in a salt-affected region, northeastern China // Science of The Total Environment. 2019. V. 687. P. 939–945. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.171>

Soils' Enzymatic Activity Under the Boxelder Maple in Floodland Forest Biogeocenoses

O. L. Tsandekova^{1,*} and V. I. Ufimtsev¹

¹Federal Research Centre of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of RAS, Leningradsky prosp 10, Kemerovo, 650065 Russia

*E-mail: zandekova@bk.ru

The study has been conducted regarding the activity of soil enzymes under the boxelder maple stands growing in the floodplain of the river Tom' within the city of Kemerovo. Soil samples have been taken on plots with three categories of tree crowns density. The outer zone of single trees was selected as a control plot. Mixed soil samples were collected from the 0–10 cm layer at the beginning, in the middle and at the end of the vegetation seasons in 2017–2019, and the activity of hydrolytic enzymes (protease, phosphatase, and invertase) was determined. The highest level of hydrolytic soil enzymes activity was observed near single *A. negundo* trees in thin stands. The least seasonal variability was found for the activity of protease and phosphatase. Single trees in the thin stands had the coefficient of variation of enzymatic activity 1.5 times lower than in other studied samples. The closest negative correlation was determined between the activity of soil enzymes under *A. negundo* stands and the content of humus, total and nitrate nitrogen. The data obtained on the enzymatic activity can serve as one of the indicators of the soils' biological activity in forest stands, and can be used in biodiagnostics, biomonitoring and bioindication of the soils' state in natural ecosystems.

Keywords: boxelder maple, crowns density, soil enzymes, invertase, protease, phosphatase.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the state contract with the Federal Research Centre of Coal and Coal Chemistry (0352-2019-0015).

REFERENCES

- Adrianov S.N., Sushenitsa B.A., Rol' fosfora v sovremenom zemledelii (The role of phosphorus in modern agriculture), *Plodorodie*, 2004, No. 3 (18), pp. 13–16.
- Balemil T., Negisho K., Management of soil phosphorus and plant adaptation mechanisms to phosphorus stress for sustainable crop production: a review, *Journal of Soil Science & Plant Nutrition*, 2012, Vol. 12(3), pp. 547–561, <http://doi.org/10.4067/S0718-95162012005000015>
- Dadenko E.V., Denisova T.V., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Otsenka primenimosti pokazatelei fermentativnoi aktivnosti v biodiagnostike i monitoringe pochv (Applicability of enzyme activity indices for soil bioindication and monitoring), *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal*, 2013a, No. 4, pp. 385–393.
- Dadenko E.V., Myasnikova M.A., Chernokalova E.V., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Sezonnaya dinamika fermentativnoi aktivnosti chernozema obyknovennogo (Seasonal variations of ordinary chernozem), *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2013, No. 6, pp. 743.
- Egorov V.V., Fridland V.M., Rozov N.N., Nosin V.A., Frieve T.A., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR (Classification and diagnostics of the soils of USSR)*, Moscow: Kolos, 1977, 224 p.
- Eremenko Y.A., Allelopaticeskaya aktivnost' invazionnykh drevesnykh vidov (Allelopathic activity of invasive arboreal species), *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2014, No. 2, pp. 33–39.
- Faizova V.I., Fermentativnaya aktivnost' chernozemov Tsentral'nogo Predkavkaz'ya (Enzymatic activity of black earths of central North-Caucasus region), *Vestnik APK Stavropol'ya*, 2014, No. 3(15), pp. 154–157.
- Gamzikov G.P., Azot v zemledelii Zapadnoi Sibiri (*Nitrogen in agriculture in Western Siberia*), Moscow: Nauka, 1981, 267 p.
- GOST 26107-84.
- GOST 26204-91.
- GOST 26213-91.
- GOST 26483-85.
- GOST 26951-86.
- GOST 27821-88.
- GOST R 54650-2011.
- Grodzinskii A.M., *Allelopatiya v zhizni rastenii i ikh soobshchestv: osnovy khimicheskogo vzaimodeistviya rastenii* (Allelopathy in the life of plants and their communities: the basics of the chemical interaction of plants), Kiev: Naukova dumka, 1965, 198 p.
- Hu R., Wang X., Zhang Ya., Shi W., Chen N., Insight into the influence of sand-stabilizing shrubs on soil enzyme activity in a temperate desert, *Catena*, 2016, Vol. 137, pp. 526–535, <http://doi.org/10.1016/j.catena.2015.10.022>
- IUSS Working Group WRB, *World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. World Soil Resources Reports, No. 106, Rome: FAO, 2014, 181 p.
- Kavelenova L.M., Vandysheva E.A., Rozno S.A., Vliyanie drevesnykh introdutsentov na nekotorye pokazateli pochvy v usloviyakh dendrariya botanicheskogo sada (On the influence of tree introducents on some soil parameters in dendrarium planting), *Byulleten' Samarskaya Luka*, 2008, Vol. 17, No. 2, pp. 407–415.
- Kazeev K.S., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F., *Biologicheskaya diagnostika i indikatsiya pochv: metodologiya i metody issledovaniya* (Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods), Rostov-on-Don: Izd-vo Rostovskii gos. universitet, 2003, 216 p.
- Khaziev F.K., Funktsional'naya rol' fermentov v pochvennykh protsessakh (Functional role of enzymes in soil processes), *Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan*, 2015, Vol. 20, No. 2(78), pp. 14–24.
- Khaziev F.K., *Metody pochvennoi enzimologii* (Methods of soil enzymology), Moscow: Nauka, 2005, 251 p.
- Khaziev F.K., Retrospektivy i problemy pochvenno-enzimologicheskikh issledovaniy v Bashkortostane (Research on soil enzymology in the Institute of biology, USC RAS: retrospections and problems), *Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan*, 2014, Vol. 19, No. 3, pp. 5–15.
- Khezheva F.V., Uligova T.S., Tembotov R.K., Otsenka fermentativnoi aktivnosti chernozemov estestvennykh biotsenozov stepnoi zony i lesostepnogo poyasa Tsentral'nogo Kavkaza (Estimation of black earth fermentation activity of natural biocoenosis of steppe zone and forest-steppe zone of Central Caucasus), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2010, Vol. 12, No. 1(4), pp. 1075–1078.
- Konoshina S.N., Khilkova N.L., Prudnikova E.G., Allelopaticeskaya aktivnost' listovogo opada drevesnykh rastenii Orlovskoi oblasti (Allelopathic activity of leaf litter fall of woody plants in Oryol region), *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye, tekhnicheskii i meditsinskii nauki*, 2014, No. 3, pp. 152–155.
- Li J., Tang X., Awasthi M.K., Wu F., Ha S., Ma J., Sun X., He Ch., Dynamics of soil microbial biomass and enzyme activities along a chronosequence of desertified land revegetation, *Ecological Engineering*, 2018, Vol. 111, pp. 22–30, <http://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.11.006>
- Lozbyakova A.I., Stepanov M.V., Vliyanie khimicheskikh veshchestv iz opada list'ev klena ostrolistnogo (The influence of chemical substances from leaf litter of norway maple), *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii*, 2019, Vol. 28, No. 1, pp. 100–102.
- Moghimiyan N., Hosseini S.M., Kooch Ya., Darki B.Z., Impacts of changes in land use/cover on soil microbial and enzyme activities, *Catena*, 2017, Vol. 157, pp. 407–414, <http://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.003>
- Polevoi opredelitel' pochv Rossii* (Soils field guide of Russia), Moscow: Pochvennyi in-t im. V.V. Dokuchaeva, 2008, 182 p.
- Porté A.J., Lamarque L.J., Lortie C.J., Michalet R., Delzon S., Invasive *Acer negundo* outperforms native species in non-limiting resource environments due to its higher phenotypic plasticity, *BMC Ecology*, 2011, pp. 11–28, <http://doi.org/10.1186/1472-6785-11-28>
- Praktikum po agrokhemii*, (Practical guide on agrochemistry), Moscow: Izd-vo MGU, 2001, 689 p.
- Ratcliff T.J., Fisk M.C., Phosphatase activity is related to N availability but not P availability across hardwood forests in

- the northeastern United States, *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, Vol. 94, pp. 61–69, <http://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.009>
- Saccone P., Pagès J.P., Girel J., Brun J.J., Michalet R., *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics, *New Phytologist*, 2010, Vol. 187, pp 831–842, <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03289>
- Sakbaeva Z.I., Vliyanie fermentativnoi aktivnosti fosfataz na ekologicheskoe sostoyanie serozemnykh pochv predgorii Fergany (The influence of phosphatase enzyme activity on the ecological condition of sierozem soils of Fergana foothills), *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2014, No. 5, pp. 615.
- Samarov V.M., *Pochvy i klimat Kuznetskoi kotloviny* (Soils and climate of the Kuznetsk Basin), Kemerovo: ИО Кемеровского ГСХИ, 2017, 79 p.
- Titova V.I., Kozlov A.V., *Metody otsenki funktsionirovaniya mikrobotsenoza pochvy, uchastvuyushchego v transformatsii organicheskogo veshchestva* (Methods for assessing the functioning of soil microbocenosis involved in the transformation of organic matter), Nizhny Novgorod: Izd-vo Nizhegorodskaya s.-kh. akademiya, 2012, 64 p.
- Trofimov S.S., *Ekologiya pochv i pochvennye resursy Kemerovskoi oblasti* (Ecology of soils and soil resources of the Kemerovo region), Novosibirsk: Nauka, 1975, 300 p.
- Veselkin D.V., Rafikova O.S., Ekshibarov E.D., Pochva iz zaroslei invazivnogo *Acer negundo* neblagopriyatna dlya obrazovaniya mikorizy u aborigennykh trav (The soil of invasive *Acer negundo* thickets is unfavorable for mycorrhizal formation in native herbs), *Zhurnal obshchei biologii*, 2019, Vol. 80, No. 3, pp. 214–225.
- Yu P., Tang X., Zhang A., Fan G., Liu Sh., Responses of soil specific enzyme activities to short-term land use conversions in a salt-affected region, northeastern China, *Science of The Total Environment*, 2019, Vol. 687, pp. 939–945, <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.171>
- Zvyagintsev D.G., *Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii* (Methods of soil biology and biochemistry), Moscow: Izd-vo MGU, 1991, 304 p.

ЮДИФЬ ЛЬВОВНА ЦЕЛЬНИКЕР (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

DOI: 10.31857/S0024114821040124



30 апреля 2021 г. исполнилось 100 лет выдающемуся ученому, известному специалисту в области лесной физиологии, морфологии и биогеоценологии, доктору биологических наук Юдифи Львовне Цельникер.

Ю.Л. Цельникер родилась в 1921 г. в Киеве, в семье врача и инженера. В 1925 г. семья переехала в Москву, где после окончания средней школы в 1938 г. Юдифь Львовна поступила на биологический факультет Московского государственного университета. им. М.В. Ломоносова. По признанию самой Юдифи Львовны, этот выбор был в большой степени случайным, но спустя годы с уверенностью можно сказать, что этот выбор был правильным. Интерес к научной работе у Юдифи Львовны проявился еще в университете. Лекции по основным биологическим дисциплинам студентам-биологам читали известные ученые: Л.А. Зенкевич, А.Н. Строгонов, Л.И. Курсанов, А.С. Серебровский, А.Р. Кизель и др. Своей научной специальностью она выбрала физиологию растений, и ее научным руководителем стал профессор Д.А. Сабинин.

Трагические события Великой Отечественной войны не обошли стороной Ю.Л. Цельникер.

Студенткой четвертого курса в 1941 г. она была призвана на трудовой фронт: сначала участвовала в работах по заготовке сена в одном из подмосковных совхозов, затем, после эвакуации в г. Куйбышев (ныне г. Самара), суровой зимой 1941 г. принимала участие в строительстве противотанковых рвов в окрестностях с. Чауши Ульяновской обл. Несмотря на все лишения и голод военных лет, Юдифь Львовна осталась верна выбранному пути и в ноябре 1942 г. вернулась в университет, где под руководством Д.А. Сабинина начала изучение роста, развития и урожайности цитрусовых на базе Института чая и субтропических культур (ВНИИЧисК) в Западной Грузии.

В 1944 г. Ю.Л. Цельникер окончила университет и стала лаборанткой кафедры физиологии растений МГУ. Считая себя верной ученицей и последовательницей Д.А. Сабинина, Юдифь Львовна горячо взялась реализовывать полученные знания в решении разнообразных задач физиологии растений. В 1948 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему “Физиологическое изучение ритмов роста и развития побегов в кроне плодовых деревьев”.

После печально знаменитой сессии ВАСХНИЛ в августе 1948 г. авторитетная научная школа физиологов растений в МГУ практически перестала существовать, многие ее представители остались не у дел, а поиски другой работы затрудняло клеймо антимичуринца. В это сложное для биологов время конца 1940-х годов Юдифи Львовне очень повезло: после 9 месяцев поисков работы она 9 мая 1949 г. поступила в лабораторию физиологии и экологии древесных растений недавно образованного Института леса АН СССР, возглавляемого акад. АН СССР В.Н. Сукачевым.

По предложению руководителя лаборатории чл.-кор. АН СССР Л.А. Иванова, Ю.Л. Цельникер занималась вопросами водного режима и засухоустойчивости деревьев и кустарников в степной зоне на Деркульской научно-исследовательской станции по полезацинному лесоразведению. Результаты этих исследований опубликованы ею в соавторстве с Л.А. Ивановым и А.А. Силиной в серии журнальных статей, получивших широкую известность среди специалистов.

В начале 1960-х годов Ю.Л. Цельникер приступила к изучению факторов, влияющих на ассимиляцию древесных растений, в частности светового и водного режимов разных видов деревьев в специальных посадках и под пологом леса. Результаты этих исследований были подытожены в монографиях: “Радиационный режим под пологом леса” (М.: Наука, 1969) и совместно с И.С. Малкиной и А.М. Якшиной “Фотосинтез и дыхание подроста” (М.: Наука, 1970). В этот же период совершенствовались методы экофизиологических исследований в лесных биогеоценозах, появились новые приборы и установки, резко активизировались комплексные исследования с привлечением не только экологов и физиологов растений, но и геоботаников, почвоведов, физиков и других специалистов. На базе Серебряноборского опытного лесничества Лаборатории лесоведения АН СССР (с 1991 г. – Институт лесоведения РАН) сформировался опорный пункт лесоэкологических исследований – место многолетних работ группы физиологии растений, которую Ю.Л. Цельникер возглавила после смерти Л.А. Иванова в 1962 г. За время работы в Институте лесоведения РАН Юдифь Львовна проводила исследования не только в Серебряноборском опытном лесничестве и на Деркульской станции, но и на других научных объектах (Джаныбекский стационар, Теллермановское опытное лесничество, Северная ЛОС).

Значимость лесной экофизиологии в составе биогеоценологии была признана после включения В.Н. Сукачевым Юдифи Львовны в состав авторского коллектива таких знаковых изданий начала 1960-х годов, как “Основы лесной биогеоценологии” (М.: Наука, 1964) и “Программа и методика биогеоценологических исследований” (М.: Наука, 1966).

Экспериментальные исследования группы физиологии древесных растений в 1970–1980-х годах осуществлялись в двух фундаментальных направлениях: а) изучение при разных экологических режимах CO_2 -газообмена различных видов деревьев, прежде всего фотосинтеза, дыхания стволов и ветвей, частично в сочетании с транспирацией; б) изучение теневыносливости древесных растений.

Проблема теневыносливости деревьев после классических работ В.Н. Любименко в 1910–1920-х гг. оставалась в ботанике и лесоведении полузабытой. Ю.Л. Цельникер переосмыслила многие известные факты и раскрыла механизмы теневыносливости древесных пород-лесообразователей с использованием современных научных методов и подходов. В монографии “Физиологические основы теневыносливости древесных растений” (М.: Наука, 1978) жизнедеятельность древесных пород проанализирована на биохимиче-

ском, клеточном, организменном и ценогическом уровнях, подробно рассмотрены структурно-функциональные особенности древесных пород, растущих в различных экологических условиях, и механизмы их адаптации. Результаты этих исследований были оформлены Ю.Л. Цельникер в докторскую диссертацию “Световой режим и формирование фотосинтетического аппарата лесных древесных растений”, успешно защищенную в 1978 г. в диссертационном совете Института физиологии растений АН СССР.

Ю.Л. Цельникер впервые в отечественной науке разработала методику исследования CO_2 -газообмена у неассимилирующих органов растений (ветвей, ствола и корней). На основании результатов измерений были получены уникальные данные о балансе органического вещества деревьев и лесных биогеоценозов. Многолетние исследования CO_2 -газообмена древесных растений на Серебряноборском стационаре позднее были обобщены в аналитической монографии-сводке “Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев” (М.: Наука, 1993). В ее написании приняли участие не только ученики Ю.Л. Цельникер, но и другие специалисты.

В 1990-е годы, когда по ряду причин экономического и технического характера стало невозможным проведение непрерывных энергоемких исследований CO_2 -газообмена, Ю.Л. Цельникер сосредоточила внимание на изучении морфологии древесных растений, преимущественно структуры кроны и на разработке простых методов определения площади поверхности листьев и хвои древесных растений – одного из важнейших дендрометрических показателей в современных экофизиологических исследованиях, а также массы и площади ветвей (Лесоведение. 1996. № 3. С. 86–91; и др.). Совместно с М.Д. Корзухиным и Б.Б. Зейде в сводке “Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев” (М.: Мир Урании, 2000) представлен обзор литературы, дана критическая оценка некоторых подходов к изучению структуры и физиологической деятельности крон деревьев и рассмотрены математические модели, имитирующие структуру и жизнедеятельность кроны с разных точек зрения и на разных уровнях организации (от клеточного до биосферного).

В 2006 г. Юдифь Львовна была вынуждена уйти на пенсию. Несмотря на это, она продолжает активно работать, освоив компьютер и современные цифровые технологии. В этот период продолжилось ее сотрудничество с Институтом глобального климата и экологии им. акад. Ю.А. Израэля. В соавторстве с М.Д. Корзухиным и С.М. Семеновым было опубликовано порядка 10 работ в области оценки влияния климатических факторов на леса и роли лесов в регулировании потоков CO_2 . В частности,

был выполнен модельный анализ ареалов древесных пород России и их вариации при возможных изменениях климата (Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2010. Т. 23. С. 248–267), моделирование первичной продуктивности древесных растений (Метеорология и гидрология. 2008. № 12. С. 56–69; Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2009. Т. 22. С. 92–123; Лесоведение. 2010. № 2. С. 36–45) и анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных древесных пород (Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2002. Т. 18. С. 81–108; Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2007. Т. 21. С. 265–292).

Ю.Л. Цельникер принимала участие в написании трех коллективных монографий, обобщающих результаты многолетних исследований Института лесоведения РАН в лесных биогеоценозах: “Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева” (М.: Наука, 2006), “Структура и функция лесов Европейской России” (М.: Тов-во КМК, 2009), “Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга” (М.: Тов-во КМК, 2010).

В эти же годы Ю.Л. Цельникер завершила работу над воспоминаниями – рассказом о своем пути в науке, об истории своей семьи, о родных и друзьях, университетских учителях и коллегах, о жизни людей и описании быта тех лет, об истории страны и о многих исторических событиях, свидетельницей которых она была. Эти воспоминания будут интересны всем, кто интересуется историей нашей страны и развитием отечественной биологии в XX веке (Цельникер Ю.Л. Воспоминания. М.: ИД МиСиС, 2009).

За более чем 70-летний период научной деятельности Ю.Л. Цельникер опубликовано частично с соавторами порядка 10 монографий и более 150 работ в отечественных и зарубежных журналах, сборниках и других коллективных изданиях. Она принимала участие во многих обще-

союзных и международных съездах, конференциях и симпозиумах, в том числе созываемых рабочей группой по физиологии древесных растений IUFRO, выступала с докладами в странах Европы (Германия, Франция), сотрудничала с зарубежными учеными. Под руководством Ю.Л. Цельникер было подготовлено и успешно защищено шесть кандидатских диссертаций. Многие студенты – биологи и лесоведы – прошли у нее школу экспериментальных исследований в области физиологии и экологии древесных растений, выполняли курсовые и дипломные работы.

Длительное время Ю.Л. Цельникер входила в состав научных советов РАН (по лесу, по экологии, по ботанике), участвовала в работе диссертационного совета при Институте лесоведения РАН, была членом редколлегии журнала “Лесоведение”, выступала официальным оппонентом на защитах многих докторских и кандидатских диссертаций, до недавнего времени активно рецензировала статьи в журналах.

Ю.Л. Цельникер – выдающийся ученый и замечательный человек. Вся ее жизнь – достойный пример верного служения науке. Юдифь Львовна неизменно пользуется уважением коллег по работе и научным интересам, друзей и просто знакомых. Все, кто хоть раз встречался с ней, неизменно поражаются ее эрудицией, остроумием, прекрасной памятью, разносторонностью интересов, осведомленностью обо всех научных и общественных новостях, оптимизмом и доброжелательным отношением ко всем.

Поздравляя со 100-летием, от всей души желаем Юдифи Львовне крепкого здоровья, сохранения такой же творческой энергии и интереса к жизни как можно дольше.

*Научный совет РАН по лесу
Институт лесоведения РАН
Редколлегия журнала “Лесоведение”
E-mail: goulbe@ilan.ras.ru*