ISSN 0024-1148, Лесоведение

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2021

Оригинальные статьи

Влияние возраста деревьев кедра сибирского на рост и морфогенез их вегетативного потомства

С. Н. Велисевич, С. Н. Горошкевич 451

Климатически обусловленная изменчивость радиального прироста березы пушистой в криолитозоне Средней Сибири

М. В. Фонти, А. С. Прокушкин 460

Начальный радиальный прирост разных поколений сосны обыкновенной в средневозрастных лесах Кольского полуострова

П. Н. Катютин, Н. И. Ставрова, В. В. Горшков, И. Ю. Баккал, С. А. Михайлов 472

Изменчивость признаков вегетативных органов лиственницы Гмелина в Забайкальском крае

В. П. Макаров, О. Ф. Малых, Т. В. Желибо 494

Лесная рекультивация угольных отвалов с позиции сохранения фаунистического разнообразия Кузбасса

А. В. Ковалевский, И. В. Тарасова, Е. М. Лучникова, А. В. Филиппова, Л. А. Воронина, С. И. Гашков, В. Б. Ильяшенко, К. С. Зубко, А. В. Сметанин, Д. А. Ефимов 509

Методические статьи

Разграничение видов березы по форме листьев: сравнение дискриминантных методов

А. А. Маслов 523

Обзорные статьи

Роль лесов в адаптации природных систем к изменениям климата

О. Н. Липка, М. Д. Корзухин, Д. Г. Замолодчиков, Н. Ю. Добролюбов, С. В. Крыленко, А. Ю. Богданович, С. М. Семенов 531

Взаимоотношения разных видов дуба и филлофагов как объект биогеоценотических исследований

И. А. Уткина, В. В. Рубцов 547

Краткие сообщения

Экологические группировки насекомых ели сибирской среднетаежной подзоны Якутии

А. И. Аверенский 555

ISSN 0024-1148, Russian Journal of Forest Science (Lesovedenie)

CONTENTS

No. 5, 2021

Original Articles

The Effect of the Age of on the Growth and Morphogenesis of Vegetative Progeny
S. N. Velisevich and S. N. Goroshkevich 451

Climat-Induced Variations in Radial Growth of Downy Birch in the Middle Siberia Cryolithozone
M. V. Fonti and A. S. Prokushkin 460

The Initial Radial Growth of Different Generations of the Scots Pine in Middle-Aged Forests of the Kola Peninsula
P. N. Katyutin, N. I. Stavrova, V. V. Gorshkov, I. Yu. Bakkal, and S. A. Mikhailov 472

Variability of Vegetative Organ Characteristics of Dahurian Larch in Zabaykalsky Region
V. P. Makarov, O. F. Malykh, and T. V. Zhelibo 494

Forest Reclamation of the Coal Dumps from the Perspective of Preserving the Fauna Diversity on the Example of the Kuznetsk Coal Basin
A. V. Kovalevskiy, I. V. Tarasova, Ye. M. Luchnikova, A. V. Filippova, L. A. Voronina, S. I. Gashkov, V. B. Il'yashenko, K. S. Zubko, A. V. Smetanin, and D. A. Yefimov 509

Methodological Articles

Distinguishing between Birch Species by Leaf Shape: a Comparison of Two Discriminant Functions
A. A. Maslov 523

Overviews

A Role of Forests in Natural Systems Adaptation to Climate Change
O. N. Lipka, M. D. Korzukhin, D. G. Zamolodchikov, N. Yu. Dobrolyubov, S. V. Krylenko, A. Yu. Bogdanovich, and S. M. Semenov 531

Relationship of Different Species of Oak and Phyllophages as an Object of Biogeocenotic Research
I. A. Utkina and V. V. Rubtsov 547

Short Communications

Insect Ecological Groups of Siberian Spruces in Middle Taiga Subzone of Yakutiya
A. I. Averenskiy 555

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 451–459

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*181.65+582.475.2+581.143.4+581.4

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ДЕРЕВЬЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО НА РОСТ И МОРФОГЕНЕЗ ИХ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА

© 2021 г. С. Н. Велисевич[a], *, С. Н. Горошкевич[a]

[a] *Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, 10/3, Томск, 634055 Россия*

**E-mail: velisevich@imces.ru*

Поступила в редакцию 05.08.2020 г.
После доработки 08.02.2021 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

На примере 7-летнего вегетативного потомства деревьев сосны кедровой сибирской широкого возрастного диапазона исследовано влияние возраста материнских деревьев на изменчивость структуры побегов и характера ветвления. Анализировались клоны ювенильных (*J*, 5–7 лет), имматурных (*Im*, 28–56 лет), генеративных (*G*, 227–376 лет) и сенильных (*S*, 449–639 лет) деревьев разновозрастного кедровника (южная тайга, Томская область, север Обь-Томского междуречья). Установлено, что по мере увеличения возраста материнских деревьев у привоев сокращались число боковых побегов и их длина, но при этом возрастала доля латентных почек и усиливалась их роль в формировании систем ветвления, увеличивалась степень доминирования терминального побега над латеральными. Наблюдаемые различия в тенденциях роста и ветвления привоев способствовали формированию возраст-специфического габитуса кроны привоев: ювенильные медленно росли, но активно ветвились, имматурные активно росли и активно ветвились, генеративные активно росли, но хуже ветвились, сенильные одинаково плохо росли и ветвились. Высказано предположение, что возраст материнских деревьев определяет, в первую очередь, характер ветвления привоев.

Ключевые слова: сосна кедровая сибирская, *Pinus sibirica* Du Tour, *возраст*, *прививка*, *морфогенез*, *рост*.

DOI: 10.31857/S0024114821050107

Сосна кедровая сибирская – важнейший в природном и хозяйственном отношении вид с площадью ареала более 10.8 млн. га (Седых, 2009), эдификатор самых продуктивных лесных сообществ в бореальной зоне России. Кроме того, это единственный орехоплодный вид сибирской тайги – основа трофических цепей в природных экосистемах и источник ценного пищевого продукта для местного населения. Стоит задача введения этого вида в культуру, в частности, создание прививочных орехоплодных плантаций на селекционной основе. Считается, что особенности, связанные с формированием генеративных органов на материнских деревьях, сохраняются при вегетативном размножении, а прививка позволяет значительно ускорить начало семеношения и время промышленного получения кедрового ореха. Поэтому для обеспечения высокой и продолжительной урожайности орехопродуктивных плантаций деревья следует клонировать в начале апогея семеношения; это позволяет использовать весь период экономически выгодной, наивысшей урожайности клона в течение не менее 80–100 лет (Титов, 2014). Рубки главного пользования в кедровых лесах запрещены в нашей стране с 1989 г., однако кедровая древесина не менее важна для народного хозяйства, чем кедровый орех. Актуальна разработка технологии создания плантационных культур сосны кедровой сибирской, предназначенных для производства товарной древесины. Между тем, о наследовании скорости роста материнских деревьев разного возраста их вегетативным потомством не известно пока ничего.

Первые прививки сосны кедровой сибирской были сделаны в России в конце 1950-х годов (Хохрин, 1957; Вересин, 1958; Северова, 1958). Как правило, материнские деревья были зрелыми, плодоносящими. Это позволяло получить первый урожай шишек уже через несколько лет после прививки, на несколько десятилетий раньше, чем у деревьев семенного происхождения (Яблоков, 1960). Этот результат в дальнейшем был многократно подтвержден (Храмова, 1964; Матвеева, Буторова, 2000; Лихенко, 2010). С тех пор считается общепризнанным, что прививка позволяет значительно ускорить начало семеношения и промышленного получения кедрового ореха (Колосовская, 2013; Титов, 2007, 2014). С 1960-х годов

в СССР начались и стали быстро расширяться работы по селекционной инвентаризации кедровников, созданию постоянной лесосеменной базы на селекционной основе. Из плюсовых деревьев создавались клоновые архивы и прививочные лесосеменные плантации, в которых была основательно изучена индивидуальная изменчивость и ее наследование в вегетативном потомстве (Земляной и др., 2010; Савельев, Третьякова, 2011; Матвеева и др., 2013; Нарзяев и др., 2019). Создавались также и географические клоновые архивы, в которых изучалась эколого-географическая дифференциация вида (Колегова, 1977; Кузнецова, 2007; Орешенко, 2009). По действовавшим в то время рекомендациям плюсовые деревья и материал для географических клоновых архивов отбирали в зрелых естественных насаждениях. Не было заложено ни одного опыта, где черенки для прививок брали бы с деревьев разного возраста. Поэтому влияние этого фактора на развитие привоев у сосны кедровой сибирской оказалось не изученным. Наша работа призвана хотя бы отчасти восполнить этот пробел.

В предшествующих опытах с прививками хвойных на однородном молодом подвое анализировался примерно тот же набор признаков морфоструктуры побегов и систем ветвления, что и в данной работе. Но возрастной диапазон исходных объектов охватывал далеко не весь онтогенез: 12–127 лет у *Picea rubens* Sarg. (Day, Greenwood, 2011; Greenwood et al., 2010), 2–450 лет у *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Bond et al., 2007), 129–534 года у *Pinus sylvestris* L. (Mencuccini et al., 2011). Эти авторы пришли к выводу, что часть признаков демонстрирует явную зависимость от возраста материнских деревьев, а часть из них подвержена реювенилизации – уменьшению физиологического возраста под влиянием молодого подвоя, без какого-либо снижения онтогенетического возраста (Wendling et al., 2014). Наши 25-летние наблюдения за развитием кроны у привитых черенков 30- и 200-летних деревьев сосны кедровой сибирской показали, что вегетативным потомством наследуется, прежде всего, характер роста и ветвления побегов, характерный для материнских деревьев (Велисевич и др., 2018). В настоящей работе анализируется почти 700-летний возрастной ряд, который представляет практически весь онтогенез сосны кедровой сибирской, в связи с чем мы ожидаем обнаружить более высокий уровень возрастных различий.

Цель данной работы – на примере 7-летнего вегетативного потомства деревьев сосны кедровой сибирской широкого возрастного диапазона (5–700 и более лет) исследовать влияние возраста материнских деревьев на изменчивость морфоструктуры побегов и характер ветвления побегов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для проведения настоящего исследования на территории Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск) в 2012 г. создан участок клонового архива (56°28′ с.ш., 85°03′ в.д., 87 м над ур. моря). В нем представлены клоны деревьев из разновозрастного кедровника кустарничково-травяно-сфагнового (7К2Л1С, где К – кедр, Л – лиственница, С – сосна), V класса бонитета, полнота 0.4. Маточный кедровник расположен на небольшом (260 м в длину и 25 м в ширину) изолированном острове с минеральной почвой посреди сфагнового верхового болота Таган, на севере Обь-Томского междуречья, в южной подзоне тайги Западной Сибири (56°12′ с.ш., 84°24′ в.д., 126 м над ур. моря). Благодаря изолированному расположению, отсутствию пожаров и антропогенной нагрузки на острове представлен непрерывный возрастной ряд деревьев – от сеянцев до очень старых, суховершинных особей.

Из всей совокупности деревьев, произрастающих на острове, для сбора черенков для прививки были отобраны 77 шт. На основании анализа их возраста, уровня роста, наличия или отсутствия семеношения и его интенсивности деревья подразделили на четыре возрастные группы (табл. 1). Возраст сеянцев (ювенильных растений) определяли по числу годичных приростов на стволе, возраст остальных деревьев – по числу годичных приростов на древесных кернах. Прирост ствола в высоту определяли как среднюю длину побегов ствола за последние 5 лет. У плодоносящих деревьев подсчитывали среднее число шишек на ветви. Для этого отбирали среднюю скелетную ветвь из женского генеративного яруса кроны и по следам на коре побегов подсчитывали среднее число шишек за последние 20 лет.

Согласно периодизации онтогенеза сосны кедровой сибирской (Николаева и др., 2011) отобранные группы материнских деревьев соответствуют четырем онтогенетическим состояниям. Первая относится к ювенильным деревьям (*J-2*), которые представляют собой многолетние сеянцы 5–15 лет с незначительным ростом фитомассы. Вторая группа – имматурные деревья (*Im-1*), представлена особями 25–50 лет с экспоненциальным ростом фитомассы и несформированной раскидистой кроной. Третья группа – зрелые генеративные деревья (*G-2*) возрастом 110–320 лет с максимально развитой кроной, снижающимися приростами и максимальным плодоношением. Четвертая группа – сенильные деревья (*S*) возрастом 480 лет и более с минимальными приростами, отмиранием кроны, частичным сохранением генеративной функции.

Черенки для прививки собирали в начале октября 2011 г. и хранили в зимнике до весны. Отби-

Таблица 1. Характеристика материнских деревьев сосны сибирской кедровой

Признак	Возрастная группа			
	J (*n* = 28)	*Im* (*n* = 18)	*G* (*n* = 20)	*S* (*n* = 12)
Возраст, лет	5–7	28–56	227–376	449–639
Высота ствола, м	0.13–0.22	3.7–5.9	10.3–16.9	10.7–18.8
Диаметр ствола, см	1.1–1.4	7.5–11.8	16.5–32.1	20.1–34.9
Диаметр кроны, см	9–18	119–149	293–425	2170–308
Годичный прирост в высоту, см	5.0–11.1	28.9–40.1	8.9–16.8	2.9–4.9
Среднее число шишек на годичном побеге, шт.	–	0–0.3	1.3–3.8	0.9–1.9

Примечание. Приведены максимальные и минимальные значения признаков. В табл. 1–3 *J* – ювенильные, *Im* – имматурные, *G* – генеративные, *S* – сенильные деревья; *n* – число деревьев.

рали черенки одинакового размера удобного для прививки – длиной 5–7 см, диаметром 0.5–1.0 см. Со взрослых (имматурных, генеративных, сенильных) деревьев отобрано по 3 черенка, с ювенильных – по одному, поскольку это был терминальный побег 2011 г. Слишком тонкие боковые ветви ювенильных сеянцев для прививок не пригодны. У взрослых деревьев отбирали бесполые побеги 2011 г. на 2–3-летних боковых ветвях I порядка, расположенных в самом верху кроны. Собственный возраст привоев соответствовал возрасту материнского дерева. Всего привито 148 черенков.

Подвои выращивались в полиэтиленовых контейнерах из семян сосны кедровой сибирской урожая 2006 г., собранных в припоселковом кедровнике (6К2П2Е, где К – кедр, П – пихта, Е – ель; III класс бонитета; полнота 0.7), расположенном в 20 км от клонового архива. В мае 2012 г., когда подвои достигли 5-летнего возраста, они были привиты вприклад сердцевиной на камбий. На терминальный побег каждого подвоя прививали один привой. Прививки выполнены на одинаковом расстоянии от корневой шейки подвоя (20–22 см), что обеспечило равные условия для развития привоев. Привитые деревья высажены осенью 2012 г. на постоянное место в клоновом архиве рядами. Расстояние между соседними деревьями в ряду составляло 2 м, расстояние между рядами – 3 м. На момент анализа привой достиг 7-летнего возраста, а все привитое растение – 12-летнего. Средняя приживаемость прививок на момент учета в 2013 г. составила в среднем 83.1%, в том числе у ювенильных привоев 85.7 ± 21.9% (среднее значение ± стандартное отклонение), у имматурных – 80.2 ± 19.0%, у генеративных 85.3 ± 15.4% и 81.1 ± 24.1% у сенильных. Различия между возрастными группами статистически недостоверны. Для анализа в каждой возрастной группе выбраны деревья без механических повреждений ствола и кроны.

В первый год после прививки структура побега представлена метамерами, инициированными в почке еще на материнском дереве, поэтому годичный побег 2012 г. нами не рассматривался. В течение следующего вегетационного сезона происходило окончательное срастание привоя и подвоя, формирование общей проводящей системы (Goldschmidt, 2014), в связи с чем посттравматический годичный побег 2013 г. нами также исключен из рассмотрения. В данной работе мы анализировали 5-летний период развития – 2014–2018 гг.

На уровне кроны рассматривали активность ветвления и апикальное доминирование в системе многолетних ветвей (отношение длины ствола к длине самой крупной ветви кроны). На уровне побега анализировали размер, соотношение различных метамеров, а также происхождение элементов: первичное (из почек возобновления) или вторичное (из латентных почек). При анализе систем ветвления и кроны в целом как “накопительной” характеристики использовали средние значения за 5 лет. В пределах каждой возрастной группы вариационными рядами служили выборки: 24 шт. ювенильных, 28 шт. имматурных, 24 шт. генеративных и 23 шт. сенильных привоев. Во всех вариантах с прививками, кроме ювенильных, каждый клон состоял из одной или двух прививок. В варианте с ювенильными прививками число клонов совпадало с числом изученных образцов. Анализ фактического материала проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по Фишеру, включая метод линейных контрастов Шеффе, который позволяет установить значимость различий между несколькими выборками. Расчеты проводили с использованием пакета программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размер и структура побегов. Анализ структуры побегов у привоев различных возрастных групп (табл. 2) показал, что самые длинные побеги формировались у имматурных и генеративных деревьев. Размер побега зависел от числа метамеров, заложившихся в почке, и от удлинения междоузлий в период роста побегов растяжением. Макси-

Таблица 2. Структура годичного побега привоев различных возрастных групп

Признак	Возрастная группа			
	J (*n* = 24)	*Im* (*n* = 28)	*G* (*n* = 24)	*S* (*n* = 23)
Длина побега, см	9.1 ± 2.3a	11.3 ± 2.6b	11.9 ± 1.8b	8.4 ± 1.1a
Сумма метамеров, шт.	44.5 ± 11.3ab	49.6 ± 8.0b	49.2 ± 5.5b	40.1 ± 7.4a
Длина междоузлий, мм	1.84 ± 0.47a	2.13 ± 0.36ab	2.32 ± 0.40b	1.91 ± 0.32a
Число брахибластов, шт.	33.9 ± 7.7ab	39.1 ± 7.4b	39.5 ± 5.0b	31.4 ± 7.2a
Число латеральных ауксибластов, шт.	3.1 ± 0.6a	2.6 ± 0.5ab	2.2 ± 0.6b	1.7 ± 0.5b
Число латентных почек, шт.	1.0 ± 0.15a	1.1 ± 0.23a	1.5 ± 0.19b	1.8 ± 0.20b
Доля латентных почек от числа всех почек побега, %	26.3 ± 7.3a	29.3 ± 6.6a	40.0 ± 7.0b	50.9 ± 8.8c

Примечание. В табл. 2–3 приведены средние значения ± стандартное отклонение. Буквенные индексы при средних значениях характеризуют достоверность различий, рассчитанных по методу линейных контрастов Шеффе. При отсутствии различий буквенный индекс одинаков. Обозначение возрастных групп см. табл. 1.

мальное число метамеров (прежде всего, брахибластов, несущих хвою) закладывалось в почках имматурных и генеративных привоев. У ювенильных и особенно сенильных привоев метамеров было заметно меньше. Схожий характер изменчивости наблюдался и по активности растяжения междоузлий побега. Их длина у ювенильных и сенильных привоев существенно уменьшалась по сравнению с имматурными и генеративными. Таким образом, оба фактора вносят заметный и примерно равный вклад в различия между возрастными группами по длине побега, представляя собой единый и согласованный процесс: заложение метамеров → удлинение междоузлий.

Интенсивность ветвления также существенно зависела от возраста материнских деревьев, но характер зависимости был другой: число почек возобновления и, следовательно, латеральных ауксибластов однонаправлено снижалось от ювенильных и виргинильных привоев к генеративным и сенильным. Возраст материнских деревьев сильно влиял на соотношение почек возобновления и латентных почек при формировании систем побегов. У вегетативного потомства ювенильных и имматурных деревьев закладывалось больше почек возобновления. У сенильных привоев более половины всех почек побега составляли латентные. Следует также отметить, что у 13% привоев генеративных и 22% сенильных деревьев отмечено пробуждение латентных почек на 2–3-м году их жизни и формирование мелких (с годичным приростом 3–5 мм) вторичных ветвей (“epicormic branch”). В группах ювенильных и виргинильных привоев таких случаев не было вообще.

В вегетативном потомстве ювенильных деревьев 56% осевых побегов имели терминальные почки возобновления с признаками преждевременного позднелетнего или осеннего растяжения, которое происходило в конце августа – начале сентября. Растягивалось лишь основание почки, лишенное брахибластов. Длина преждевременно растянувшейся части составляла от 0.5 до 1.5 см. У потомства имматурных особей доля таких почек сокращалась до 22%, а у генеративных и сенильных не отмечено ни одного случая аномального осеннего роста.

Размер и структура кроны. В возрастном ряду привитых деревьев высота привоя увеличивалась при переходе от ювенильного состояния к имматурному, затем уменьшалась при переходе к генеративному и достигала минимума у привоев сенильных деревьев (табл. 3). Ширина кроны и диаметр ствола в основании статистически одинаковы у всех групп деревьев, кроме сенильных, у которых они существенно ниже. Таким образом, имматурные и генеративные подвои лидировали по всем показателям роста, сенильные по всем показателям сильно отставали, а ювенильные отставали лишь по росту в высоту.

Схожие возрастные тенденции наблюдались и в характере ветвления привоев. Минимальными значениями соответствующих признаков характеризовались привои сенильных деревьев, которые по общей длине всех ветвей уступали не только молодым (в 2.9 раза), но даже более близким по возрастному состоянию привоям генеративных деревьев (в 2.4 раза). Следует отметить, что по абсолютным показателям активности ветвления кроны (числу всех боковых ветвей и их суммарной длине) между группами ювенильных, имматурных и зрелых генеративных деревьев различия оказались незначительными. Однако анализ пересчетных признаков, характеризующих соотношение роста привоя в высоту и активности ветвления при формировании возраст-специфического габитуса кроны (длины боковых ветвей в процентах от высоты ствола и числа боковых ветвей на 1 мм диаметра ствола), показал принципиальные различия между ювенильными, имматурными и генеративными деревьями по направленности морфогенеза. Чем активней происходил

Таблица 3. Структура кроны привоев различных возрастных групп

Признак	Возрастная группа			
	J (*n* = 24)	*Im* (*n* = 28)	*G* (*n* = 24)	*S* (*n* = 23)
Высота привоя, см	46 ± 11.6a	59 ± 12.9b	56 ± 9.1b	42 ± 10.7a
Диаметр основания ствола привоя, мм	15.4 ± 2.5a	15.1 ± 2.6a	14.6 ± 2.0a	12.0 ± 1.7b
Диаметр кроны, см	44 ± 11.7a	48 ± 12.7 a	43 ± 12.0a	26 ± 8.5b
Сумма боковых ветвей в кроне, шт.	21.9 ± 5.1a	22.9 ± 6.3a	19.7 ± 5.8a	11.5 ± 3.7b
Длина средней боковой ветви, см	8.9 ± 2.1a	9.0 ± 1.6a	9.1 ± 1.3a	6.2 ± 1.4b
Суммарная длина всех боковых ветвей, см	209 ± 69a	198 ± 52a	176 ± 51a	73 ± 24b
Длина всех боковых ветвей в % от высоты привоя	458 ± 137a	346 ± 101b	295 ± 84bc	170 ± 56c
Апикальное доминирование (высота ствола/длина самой крупной ветви)	2.1 ± 0.6a	2.5 ± 0.7ab	2.9 ± 0.8b	3.6 ± 1.1b
Число боковых ветвей на 1 мм диаметра ствола, шт.	1.4 ± 0.41ab	1.5 ± 0.69b	1.3 ± 0.41a	0.96 ± 0.23c

Примечание. Обозначение см. табл. 1 и 2.

рост в длину (пример – имматурные привои), тем меньше ветвей приходилось на 1 мм диаметра ствола; чем пассивней рост (пример – сенильные привои), тем больше ветвей на единицу ширины ствола. Привои ювенильных деревьев весьма активно ветвились, но при этом довольно медленно росли в высоту. Привои имматурных деревьев сочетали активное ветвление с максимальным приростом в высоту. У привоев генеративных деревьев, которые по длине и ширине кроны практически не отличались от имматурных, на фоне довольно высокого уровня роста в высоту происходило заметное снижение активности ветвления. Привои сенильных деревьев сильно дистанцированы от всех групп из-за резкого снижения и роста, и ветвления.

В целом ювенильные и, в меньшей степени, имматурные привои по габитусу были похожи на материнские деревья: длинные ветви, широкая крона. У привоев сенильных деревьев кроны напоминали отдельные ветви из верхнего яруса кроны материнских деревьев, что проявлялось в слабом росте боковых ветвей по отношению к стволу. Особенности онтогенетически обусловленных изменений в соотношении роста осей различных порядков хорошо иллюстрируются различиями в апикальном доминировании, которое мы оценивали по отношению высоты ствола к длине самой крупной боковой ветви. По мере увеличения возраста материнских деревьев существенно и однонаправлено усиливалось доминирование терминального побега над латеральными.

Обобщение полученных результатов показало, что уровень различий между возрастными группами был примерно одинаков по большинству изученных признаков. Это позволяет утверждать, что они в той или иной мере подвержены эффекту реювенилизации под влиянием молодого подвоя, но наблюдаемые достоверные различия между группами свидетельствуют также и о существенном влиянии возраста материнских деревьев на развитие привоев. Однако наиболее интересным результатом настоящего исследования мы считаем не величину различий, а их направленность. Все признаки, характеризующие первичный рост оси побега, изменяются с возрастом маточника по параболе: максимальных значений признаки достигают у привоев имматурных и генеративных деревьев, минимальных – у ювенильных и сенильных. Апикальное доминирование изменяется однонаправлено: минимальное оно у молодых, максимальное у старых деревьев. Проявлением слабого апикального доминирования у молодых является обильное ветвление при незначительном линейном росте побегов.

Статистически доказанное превосходство имматурных привоев над ювенильными по длине побега говорит о выраженном наследовании возраст-специфического уровня ростовых процессов и представляет большой интерес для селекции на скорость роста, однако раннее проявление эффекта реювенилизации (Greenwood et al., 1989; Wendling et al., 2014) может свидетельствовать о комплексной регуляции роста побегов. Характер ветвления, судя по литературным данным (Mencuccini et al., 2007; Greenwood et al., 2010; Day, Greenwood, 2011), зависит от возраста материнских деревьев, поскольку по мере его увеличения число ветвей, особенно в пересчете на единицу длины побега, уменьшалось. Следует отметить, что эти различия сохранялись длительный период, что еще раз доказывает преобладающее влияние возраста материнских деревьев на процесс ветвления. Результаты нашего исследования полностью подтверждают эти выводы. По числу боковых ветвей в кроне и их средней длине сенильные деревья явно уступали более молодым привоям, различия между которыми по этим “простым” при-

знакам были незначительными. Но по пересчетным признакам – числу ветвей на 1 см длины и толщины ствола привоя и особенно по длине всех боковых ветвей в процентах от высоты ствола, различия между вариантами возрастали в разы из-за разной направленности изменчивости исходных признаков. Зависимость имела линейный характер. Максимальной плотностью ветвления характеризовались ювенильные привои, минимальной – сенильные.

Степень доминирования терминального побега над латеральными, которая определяет внешний вид кроны, является еще одной важной характеристикой структуры ветвления. У лесных древесных видов максимальным апикальным доминированием характеризуются молодые деревья в период активного роста, что связано с выходом в первый ярус лесного сообщества (Серебряков, 1962; Kozlowski, 1971). Крона в этот период имеет остроконическую форму вследствие преобладания роста ствола над ростом ветвей первого порядка. После достижения пика приростов апикальное доминирование снижается, крона становится округлой или зонтиковидной в результате выравнивания роста побегов ствола и боковых ветвей. У сосны кедровой сибирской крона в молодом возрасте также имеет остроконическую форму, характеризуется монополярностью, акропетальным градиентом скорости роста побегов и вследствие этого выраженным апикальным доминированием на уровне кроны в целом (Горошкевич, Велисевич, 2000). Однако на уровне отдельных скелетных ветвей апикальное доминирование выражено гораздо меньше, поскольку различия в длине побегов между ветвями первого, второго и даже третьего порядков ветвления не так велика, как между побегами ствола и скелетных ветвей. Дальнейшее развитие кроны сосны кедровой состоит в общем ослаблении роста и переходе от моно- к полиполярной организации. На более поздних этапах онтогенеза основной структурной единицей кроны становится стабильно плодоносящая скелетная ветвь с короткими боковыми ветвями, а число относительно равноценных полюсов доминирования оказывается равным числу таких ветвей. На уровне кроны апикальное доминирование становится нулевым, а на уровне отдельного полюса, напротив, наблюдается ярко выраженное доминирование скелетной ветви над боковыми ветвями. То есть, в онтогенезе сосны кедровой апикальное доминирование на уровне кроны (ствол – скелетные ветви) снижается, а на уровне скелетной ветви (ось первого порядка – оси старших порядков ветвления), напротив, усиливается.

Как показано на примере 12–127-летнего вегетативного потомства *Picea rubens* Sarg., привитого на однородный молодой подвой, по мере увеличения возраста материнских деревьев происходило снижение апикального контроля (Greenwood et al., 2010). У сосны кедровой, как показали наши исследования, доминирование терминального побега над латеральными, напротив, усиливалось с возрастом материнского дерева. Мы полагаем, что причина таких различий состоит в разной жизненной стратегии анемохорных видов, к числу которых принадлежит рассмотренный выше род *Picea*, и зоохорных, к которым относится сосна кедровая, поэтому их кроны сильно различаются по структуре в зрелом возрасте. У сосны кедровой верхняя часть кроны представляет собой “канделябр” из мощных вертикальных ветвей с короткими боковыми ветвями. Апикальное доминирование очень сильное, но избирательное, поскольку некоторые боковые ветви быстро догоняют материнскую ветвь. Такая форма вершины, по нашему предположению, может представлять пример адаптации к взаимодействию с птицей кедровкой – основным распространителем семян, которой для расклевывания шишек требуется прочная и удобная для посадки конструкция ветвей. У анемохорных видов “канделябра” нет, их вершины после достижения деревом максимальной высоты состоят из единообразных мелких ветвей с нулевым доминированием. Поэтому ярко выраженное доминирование у привоев сенильных деревьев сосны кедровой представляет собой очень характерную для этого вида возрастную особенность морфогенеза кроны, которая, предположительно, может наследоваться.

Формирование модульной структуры за счет вторичных систем ветвления обеспечивает адаптивность и долговечность дерева (Ishii, 2011). Однако механизм, контролирующий вторичное побегообразование из латентных почек, на сегодняшний день не совсем понятен. Считается, что ауксин, вырабатываемый апексом побега, ингибирует пробуждение базальных почек, которые по этой причине становятся спящими (Millet, Bouchard, 2003). Образование вторичных побегов также связывают с ухудшением камбиальной активности (Nicolini et al., 2003), однако у старых больших деревьев вторичные побеги появляются на регулярной основе, безо всяких повреждений и травм. Это говорит о том, что развитие вторичной кроны может быть результатом действия внутренних факторов, связанных с возрастом деревьев (Ishii, 2011). Установленный в данном исследовании значительный вклад латентных почек в структуру ветвления крон генеративных и сенильных деревьев сосны кедровой можно рассматривать как устойчивую возраст-специфическую черту морфогенеза побегов старых деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение первых 7 лет после прививки возраст материнских деревьев определяет, в первую оче-

редь, характер ветвления привоев. Удлинение побегов предположительно имеет комплексную природу регуляции: оно в значительной мере зависит от возраста материнских деревьев, но при этом наблюдается эффект частичной реювенилизации – омолаживающего влияния со стороны молодого подвоя на рост побегов у генеративных и сенильных привоев. Возраст-специфические особенности роста и ветвления материнских деревьев достаточно ярко проявились в преобладающих тенденциях формирования кроны привоев: ювенильные медленно росли, но активно ветвились; имматурные хорошо росли и хорошо ветвились; генеративные активно росли, но хуже ветвились; сенильные одинаково плохо росли и ветвились. К характерным "маркерам" возрастного состояния материнских деревьев можно отнести: (1) соотношение почек возобновления и латентных почек, доля и роль которых многократно возрастают на заключительных этапах онтогенеза; (2) высокий уровень апикального доминирования у старых деревьев, который проявляется в преобладающем росте терминального побега над латеральными; (3) преждевременное (позднелетнее или осеннее) растяжение почек возобновления, характерное для молодых деревьев. Главным результатом настоящей работы является установленная закономерность: чем ближе материнское дерево к онтогенетическому пику роста, тем интенсивней растет и ветвится его вегетативное потомство. В случае подтверждения стабильности этого эффекта возможна селекция на основе возрастных состояний, например, существенное увеличение продуктивности и сокращение оборота рубки за счет использования вегетативного потомства деревьев, находящихся на онтогенетическом пике роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Велисевич С.Н., Попов А.В., Горошкевич С.Н. Структура кроны вегетативного потомства молодых и зрелых генеративных деревьев сосны кедровой сибирской // Сибирский лесной журн. 2018. № 6. С. 69–79.

Вересин М.М. Расширять посадки орехоплодовых культур // Сад и огород. 1958. № 12. С. 46–49.

Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia: Сибирский ботанический журн. 2000. № 2(1). С. 110–122.

Земляной А.И., Ильичев Ю.Н., Тараканов В.В. Межклоновая изменчивость кедра сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 77–82.

Колегова Н.Ф. Географические прививочные плантации сосны и кедра в Красноярской лесостепи // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 154–166.

Колосовская Ю.Е. Изменчивость, отбор клонов и рамет плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2013. № 7. С. 160–165.

Кузнецова Г.В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 217–224.

Лихенко Н.Н., Борисов А.И., Кузнецова Т.Ю. Клоновый архив кедра сибирского дендропарка СИБ НИИРС // Гео-Сибирь. 2010. Т. 3. № 2. С. 205–209.

Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. Генетика, селекция, семеноводство кедра сибирского. Красноярск: СибГТУ, 2000. 243 с.

Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Кичкильдеев А.Г., Нарзяев В.В. Изменчивость клонового потомства плюсовых деревьев сосны кедровой сибирской на плантации юга Средней Сибири // Известия ВУЗ. Лесной журн. 2013. № 2. С. 93–97.

Нарзяев В.В., Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф., Щерба Ю.Е. Изменчивость вегетативного потомства плюсовых деревьев кедра сибирского, аттестованных по стволовой или семенной продуктивности // Там же. 2019. № 4. С. 22–33.

Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2011. № 4. С. 3–22.

Орешенко С.А. Выращивание плантационных культур кедра сибирского разного географического происхождения и их семенного потомства в условиях зеленой зоны г. Красноярска // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 2. С. 259–262.

Савельев С.С., Третьякова И.Н. Особенности половой репродукции клоновой прививочной плантации кедра сибирского в Западно-Саянском опытном лесном хозяйстве // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. № 8. С. 80–83.

Северова А.И. Вегетативное размножение хвойных древесных пород. М.: Гослесбумиздат, 1958. 143 с.

Седых В.Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Титов Е.В. Создание кедровых садов на генетико-селекционной основе // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 302–308.

Титов Е.В. Факторы плантационного ореховодства кедра сибирского // Там же. 2014. № 32(3–4). С. 66–70.

Хохрин А.В. Опыт прививки кедра на Урале // Лесное хоз-во. 1957. № 3. С. 70–71.

Храмова Н.Ф. Прививки как метод создания семенных участков кедра и кедровых садов в Новосибирской области // Возобновление и улучшение лесов. Новосибирск: Наука, 1964. Вып. 8. С. 139–144.

Яблоков А.С. О задачах и методах селекции и семеноводства кедра // Проблемы кедра. Новосибирск: Наука, 1960. С. 139–143.

Bond B.J., Czarnomski N.M., Cooper C., Day M.E., Greenwood M.S. Developmental decline in height growth in Douglas fir // Tree Physiology. 2007. № 27. P. 441–453.

Day M.E., Greenwood M.S. Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers // Size- and Age-Related Changes in

Tree Structure and Function. Eds. F. Meinzer, T. Dawson and B.Lachenbruch. Springer Dordrecht Heidelberg, London; N.Y.: 2011. P. 91–232.

Goldschmidt E.E. Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications // Frontiers in Plant Science. 2014. Article 727. 9 p.

Greenwood M.S., Day M.E., Schatz J. Separating the effects of tree size and meristem maturation on shoot development of grafted scions of red spruce (*Picea rubens* Sarg.) // Tree Physiology. 2010. № 30(4). P. 459–468.

Greenwood M.S., Hooper C.A., Hutchison K.W. Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics and DNA methylation // Plant Physiology. 1989. № 90. P. 406–412.

Ishii H. How do changes in leaf/shoot morphology and crown architecture affect growth and physiological function of large, old trees? // Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function. Eds. F. Meinzer, T. Dawson and B.Lachenbruch. Springer Dordrecht Heidelberg, London; N.Y.: 2011. P. 215–232.

Kozlowski T.T. Growth and development of trees. N.Y.: Academic press, 1971. V. 1. 443 p.

Mencuccini M., Martinez-Vilalta J., Abdul-Hamid H., Vanderklein D. Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies // Tree Physiology. 2007. № 27(3). P. 463–473.

Millet J., Bouchard A. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network // Canadian J. Forest Research. 2003. № 33. P. 726–739.

Nicolini E., Caraglio Y., Pe'lissier R., Leroy C., Roggy J.C. Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpiniaceae*) // Annals of Botany. 2003. № 92. P. 97–105.

Wendling I., Trueman S. J., Xavier A. Maturation and related aspects in clonal forestry. Part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance // New Forests. 2014. № 45. P. 473–486.

The Effect of the Age of on the Growth and Morphogenesis of Vegetative Progeny

S. N. Velisevich[1, *] and S. N. Goroshkevich[1]

[1]*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, 10/3, Academichesky Ave., Tomsk, 634055 Russia*

**E-mail: velisevich@imces.ru*

The purpose of this work is to investigate the influence of the donor tree age on the variability of the morphological structure of shoots and crown using the example of 7-year vegetative progeny of Siberian stone pine trees of a wide age range. We analyzed clones of juvenile donor trees (j, 5–7 years old), immature (im, 28–56 years old), generative (g, 227–376 years old) and senile (s, 449–639 years old). The cuttings for grafts were sampled in the uneven-aged (5–700 years) stone pine forest (north of the Ob-Tom interfluve). Cuttings were grafted onto a uniform 5-year rootstock of local origin and planted at clone seed orchard. It was found that with increasing age of the donor tree, the number of lateral shoots and their length decreased, but the proportion of latent buds increased and their role in the formation of branching systems increased, the degree of dominance of the terminal shoot over the lateral shoots increased. The observed differences in growth and branching trends of grafts contributed to the formation of an age-specific habit of the grafts crown: juveniles slowly grew but actively branched, immature actively grew and actively branched, generative actively grew, but branched worse, senile equally poorly grew and branched. It has been suggested that the age of the donor tree determines, first of all, the character of grafts branching. Elongation of shoots presumably depends on the age of the donor tree, and on the influence of a young stock.

Keywords: Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, *age*, *graft*, *morphogenesis*, *growth*.

REFERENCES

Bond B.J., Czarnomski N.M., Cooper C., Day M.E., Greenwood M.S., Developmental decline in height growth in Douglas fir, *Tree Physiology*, 2007, No. 27, pp. 441–453.

Day M.E., Greenwood M.S., Regulation of Ontogeny in Temperate Conifers, In: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*, London, N.Y.: Springer Dordrecht Heidelberg, 2011, pp. 91–232.

Goldschmidt E.E., Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications, *Frontiers in Plant Science*, 2014, Article 727, 9 p.

Goroshkevich S.N., Velisevich S.N., Struktura krony kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour) na generativnom etape ontogeneza (Crown structure in Siberian cedar (*Pinus sibirica* Du Tour) during generative stage of ontogenesis), *Krylovia: Sibirskii botanicheskii zhurnal*, 2000, No. 2(1), pp. 110–122.

Greenwood M.S., Day M.E., Schatz J., Separating the effects of tree size and meristem maturation on shoot development of grafted scions of red spruce (*Picea rubens* Sarg.), *Tree Physiology*, 2010, No. 30(4), pp. 459–468.

Greenwood M.S., Hooper C.A., Hutchison K.W., Maturation in larch. I. Effect of age on shoot growth, foliar characteristics and DNA methylation, *Plant Physiology*, 1989, No. 90, pp. 406–412.

Ishii H., How do changes in leaf/shoot morphology and crown architecture affect growth and physiological function of large, old trees?, In: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*, London, N.Y.: Springer Dordrecht Heidelberg, 2011, pp. 215–232.

Khokhrin A.V., Opyt privivki kedra na Urale (The experiment of grafting cedar in the Urals), *Lesnoe khoz-vo*, 1957, No. 3, pp. 70–71.

Khramova N.F., Privivki kak metod sozdaniya semennykh uchastkov kedra i kedrovykh sadov v Novosibirskoi oblasti (Ingraft as a method of creating seed plots of cedar and cedar orchards in the Novosibirsk region), In: *Vozobnovlenie i uluchshenie lesov* (Renewal and improvement of forests), Novosibirsk: Nauka, 1964, Vol. 8, pp. 139–144.

Kolegova N.F., Geograficheskie privivochnye plantatsii sosny i kedra v Krasnoyarskoi lesostepi (Geographic grafting plantations of pine and cedar in the Krasnoyarsk forest-steppe), In: *Geograficheskie kul'tury i plantatsii khvoinykh v Sibiri* (Geographical and cultural plantations of conifers in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1977, pp. 154–166.

Kolosovskaya Y.E., Izmenchivost', otbor klonov i ramet plyusovykh derev'ev sosny kedrovoi sibirskoi (Variability, selection of clones and ramets of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) plus trees), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 7, pp. 160–165.

Kozlowski T.T., *Growth and development of trees*, N.Y.: Academic press, 1971, Vol. 1, 443 p.

Kuznetsova G.V., Opyt sozdaniya klonovoi plantatsii kedrovykh sosen v Krasnoyarskoi lesostepi (Experiment of creating a clone plantation of cedar pines in the Krasnoyarsk forest-steppe), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, Vol. 24, No. 2–3, pp. 217–224.

Likhenko N.N., Borisov A.I., Kuznetsova T.Y., Klonovyi arkhiv kedra sibirskogo dendroparka SIB NIIRS (The clone archives of the Siberian cedar of the SIBNIIRS dendrological park), *Geo-Sibir'*, 2010, Vol. 3, No. 2, pp. 205–209.

Matveeva R.N., Butorova O.F., *Genetika, selektsiya, semenovodstvo kedra sibirskogo* (Genetics, selection, seed production of Siberian cedar), Krasnoyarsk: SibGTU, 2000, 243 p.

Matveeva R.N., Butorova O.F., Kichkil'deev A.G., Narzyaev V.V., Izmenchivost' klonovogo potomstva plyusovykh derev'ev sosny kedrovoi sibirskoi na plantatsii yuga Srednei Sibiri (Variability of clonal offsprings of Siberian pine elite trees at a plantation in South-Central Siberia), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2013, No. 2, pp. 93–97.

Mencuccini M., Martinez-Vilalta J., Abdul-Hamid H., Vanderklein D., Evidence for age- and size-mediated controls of tree growth from grafting studies, *Tree Physiology*, 2007, No. 27(3), pp. 463–473.

Millet J., Bouchard A., Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network, *Canadian J. Forest Research*, 2003, No. 33, pp. 726–739.

Narzyaev V.V., Matveeva R.N., Butorova O.F., Shcherba Y.E., Izmenchivost' vegetativnogo potomstva plyusovykh derev'ev kedra sibirskogo, attestovannykh po stvolovoi ili semennoi produktivnosti (Variability of vegetative progeny of Siberian pine plus trees certified for stem or seed productivity), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2019, No. 4, pp. 22–33.

Nicolini E., Caraglio Y., Pe´lissier R., Leroy C., Roggy J.C., Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpiniaceae*), *Annals of Botany*, 2003, No. 92, pp. 97–105.

Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A., Ontogenez *Pinus sibirica* na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoi ravniny (Ontogeny of Siberian Stone Pine (*Pinus Sibirica* Du Tour) in Southeastern West Siberian Plain), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2011, Vol. 4, No. 1, pp. 3–22.

Oreshenko S.A., Vyrashchivanie plantatsionnykh kul'tur kedra sibirskogo raznogo geograficheskogo proiskhozhdeniya i ikh semennogo potomstva v usloviyakh zelenoi zony g. Krasnoyarska (Cultivation of plantation crops of Siberian cedar of different geographical origin and their seed progeny in the green zone of Krasnoyarsk), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2009, Vol. 26, No. 2, pp. 259–262.

Savel'ev S.S., Tret'yakova I.N., Osobennosti polovoi reproduktsii klonovoi privivochnoi plantatsii kedra sibirskogo v Zapadno-Sayanskom opytnom lesnom khozyaistve (Peculiarities of gonial reproduction of the clonal graft Siberian pine plantation in the West Sayan test forest area), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2011, No. 8, pp. 80–83.

Sedykh V.N., *Lesoobrazovatel'nyi protsess* (Forest forming process), Novosibirsk: Nauka, 2009, 163 p.

Serebryakov I.G., *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh* (Ecological morphology of plants: lifeforms of angiosperms and conifers), Moscow: Vysshaya shkola, 1962, 378 p.

Severova A.I., *Vegetativnoe razmnozhenie khvoinykh drevesnykh porod* (The vegetative propagation of coniferous trees), Moscow: Goslesbumizdat, 1958, 143 p.

Titov E.V., Faktory plantatsionnogo orekhovodstva kedra sibirskogo (Factors walnut Siberian pine plantation), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2014, Vol. 32, No. 3–4, pp. 66–70.

Titov E.V., Sozdanie kedrovykh sadov na genetiko-selektsionnoi osnove (Creation of cedar gardens on a genetic and selection basis), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, Vol. 24, No. 2–3, pp. 302–308.

Velisevich S.N., Popov A.V., Goroshkevich S.N., Struktura krony vegetativnogo potomstva molodykh i zrelykh generativnykh derev'ev sosny kedrovoi sibirskoi (Crown structure of vegetative progeny of young and mature generative trees of the Siberian stone pine), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 6, pp. 69–79.

Veresin M.M., Rasshiryat' posadki orekhoplodovykh kul'tur (Expand plantations of nut crops), *Sad i ogorod*, 1958, No. 12, pp. 46–49.

Wendling I., Trueman S.J., Xavier A., Maturation and related aspects in clonal forestry. Part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance, *New Forests*, 2014, No. 45, pp. 473–486.

Yablokov A.S., O zadachakh i metodakh selektsii i semenovodstva kedra (About the challenges and methods of selection and seed production of cedar), In: *Problemy kedra* (Problems of cedar), Novosibirsk: Nauka, 1960, pp. 139–143.

Zemlyanoi A.I., Il'ichev Y.N., Tarakanov V.V., Mezhklonovaya izmenchivost' kedra sibirskogo po elementam semennoi produktivnosti: perspektivy otbora (Interclonal variability on the seed productivity elements of *Pinus sibirica*: prospects of breeding), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2010, Vol. 27, No. 1–2, pp. 77–82.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 460–471

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*561.24:582.632.2

КЛИМАТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ В КРИОЛИТОЗОНЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ[1]

© 2021 г. М. В. Фонти[a], *, А. С. Прокушкин[a, b]

[a] Сибирский федеральный университет, просп. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

[b] Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

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

Поступила в редакцию 24.11.2020 г.
После доработки 02.03.2021 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

Ожидается, что прогнозируемые изменения климата окажут наиболее сильное воздействие на высокоширотные лесные экосистемы. В частности, потепление климата в бореальной зоне окажет влияние на пожарный режим территории, что вызовет изменения в динамике лесной растительности, с возможным преобладанием молодых насаждений и замещением состава древесных пород (голосеменных на покрытосеменные). В силу относительно короткой продолжительности жизни (десятки лет по сравнению с сотнями лет у хвойных) и сложным процессом перекрестного датирования лиственные виды деревьев северных территорий редко использовались в дендроклиматических исследованиях. В данной работе приводится анализ климатически обусловленной динамики радиального роста березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), произрастающей на трех участках в криолитозоне Средней Сибири. Полученные результаты показали различия во внутрисезонном сигнале, обусловленные как возрастом древостоев, так и эдафическими условиями произрастания.

Ключевые слова: Betula pubescens Ehrh., *годичное кольцо*, *климатические и эдафические факторы*.

DOI: 10.31857/S0024114821050041

Повышение температуры воздуха является причиной изменения пожарного режима бореальных лесов (Gillet et al., 2004), вызывая увеличение площадей и интенсивности пожаров в Северной Америке (Gillet et al., 2004; Kasischke, Turetsky, 2006) и Северной Евразии (Hayes et al., 2011; Kharuk et al., 2013; Ponomarev et al., 2016; Knorre et al., 2019). Лесные пожары ежегодно охватывают значительные территории криолитозоны Сибири (Kharuk et al., 2013; Ponomarev et al., 2016) и оказывают значительное влияние на формирование лесного покрова, его структуру и функционирование (Абаимов, 2005; Прокушкин и др., 2011). Это связано с тем, что в криолитозоне термодинамическое равновесие любой экологической системы вследствие ее малой энергонасыщенности и упрощенности структуры характеризуется малой устойчивостью к внешним воздействиям (Поздняков, 1986). Пожарное воздействие обеспечивает большее проникновение тепла в почву в результате понижения альбедо поверхности и удаления теплоизоляционного слоя (органического горизонта почвы), что приводит к увеличению глубины деятельного слоя почвы и оттаиванию приповерхностной мерзлоты (Kharuk et al., 2011; Boike et al., 2013; Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020).

Пожары влияют на баланс углерода фитоценозов, как напрямую в результате сгорания растительности и органического вещества подстилающей поверхности, так и косвенно, модифицируя видовой состав послепожарных сукцессий, эдафические свойства, в том числе и гидротермический режим почв (Прокушкин и др., 2011; Harden et al., 2006). Хотя бореальные экосистемы адаптированы к пожарам, повышение их частоты из-за изменения климата влияет на возрастную (от старых к молодым) и видовую (от голосеменных к покрытосеменным) структуру растительности и ее восстановление (Czimczik et al., 2006; Moser et al., 2010; Tautenhahn et al., 2016). По сравнению с вечнозелеными хвойными деревьями лиственные леса менее подвержены пожарам, более продуктивны и имеют более высокий оборот питательных веществ, но характеризуются меньшими запасами

[1] Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проекты 17-04-00610 и 18-05-60203-арктика), РФФИ – Красноярский край (18-45-240001 р_а) и гранта Президента Российской Федерации для молодых ученых (МК-1589.2014.4).

углерода в почве, чем хвойные, влияя на углеродный баланс биома (Genet et al., 2013).

Покрытосеменные деревья имеют различные фенологические и физиологические особенности по сравнению с голосеменными. Перераспределение резервных ассимилятов в связи с фенологическими особенностями (например, приоритетной необходимостью сформировать листву у листопадных покрытосеменных видов) влияет в дальнейшем на начало, продолжительность и величину роста стволов деревьев (Barbaroux et al., 2003). Также значительно отличается и аллометрия роста покрытосеменных видов (Демаков и др., 2015), их чувствительность к конкуренции (Becker, 2001), устойчивость ксилемы к кавитации (Choat et al., 2012), чувствительность проводимости устьиц к дефициту давления водяного пара (VPD) и т.д. (Carnicer et al., 2013). Как результат, их способность регистрировать сигнал окружающей среды в годичных кольцах в течение сезона роста отличается от таковой у хвойных деревьев, и значительно расширяет существующие возможности проведения дендроклиматических и экофизиологических исследований древесных видов.

Род *Betula* L. распространен на обширной территории северного полушария, и различные виды березы являются важным компонентом лесных и тундровых экосистем (Ветчинникова, 2004; Коропачинский, 2013; Drobyshev et al., 2014). На севере Евразии береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) является одной из наиболее распространенных пород деревьев и имеет высокую экологическую, экономическую и эстетическую ценность (Ветчинникова, 2004; Zyryanova et al., 2010).

В данной работе исследование березы пушистой было проведено на трех послепожарных участках в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых грунтов Средней Сибири. Цель работы – установить влияние климатических факторов на прирост деревьев с высоким внутрисезонным разрешением.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования *Betula pubescens* Ehrh. были проведены в криолитозоне Средней Сибири на базе Эвенкийского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края, 64°18′ с.ш., 100°11′ в.д.). Район расположен в области умеренного резко-континентального климата. По данным метеорологической станции пос. Тура с 1936 по 2012 г. среднегодовая температура воздуха составила минус 9°С, с количеством осадков менее 400 мм в год.

Для района исследований характерно преобладание лиственничных лесов (*Larix gmelinii* Rupr. (Rupr.)), на долю которых приходится около 82% территории. Древостои с доминированием березы, приуроченные, как правило, к плакорным выположенным поверхностям траппов на высотах до 700 м над ур. моря, занимают 11% территории (Korets et al., 2016). В течение полевых работ выбраны три участка (ПЛ – тип леса березняк кустарничково-зеленомошный с подлеском душекии, ВТ – тип леса березняк багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душекии, НС – тип леса смешанный лиственнично-березовый древостой багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душекии и ивы), расположенных на расстоянии 20 км друг от друга (табл. 1).

В пределах участков заложены временные пробные площади (круговые площадки радиусом 15 м), на которых выполнен сплошной перечет деревьев, измерены их высота и диаметр на высоте груди, а также оценена густота древостоя. На 10-метровой трансекте с шагом 1 м проведены измерения глубины сезонно-талого слоя почвы, отобраны образцы органического слоя (10 × 10 см), проведены измерения микрорельефа и оценены запасы органического слоя на поверхности минеральной почвы (мохово-лишайниковый ярус + + органический слой, таблица). В центральной части участка заложен почвенный профиль на всю глубину почвенной толщи до материнской породы, в котором с шагом 5 см проведены измерения температуры и отобраны образцы почвы. Температура почвы измерена почвенным термометром Hanna HI 935005 в почвенном разрезе в горизонтальном направлении (длина щупа – 220 мм) в первой декаде августа 2012 г. Согласно наблюдениям, в этот период глубина сезонно-талого слоя достигает 70–80% от максимальной, наблюдающейся в конце сентября – начале октября, т.е. перед установлением устойчивого снежного покрова. Почвы всех участков хорошо дренированы, сформированы на крупнообломочном материале (базальты), маломощные (глубина профиля до материнской породы 40–60 см), относятся к типу подбуры: подтипам подбур грубогумусированный (участок НС) и иллювиально-железистый (участки ПЛ и ВТ). В лабораторных условиях определена влажность почвы (весовой метод) и запасы углерода в органическом слое (TOC анализатор Elementar, Германия).

На каждой пробной площади у 20 доминантных деревьев (диаметр на высоте груди ≈ 8–10 см, что превышает средний диаметр стволов в древостоях (табл. 1)), взяты керны на высоте ствола 1.3 м возрастным буравом Haglof (Швеция). Измерение ширины годичных колец (ШГК) осуществлялось с помощью полуавтоматической компьютерной установки LINTABV–5.0 (Rinn, 1996) с точностью измерений до 0.01 мм. Для выявления выпавших и ложных колец была использована программа TSAP 3.6 (Rinn, 1996). Проверка качества датировки выполнялась в программе COFECHA

Таблица 1. Местоположение и параметры исследуемых древостоев березы пушистой

Участок*	Географические координаты, высота над уровнем моря	Год прохождения пожара	Максимальная глубина сезонно-талого слоя почвы, см	Густота древостоя, шт га$^{-1}$	Запасы органического слоя на поверхности минеральной почвы, кг м$^{-2}$	Средняя высота деревьев, м	Средний диаметр ствола, см	Возраст, лет	Период	Среднее значение ширины годичных колец, мм**	Межсериальный коэффициент корреляции	Стандартное отклонение	Коэффициент чувствительности	Автокорреляция первого порядка
ПЛ	64°18′ с.ш., 100°25′ в.д., 590 м над ур. моря	1899	85	8000	2190.7	8.0	3.9	110	1902–2012	0.41 ± 0.01	0.66	0.32	0.35	0.28
ВТ	64°12′ с.ш., 100°26′ в.д., 280 м над ур. моря	1896	153	6450	1493.1	8.0	4.3	114	1901–2014	0.37 ± 0.01	0.58	0.25	0.26	0.25
НС	64°17′ с.ш., 100°08′ в.д., 388 м над ур. моря	1960	62	4600	2881.8	7.9	4.0	54	1961–2014	0.68 ± 0.01	0.77	0.31	0.25	0.41

* Участок: ПЛ – березняк кустарничково-зеленомошный с подлеском душекии, ВТ – березняк багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душекии, НС – смешанный лиственнично-березовый древостой багульниково-лишайниково-зеленомошный с подлеском душекии и ивы.
** С учетом среднеарифметической ошибки.

(Holmes, 1992). В качестве количественных характеристик годичных изменений радиального прироста деревьев были рассчитаны коэффициент чувствительности (Douglass, 1919), который дает оценку относительных различий в изменчивости соседних колец, и коэффициент вариации, равный среднеквадратичному отклонению, отнесенному к среднему значению величины, характеризующий величину погодичной изменчивости прироста. Чем выше эти статистические параметры при высоких значениях межсериального коэффициента корреляции, тем более сильный климатический сигнал содержится в изменчивости ширины колец.

Анализ влияния климатических факторов на погодичную изменчивость ширины годичных колец проводился на основе коэффициентов корреляции Пирсона между стандартизированными хронологиями и среднемесячными климатическими данными (количеством осадков и температурой воздуха с ближайшей метеорологической станции в пос. Тура). В связи с тем, что для исследуемой территории сезон роста очень короткий (Брюханова и др., 2013), на основе суточных климатических данных был применен метод скользящих функций отклика (усредненные значения климатических параметров для 20-дневного интервала со сдвигом 5 дней с апреля по сентябрь (Симанько и др., 2013)).

Для того, чтобы установить, как изменялся климатический отклик ширины годичных колец березы на условия среды, также был применен метод скользящих функций отклика для многолетнего интервала. Корреляцию между шириной годичных колец и ежемесячными данными с июня по август при этом рассчитывали для периода 30 лет со сдвигом 1 год, например, 1936–1965, 1937–1966 гг., и т.д. Всего с 1936 по 2012 г. получены корреляции для 48 периодов для участков ПЛ и ВТ, и с 1961 по 2012 г. для 23 периодов для участка НС.

Для оценки влияния экстремальных погодных условий вегетационного сезона на рост деревьев березы получено распределение календарных лет для периода с 1971 по 2012 г. в зависимости от соотношения средней температуры воздуха к сумме осадков для периода с июня по июль. Выбранный период был обоснован данными о продолжительности сезона роста лиственницы Гмелина на исследуемой территории (Брюханова и др., 2013). На основе полученных связей климатических параметров рассчитаны средние значения ШГК для трех групп лет – сухих и теплых (1), холодных (2), а также влажных и теплых (3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравниваемые древостои характеризуются близкими средними значениями параметров деревьев березы, а именно средней высотой и диаметром стволов. При этом, однако, деревья на участке НС почти в два раза моложе деревьев на двух остальных участках (рис. 1, табл. 1). Исходные (нестандартизированные) хронологии ШГК березы пушистой характеризуются выраженными локальными закономерностями роста. Значения годичного прироста на участке ПЛ увеличиваются с 1990-х годов, и эта тенденция характерна для всех деревьев этого участка. Наоборот, хронологии на участках ВТ и НС показывают тенденцию к снижению за тот же период, что наблюдается для большинства отдельных рядов с некоторым исключением для участка ВТ (рис. 1). Статистические параметры хронологий показывают значительное сходство (табл. 1). Средняя радиальная скорость роста у деревьев на участках ПЛ и ВТ ниже, чем у НС, обусловлена возрастом древостоев. Межсериальный коэффициент корреляции высокий для всех исследуемых участков (0.66, 0.77 и 0.58 для ПЛ, НС и ВТ соответственно). Автокорреляция 1-го порядка свидетельствует, что прирост текущего года связан с приростом предшествующего года менее чем на 10% на участках ПЛ и ВТ и до 16% на участке НС. Индексированные хронологии для каждого участка показывают схожие межгодовые колебания радиального роста за общий период 1971–2012 г. ($R_{ПЛ\text{-}НС} = 0.60$, $R_{НС\text{-}ВТ} = 0.60$, $R_{ВТ\text{-}ПЛ} = 0.57$, $p < 0.05$).

Анализ зависимости радиального прироста березы от изменчивости климатических параметров для 1971–2012 гг. с мая предыдущего года по сентябрь текущего показал, что на радиальный прирост деревьев с участков ПЛ и ВТ влияет, главным образом, температура июня ($R = 0.57$ и 0.34, $p < 0.05$ соответственно) и июля (только на участке ВТ, $R = 0.37$, $p < 0.05$), тогда как для участка НС была получена положительная корреляция с количеством осадков в июне ($R = 0.30$, $p < 0.05$) (рис. 2а). Следует отметить и значимое влияние условий предыдущего года на прирост березы в данных условиях. Так, была получена отрицательная корреляция между ШГК и температурой июля предыдущего года на участках ПЛ и НС ($R = -0.36$, $p < 0.05$), но для участка ВТ отмечается положительное влияние температуры воздуха в мае предыдущего года на прирост текущего ($R = 0.32$, $p < 0.05$). При этом количество осадков предшествующего года в летние месяцы оказывает значимое положительное влияние на прирост березы на участках ПЛ ($R = 0.35$ и 0.32 в июне и июле, $p < 0.05$) и НС ($R = 0.49$ в июле, $p < 0.05$).

Анализ методом скользящих средних для суточных климатических данных (период 20 дней со сдвигом 5 дней) позволил установить более точные сроки в течение сезона роста, условия которых определяют рост исследуемого вида на исследуемых участках (рис. 2б). Данный анализ не

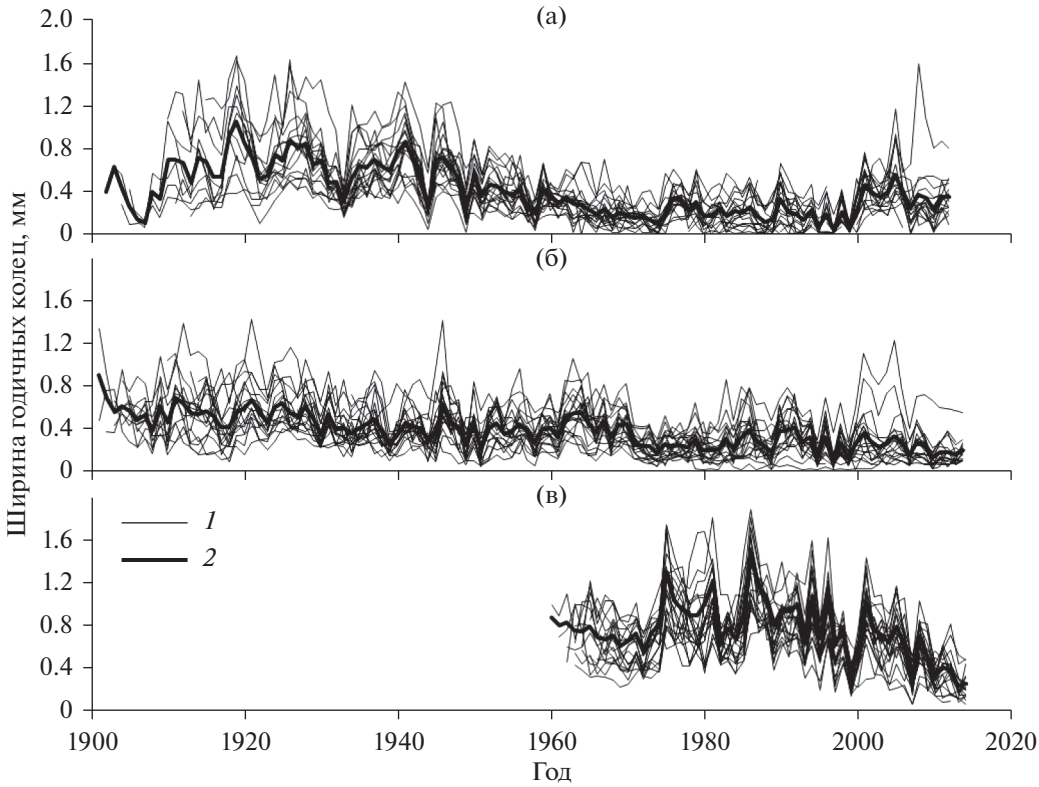

Рис. 1. Хронологии по ширине годичных колец *Betula pubescens* Ehrh. для трех исследуемых участков: а – ПЛ, б – ВТ, в – НС. *1* – индивидуальные деревья, *2* – усредненные хронологии).

только подтверждает, но и дополняет результаты, полученные нами для ежемесячных данных, и указывает на значимый сигнал летней температуры, который проявляется уже в третьей декаде мая для участка ПЛ, примерно через две недели на участке ВТ и почти с месячной задержкой (в конце июня) на участке НС. Наивысшая корреляция ($R = 0.61$, $p < 0.05$) была получена между ШГК деревьев на участке ПЛ и температурой воздуха для 20-дневного периода в конце июня (165–185 день года). Корреляция между величиной прироста деревьев на трех исследуемых участках с количеством осадков оказалась различной по значению и продолжительности в течение сезона роста (с мая по сентябрь), с более существенным влиянием осадков на рост деревьев на участке НС (рис. 2б).

Для каждого исследуемого участка проведен анализ, позволяющий проверить устойчивость климатического сигнала во времени (в течение жизни деревьев). Для этого рассчитаны коэффициенты корреляции между ШГК березы и климатическими параметрами (температурой воздуха и количеством осадков) методом скользящих функций отклика (30 лет со сдвигом 1 год) для всего периода метеонаблюдений с 1936 по 2012 г. для участков ПЛ и ВТ, и для периода 1961–2012 г. – для участка НС (рис. 3). Выбранные периоды обусловлены возрастом исследуемых древостоев и наличием климатических данных. В результате анализа получен относительно стабильный отклик радиального прироста березы пушистой на участке ПЛ на изменения температуры воздуха в июне (рис. 3а). При этом очевидно ослабление сигнала в середине XX в., и повышение коэффициентов корреляции для последних нескольких десятилетий (с 1970 г. по 2012 г.). Для деревьев на участке ВТ отмечается значительное влияние температуры июля по сравнению с другими летними месяцами на формирование годичных колец. Следует также отметить смешанный климатический сигнал (с относительно равноценным вкладом условий июня и июля, и нарастающим влиянием условий августа) для периода с 1970 по 2012 г., при котором коэффициенты корреляции ШГК и температуры летних месяцев имеют относительно низкие значения (при $p < 0.05$). Для деревьев на участке НС статистически значимых ($p > 0.05$) корреляций с температурой летних месяцев обнаружено не было.

Значимое влияние количества осадков на прирост деревьев березы пушистой отмечается для коротких периодов на всех исследуемых участках (рис. 3б), с наименьшим по продолжительности (~30 лет) на участке ПЛ и длительным – на участке НС (с наиболее устойчивым сигналом (при $p < 0.05$) и относительно равнозначным вкладом осадков в июне и июле).

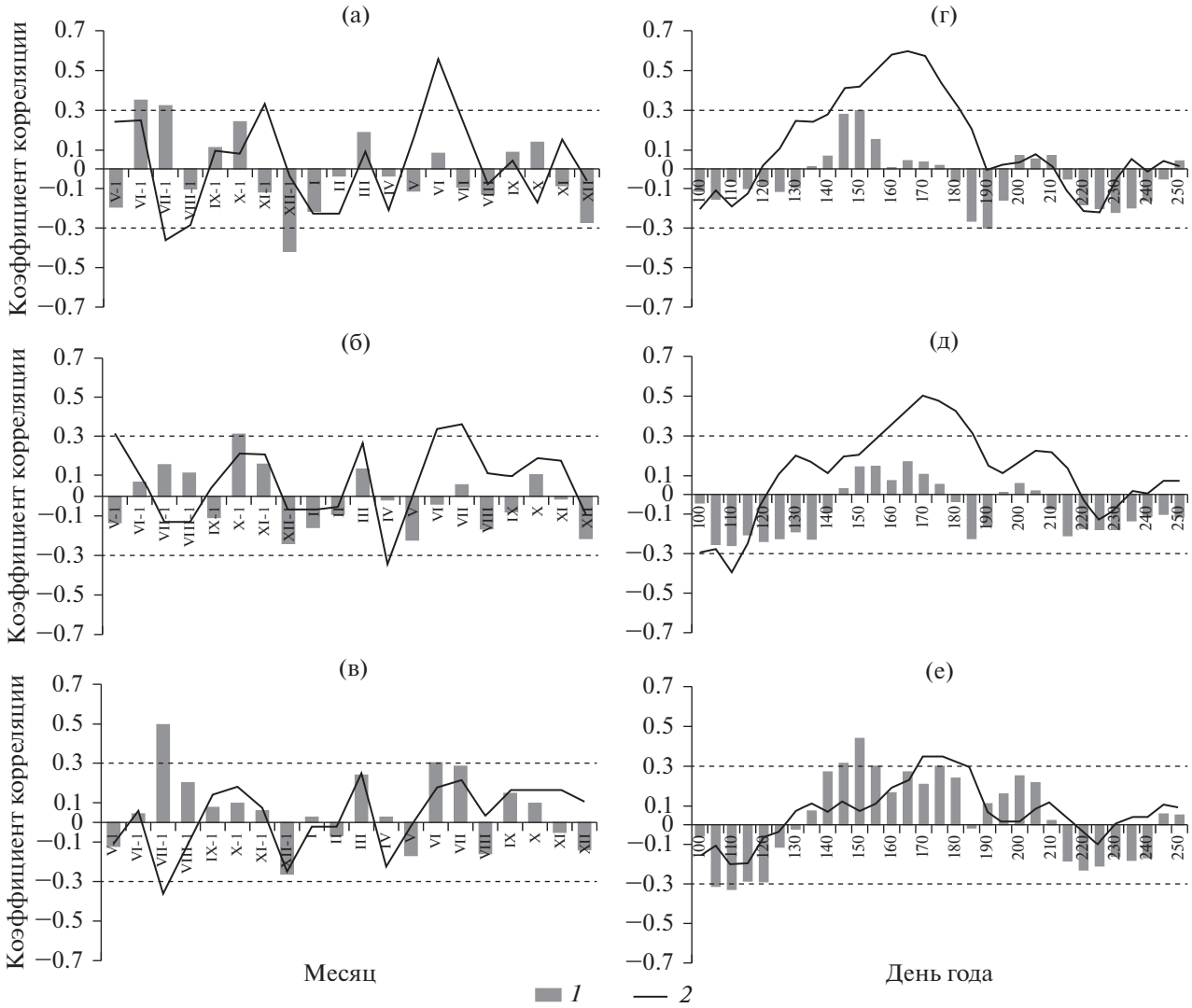

Рис. 2. Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец березы пушистой трех исследуемых участков с ежемесячными климатическими переменными с мая предшествующего года по декабрь текущего (а – ПЛ, б – ВТ, в – НС), и суточными данными, полученными методом скользящих функций отклика (20 дней с шагом 5 дней) с апреля по сентябрь (г – ПЛ, д – ВТ, е – НС). *1* – количество осадков, *2* – температура воздуха. Расчеты проведены для периода с 1971 по 2012 г. Пунктирной линией обозначен уровень значимости коэффициентов при $p < 0.05$.

Исследование влияния экстремальных по климатическим условиям сезонов роста (июня–июля), выделенных на основе соотношения средней температуры воздуха к сумме количества осадков (сухие и теплые 1990, 2006, 2012 гг. (средняя температура воздуха 16.6°С, сумма осадков 43.8 мм), холодные 1974, 1987, 1989 гг. (средняя температура воздуха 11.7°С, сумма осадков 119.3 мм), и теплый и влажный 2001 г. (средняя температура воздуха 17.5°С, сумма осадков 226.0 мм) (рис. 4а)), на радиальный прирост березы пушистой показали как общую тенденцию (увеличение ШГК на всех участках в течение 2001 г.), так и значимые различия, при которых низкие температуры воздуха подавляют рост деревьев на участках ПЛ и ВТ, тогда как для деревьев на участке НС засуха является лимитирующим рост фактором (рис. 4б). Следует отметить наименьшую изменчивость величины радиального прироста березы на участке ВТ в экстремальные годы (в диапазоне от 0.21 ± 0.13 до 0.37 ± 0.27 мм) по сравнению с двумя другими участками.

Результаты дендроклиматического анализа показали, что в региональном масштабе рост березы определяется в основном температурой воздуха июня–июля. Рост деревьев на участках ПЛ и ВТ был минимальным в годы с продолжительными холодными периодами в течение сезона роста, в то время как на участке НС ширина годичных колец была более чувствительна к влажности почвы. Значительная связь между ростом деревьев и летней температурой текущего года ранее была от-

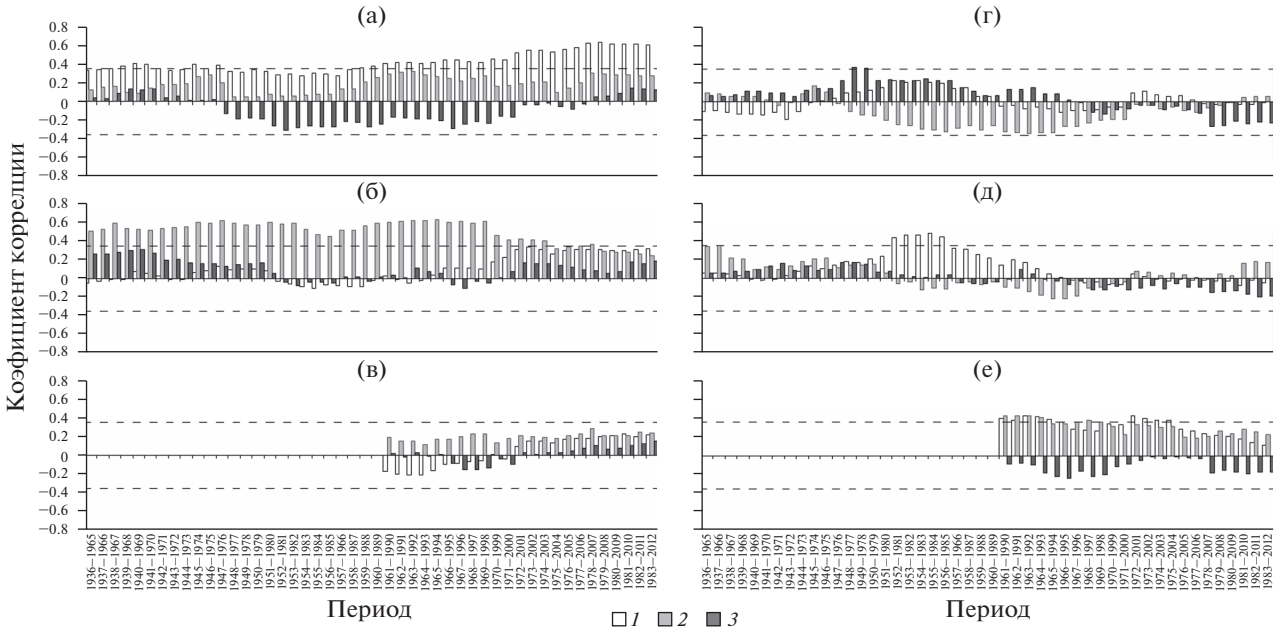

Рис. 3. Коэффициенты корреляции ширины годичных колец с температурой воздуха (а – ПЛ, б – ВТ, в – НС) и количеством осадков (г – ПЛ, д – ВТ, е – НС) в июне (*1*), июле (*2*) и августе (*3*) за период 1936–2012 г. для участков ПЛ и ВТ и 1961–2012 г. для участка НС, полученные методом скользящих функций отклика, окно 30 лет, шаг 1 год. Пунктирной линией обозначены критические значения коэффициентов при $p < 0.05$.

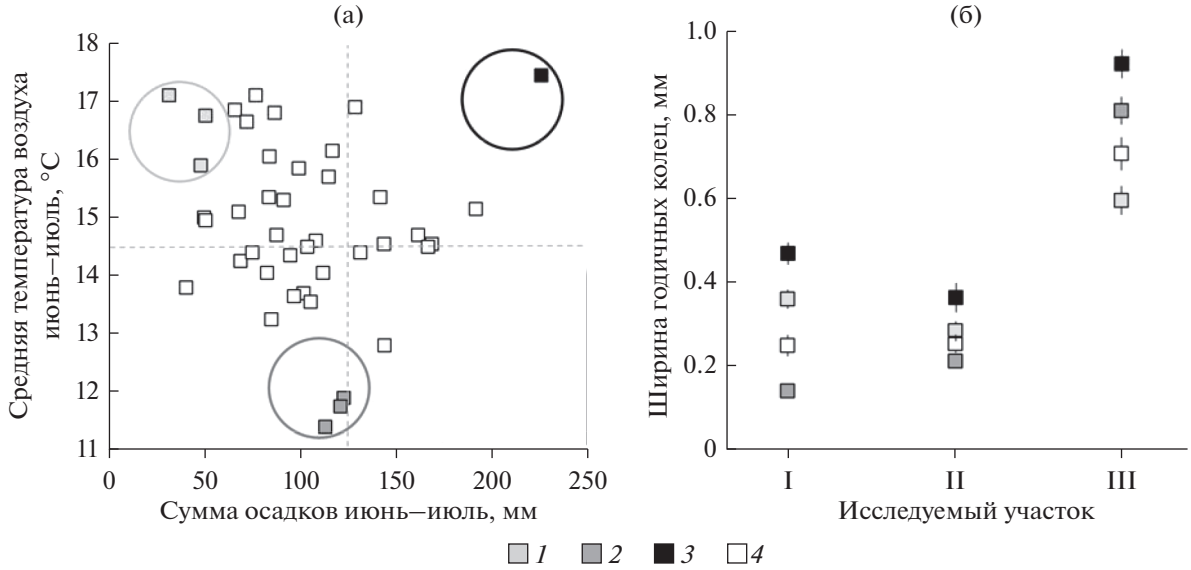

Рис. 4. Климатические условия сезонов роста для периода с 1971 по 2012 г. и соответствующие изменения радиального прироста березы пушистой на трех исследуемых участках (I – ПЛ, II – ВТ, III – НС). а – соотношение средней температуры воздуха к сумме количества осадков для июня-июля: *1* – сухие и теплые годы (1990, 2006, 2012); *2* – холодные годы (1974, 1987, 1989), *3* – теплый и влажный 2001 г.; *4* – все годы за период с 1971 по 2012 г. б – среднее значение ширины годичных колец березы в соответствующие условия. Планками погрешности обозначена стандартная ошибка.

мечена для хвойных пород деревьев, произрастающих в зоне многолетнемерзлых грунтов Эвенкии и Якутии (Табакова и др., 2011; Фонти и др., 2018; Nikolaev et al., 2009; Sidorova et al., 2009; Kirdyanov et al., 2013). В исследованиях указано на влияние количества осадков на модификацию радиального роста деревьев, а также связь ШГК с условиями предыдущего года. В целом следует отметить сходство климатического отклика радиального прироста березы пушистой и лиственницы Гмелина на исследуемой территории и отличие от такового, содержащегося в ШГК ели сибирской (Фонти и др., 2018; Shishov et al., 2016). Однако при более подробном внутрисезонном анализе наблю-

даются видовые различия как в величине корреляции между ШГК и климатическими переменными, так и в продолжительности периодов сезона роста, когда эти корреляции статистически значимы (при $p < 0.05$). Сопоставление полученных результатов с исследованием березы пушистой в Северной Норвегии (Harr et al., 2021) показало как сходство (положительное влияние температуры воздуха июня на ШГК), так и отличие в климатическом сигнале, когда значимая положительная корреляция между радиальным ростом деревьев и температурой воздуха наблюдается уже в мае для скандинавской территории. С помощью метода скользящих функций отклика самым ранним периодом, в течение которого температура воздуха оказывает влияние на прирост березы в Эвенкии (участок ПЛ, $R = 0.41$, $p < 0.05$), был 145-й день года + 20 дней (конец мая – начало июня).

Различные этапы сукцессии после пожара (Knoppe и др., 2009; Shugart, Smith, 1992; Goldammer, Furyaev, 1996; Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020) определяют глубину активного слоя почвы и обусловленные ими параметры живого напочвенного покрова. Так, возраст насаждения, глубина корневой системы и напочвенный покров обусловливают специфический для участка НС радиальный рост деревьев. Гидротермический режим почвы (влажность которой на глубине до 30 см на 68 и 16% выше по сравнению с участками ВТ и ПЛ соответственно) и мощность изолирующего органического слоя с живым напочвенным покровом (запас которого равен 2881.8 кг м$^{-2}$ для участка НС, 1493.1 кг м$^{-2}$ для ВТ и 2190.7 кг м$^{-2}$ для ПЛ) привело к изменениям в водном режиме и оказало влияние на величину прироста деревьев. Следует также отметить высокую связь между ШГК березы пушистой и температурой почвы на глубине 5 см.

Ранее проведенное исследование влияния пожаров на последующую динамику деятельного слоя почвы в лиственничниках Средней Сибири показало, что глубина сезонного оттаивания увеличивается примерно с 30–50 см до 1.5–1.7 м в течение первых 30 лет после пожара (Kirdyanov et al., 2020). При этом следует отметить, что большая глубина сезонно-талого слоя почвы обусловливает ее высокую температуру и наличие доступной влаги и питательных веществ. Это приводит к максимальному приросту деревьев лиственницы в первые послепожарные десятилетия. Последующее послепожарное восстановление живого напочвенного (мохово-лишайникового) покрова и накопление органического слоя увеличивает степень теплоизоляции минеральной почвы и, как следствие, обеспечивает подъем уровня мерзлоты к дневной поверхности, достигая своей первоначальной величины примерно через 70–80 лет после пожара (Kirdyanov et al., 2020), и отражается на радиальном приросте деревьев.

В отличие от лиственницы, береза пушистая не показывает столь значительного увеличения радиального прироста стволов в послепожарный период. Можно предположить, что почвенные условия в березняках на хорошо дренированных плакорных поверхностях претерпевают меньшие изменения после пожаров по сравнению с лиственничниками, формирующимися на склонах и их подножиях (Knorre et al., 2019; Kirdyanov et al., 2020). В дальнейшем развитии березовых древостоев и модификации климатического сигнала, зафиксированного в ширине годичных колец, стоит отметить вероятную роль криогенного микрорельефа. Градация выраженности микрорельефа (<5 см на участке ПЛ, 10 см на участке ВТ и >10 см на участке НС) указывает на увеличение мозаичности гидротермического режима почв (мерзлотное пучение), которое может оказывать существенное влияние на индивидуальный прирост деревьев. Такое локальное влияние гидротермических условий почвы уже отмечалось ранее и для лиственницы Гмелина (Bryukhanova et al., 2015).

Березовые насаждения с одинаковыми параметрами древостоев (ПЛ и ВТ) показали специфические локальные связи величины радиального прироста с климатическими факторами. При условии, что и на том, и на другом участке температура воздуха является основным лимитирующим фактором, у деревьев на участке ВТ наблюдается сдвиг отклика ШГК в сезоне (на более поздние сроки вегетационного периода, рис. 2б). Следует также отметить, что согласно данным влажности почвы участок ВТ является наиболее сухим по сравнению с остальными двумя участками. Одним из предположений такого специфического отклика может быть структурная адаптация ксилемы деревьев к выполнению водопроводящей и запасающей функций, которые на данном этапе невозможно получить только из изменчивости радиального прироста, так как при схожих значениях ШГК анатомическая структура ксилемы может значительно отличаться (Шиятов и др., 2000; Bryukhanova et al., 2015). Как было отмечено ранее, деревья на участке ВТ характеризуются минимальным (по сравнению с участками ПЛ и НС) диапазоном изменчивости ШГК при экстремальных условиях в течение сезона роста, что можно оценить как определенную устойчивость древостоя и “экономное” использование ресурсов. То есть при благоприятных условиях не происходит экстремально большого увеличения ШГК, также как и при неблагоприятных условиях – ее драматического уменьшения. Динамика численности водопроводящих элементов ксилемы и их размеров содержит информацию о механизмах адаптации деревьев к погодичным и внутрисезонным колебаниям климатических условий

и отражает степень акклиматизации анатомической структуры древесных колец к выполнению механических и гидравлических функций, определяя роль в контроле скорости перемещения ксилемного сока, транспирации, и, косвенно, интенсивности фотосинтеза. Данная информация в совокупности с измерениями величины кроны, площади листовой поверхности, плотности устьиц и устьичной проводимости может в значительной степени прояснить механизм адаптации деревьев к меняющимся условиям среды. Детальное исследование ассимиляционного аппарата и анатомической структуры годичных колец березы пушистой в исследуемых условиях позволит в будущем ответить на вопрос об особенностях климатического отклика, а также поможет составить прогноз изменений продуктивности березовых насаждений в локальном и региональном масштабе.

Предполагая схожий климатический отклик относительно камбиального возраста деревьев на основе гипотезы о послепожарном развитии восстановительной сукцессии, когда отклик радиального прироста на климатические условия модифицируется динамикой глубины активного слоя почвы, его влажностью и температурой, следует отметить различия такового для всех исследуемых участков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты, полученные в рамках данного исследования, показали климатически обусловленные изменения радиального прироста годичных колец березы пушистой, произрастающей на трех участках в зоне распространения многолетней мерзлоты. Региональные и локальные условия произрастания и особенности гидротермического режима мерзлотных почв модифицируют влияние климатических факторов и оказывают различное влияние на радиальный рост исследуемого вида. Так, увеличение тепла и влаги в течение большей части вегетационного периода будет способствовать увеличению радиального прироста березы для всех исследуемых участков. Холодные условия июня и июля подавляют рост деревьев в зрелых древостоях, а повышение летних температур (при сокращении атмосферных осадков) является источником прогрессивно увеличивающегося стресса засухи для молодых деревьев, подавляя основные физиологические процессы роста.

Полученные результаты предоставляют отсутствующую ранее информацию об особенностях роста лиственных видов деревьев в зоне сплошного распространения мерзлоты. Климатически обусловленные изменения радиального прироста березы пушистой могут быть использованы для дальнейшей оценки ожидаемого воздействия регионального потепления на продуктивность насаждений в локальном и региональном масштабах. Неоднородность климатического сигнала предполагает различный отклик деревьев на изменения климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А.П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири // Сибирский экологический журн. 2005. Т. 12. № 4. С. 663–675.

Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Силкин П.П. Особенности ксилогенеза *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири // Экология. 2013. № 5. С. 323–329.

Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.

Демаков Ю.П., Пуряев А.С., Черных В.Л., Черных Л.В. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2(26). С. 19–36.

Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С. Оценка скорости подъема мерзлоты в лиственничниках Центральной Эвенкии методами дендрохронологии // Лесоведение. 2009. № 2. С. 77–80.

Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез северной Азии // Сибирский экологический журн. 2013. Т. 20. № 4. С. 459–479.

Поздняков Л.К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.

Прокушкин С.Г., Богданов В., Прокушкин А.С., Токарева И.В. Послепожарное восстановление органического вещества в напочвенном покрове лиственничников криолитозоны Центральной Эвенкии // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. № 2. С. 227–234.

Симанько В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В. Применение метода “скользящих функций отклика” для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев // Вестник КрасГАУ. 2013. № 7. С. 188–194.

Табакова М.А., Кирдянов А.В., Брюханова М.В., Прокушкин А.С. Зависимость прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4. № 4. С. 314–324.

Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Шишов В.В., Николаев А.Н. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец лиственницы, сосны и ели в криолитозоне Средней Сибири // Лесоведение. 2018. № 6. С. 403–416.

Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурзбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Часть 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск: Издательство Красноярского государственного университета, 2000. 80 с.

Barbaroux C., Breda N., Dufrene E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*) // New Phytologist. 2003. V. 157. P. 605–615.

Becker P. Competition in the regeneration niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis // Functional Ecology. 2001. V. 14. P. 401–412.

Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Cherverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoff G., Westermann S., Wischnewski K., Wille C., Hubberten H.-W. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011) // Biogeosciences. 2013. V. 10. P. 2105–2128.

Bryukhanova M.V., Fonti P., Kirdyanov A.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Pochebyt N.P., Churakova (Sidorova) O.V., Prokushkin A.S. The response of $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths // Dendrochronologia. 2015. V. 34. P. 51–59.

Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., Peñuelas J. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale // Frontiers in Plant Science. 2013. V. 4. Article 409. P. 1–19.

Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought // Nature. 2012. V. 491. P. 752–755.

Czimczik C.I., Trumbore S.E., Carbone M.S., Winston G.C. Changing sources of soil respiration with time since fire in a boreal forest // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 957–971.

Douglass A.E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington: Carnegie Inst. 1919. V. 1. 127 p.

Drobyshev I., Guitard M.A., Asselin H., Genries A., Bergeron Y. Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada // Canadian J. Forest Research. 2014. V. 44. P. 720–731.

Genet H., McGuire A.D., Barrett K., Breen A., Euskirchen E.S., Johnstone J.F., Kasischke E.S., Melvin A.M., Bennett A., Mack M.C., Rupp T.S., Schuur E.A., Turetsky M.R., Yuan F. Modeling the effects of fire severity and climate warming on active layer thickness and soil carbon storage of black spruce forests across the landscape in interior Alaska // Environmental Research Letters. 2013. V. 8. Article 045016. 13 p.

Gillet N.P., Weaver A.J., Zwiers F.W., Flannigan M.D. Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires. Geophysical Research Letters. 2004. V. 31. Article L18211. P. 1–4.

Goldammer J.G., Furyaev V.V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. 528 p.

Harden J.W., Manies K.L., Turetsky M.R., Neff J.C. Effects of wildfire and permafrost on soil organic matter and soil climate in interior Alaska // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 2391–2403.

Harr L., Esper J., Kirchhefer J.A., Zhou W., Hartl C. Growth response of *Betula pubescens* Ehrh. to varying disturbance factors in northern Norway // Trees – Structure and Function. 2021. V. 35. P. 421–431.

Hayes D.J., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Gurney K.R., Burnside T.J., Melillo J.M. Is the northern high-latitude land-based CO_2 sink weakening? // Global Biogeochemical Cycles. 2011. V. 25. Article GB3018. P. 1–14.

Holmes R.L. Program COFECHA: Version 3. Tucson: The University of Arizona, 1992.

Kasischke E.S., Turetsky M.R. Recent changes in the fire regime across the North American boreal region – spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska // Geophysical Research Letters. 2006. V. 33. Article L09703. P. 1–5.

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. P. 207–211.

Kharuk V.I., Ranson K.J., Dvinskaya M.L., Im S.T. Wildfires in northern Siberian larch dominated communities // Environmental Research Letters. 2011. V. 6. Article 045208. P. 1–6.

Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Tabakova M.A. Tree-ring growth of Gmelin larch in the north of Central Siberia under contrasting soil conditions // Dendrochronologia. 2013. V. 31(2). P. 114–119.

Kirdyanov A.V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Büntgen U. Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia // Environmental Research Letters. 2020. V. 15. Article 034061. P. 1–11.

Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Krusic P.J., Büntgen U. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia // Science of the Total Environment. 2019. V. 652. P. 314–319.

Korets M.A., Ryzhkova V.A., Danilova I.V., Prokushkin A.S. Vegetation cover mapping based on remote sensing and digital elevation model data // The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. XXIII ISPRS Congress, 2016. V. XLI-B8. P. 699–704.

Moser B., Temperli C., Schneiter G., Wohlgemuth T. Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the Central Alps // European J. Forest Research. 2010. V. 129. P. 625–633.

Nikolaev A.N., Fedorov P.P., Desyatkin A.R. Influence of climate and soil hydrothermal regime on radial growth of *Larix cajanderi* and *Pinus sylvestris* in Central Yakutia, Russia // Scandinavian J. Forest Research. 2009. V. 24. P. 217–226.

Ponomarev E.I., Kharuk V.I., Ranson K.J. Wildfires dynamics in Siberian larch forests // Forests. 2016. V. 7. Article 125. P. 1–9.

Rinn F. Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Germany, Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996. 263 p.

Shishov V.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Ilyin V.A., Bryukhanova M.V., Kirdyanov A.V. VS-oscilloscope: a new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 42–50.

Shugart H.H., Smith T.M. Modelling boreal forest dynamics in response to environmental change // Unasylva. 1992. V. 43(170). P. 30–38.

Sidorova O.V., Siegwolf R., Saurer M., Shashkin A.V., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V. Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) indicate increasing water shortage in the Siberian north? // Oecologia. 2009. V. 161(4). P. 825–835.

Tautenhahn S., Lichstein J.W., Jung M., Kattge J., Bohlman S.A., Heilmeier H., Prokushkin A., Kahl A., Wirth C. Dispersal limitation drives successional pathways in Central Siberian forests under current and intensified fire regimes // Global Change Biology. 2016. V. 22(6). P. 2178–2197.

Zyryanova O.A., Terazawa M., Koike T., Zyryanov V.I. White birch trees as resource species of Russia: their distribution, ecophysiological features, multiple utilizations // European J. Forest Research. 2010. V. 13(1). P. 25–40.

Climat-Induced Variations in Radial Growth of Downy Birch in the Middle Siberia Cryolithozone

M. V. Fonti[1, *] and A. S. Prokushkin[1, 2]

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

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

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

The projected climate changes are expected to have the greatest impact on high-latitude forest ecosystems. In particular, the warming will affect the fire regime of the forested territories in the boreal zone, which will cause changes in the forest vegetation dynamics, leading to a possible predominance of younger stands and shifts in the composition of tree species (from gymnosperms to angiosperms). Due to the relatively short life span (tens of years compared to hundreds of years in conifers) and the complex process of cross-dating, deciduous tree species of the northern territories were rarely used in dendroclimatic studies. This paper analyzes the climate-induced dynamics of radial growth of downy birch (*Betula pubescens* Ehrh.), growing in three areas in the permafrost zone of Central Siberia. The results obtained showed differences in the intraseasonal signal caused both by the stands age and the edaphic growing conditions.

Keywords: Betula pubescens Ehrh., *annual rings*, *climatic and edaphic factors*.

Acknowledgements: The studies have been carried out with the support from RFBR (projects 17-04-00610 and 18-05-60203-арктика), RFBR – Krasnoyarsk Territory (18-45-240001 p_a) and President's of the Russian Federation grant for young scientists (МК-1589.2014.4).

REFERENCES

Abaimov A.P., Osobennosti i osnovnye napravleniya dinamiki lesov i redkolesii v merzlotnoi zone Sibiri (Features and main directions of the dynamics of forests and thin forests in the permafrost zone of Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 12, No. 4, pp. 663–675.

Barbaroux C., Breda N., Dufrene E., Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*), *New Phytologist*, 2003, Vol. 157, pp. 605–615.

Becker P., Competition in the regeneration niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis, *Functional Ecology*, 2001, Vol. 14, pp. 401–412.

Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Cherverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoff G., Westermann S., Wischnewski K., Wille C., Hubberten H.-W., Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011), *Biogeosciences*, 2013, Vol. 10, pp. 2105–2128.

Bryukhanova M.V., Fonti P., Kirdyanov A.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Pochebyt N.P., Churakova (Sidorova) O.V., Prokushkin A.S., The response of $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths, *Dendrochronologia*, 2015, Vol. 34, pp. 51–59.

Bryukhanova M.V., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Silkin P.P., Specific features of xylogenesis in Dahurian larch, *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., growing on permafrost soils in middle Siberia, *Russian J. Ecology*, 2013, Vol. 44, No. 5, pp. 361–366.

Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., Peñuelas J., Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale, *Frontiers in Plant Science*, 2013, Vol. 4, Article 409, pp. 1–19.

Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., et al., Global convergence in the vulnerability of forests to drought, *Nature*, 2012, Vol. 491, pp. 752–755.

Czimczik C.I., Trumbore S.E., Carbone M.S., Winston G.C., Changing sources of soil respiration with time since fire in a boreal forest, *Global Change Biology*, 2006, Vol. 12, pp. 957–971.

Demakov Y.P., Puryaev A.S., Chernykh V.L., Chernykh L.V., Ispol'zovanie allometricheskikh zavisimostei dlya otsenki fitomassy razlichnykh fraktsii derev'ev i modelirovaniya ikh dinamiki (Allometric dependances application to assess phytomass of various fractions of trees and simulation of their dynamics), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2015, No. 2(26), pp. 19–36.

Douglass A.E., *Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity.* Washington: Carnegie Inst, 1919, Vol. 1, 127 p.

Drobyshev I., Guitard M.A., Asselin H., Genries A., Bergeron Y., Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada, *Canadian J. Forest Research*, 2014, Vol. 44, pp. 720–731.

Fonti M.V., Fakhrutdinova V.V., Kalinina E.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Shishov V.V., Nikolaev A.N., Mnogoletnyaya izmenchivost' anatomicheskikh parametrov godichnykh kolets khvoinykh porod v kriolitozone Srednei Sibiri (Long-Term Variability of Anatomic Features of Annual Rings of Coniferous Species in Permafrost Zone in Central Siberia), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 403–416.

Genet H., McGuire A.D., Barrett K., Breen A., Euskirchen E.S., Johnstone J.F., Kasischke E.S., Melvin A.M., Bennett A., Mack M.C., Rupp T.S., Schuur E.A., Turetsky M.R., Yuan F., Modeling the effects of fire severity and climate warming on active layer thickness and soil carbon storage of black spruce forests across the landscape in interior Alaska, *Environmental Research Letters*, 2013, Vol. 8, Article 045016, 13 p.

Gillet N.P., Weaver A.J., Zwiers F.W., Flannigan M.D., Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires, *Geophysical Research Letters,* 2004, Vol. 31, Article L18211, pp. 1–4.

Goldammer J.G., Furyaev V.V., *Fire in ecosystems of boreal Eurasia*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996, 528 p.

Harden J.W., Manies K.L., Turetsky M.R., Neff J.C., Effects of wildfire and permafrost on soil organic matter and soil climate in interior Alaska, *Global Change Biology*, 2006, Vol. 12, pp. 2391–2403.

Harr L., Esper J., Kirchhefer J.A., Zhou W., Hartl C., Growth response of *Betula pubescens* Ehrh. to varying disturbance factors in northern Norway, *Trees – Structure and Function,* 2021, Vol. 35, pp. 421–431.

Hayes D.J., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Gurney K.R., Burnside T.J., Melillo J.M., Is the northern high-latitude land-based CO_2 sink weakening?, *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, Vol. 25, Article GB3018, pp. 1–14.

Holmes R.L., *Program COFECHA: Version 3*, Tucson: The University of Arizona, 1992.

Kasischke E.S., Turetsky M.R., Recent changes in the fire regime across the North American boreal region – spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska, *Geophysical Research Letters*, 2006, Vol. 33, Article L09703, pp. 1–5.

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, pp. 207–211.

Kharuk V.I., Ranson K.J., Dvinskaya M.L., Im S.T., Wildfires in northern Siberian larch dominated communities, *Environmental Research Letters*, 2011, Vol. 6, Article 045208, pp. 1–6.

Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Tabakova M.A., Tree-ring growth of Gmelin larch in the north of Central Siberia under contrasting soil conditions, *Dendrochronologia*, 2013, Vol. 31(2), pp. 114–119.

Kirdyanov A.V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Büntgen U., Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia, *Environmental Research Letters*, 2020, Vol. 15, Article 034061, pp. 1–11.

Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Krusic P.J., Büntgen U., Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia, *Science of the Total Environment*, 2019, Vol. 652, pp. 314–319.

Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Otsenka skorosti pod'ema merzloty v listvennichnikakh Tsentral'noi Evenkii metodami dendrokhronologii (Estimation of rate of elevating permafrost table under Larch stands in the Cryolithozone of Central Evenkia by dendrochronological methods), *Lesovedenie*, 2009, No. 2, pp. 77–80.

Korets M.A., Ryzhkova V.A., Danilova I.V., Prokushkin A.S., Vegetation cover mapping based on remote sensing and digital elevation model data, *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*. XXIII ISPRS Congress, 2016, Vol. XLI-B8, pp. 699–704.

Koropachinskii I.Y., Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 4, pp. 350–369.

Moser B., Temperli C., Schneiter G., Wohlgemuth T., Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the Central Alps, *European J. Forest Research*, 2010, Vol. 129, pp. 625–633.

Nikolaev A.N., Fedorov P.P., Desyatkin A.R., Influence of climate and soil hydrothermal regime on radial growth of *Larix cajanderi* and *Pinus sylvestris* in Central Yakutia, Russia, *Scandinavian J. Forest Research*, 2009. Vol. 24, pp. 217–226.

Ponomarev E.I., Kharuk V.I., Ranson K.J., Wildfires dynamics in Siberian larch forests, *Forests*, 2016, Vol. 7, Article 125, pp. 1–9.

Pozdnyakov L.K., *Merzlotnoe lesovedenie* (Forest science on permafrost), Novosibirsk: Nauka, 1986, 192 p.

Prokushkin S.G., Bogdanov V.V., Prokushkin A.S., Tokareva I.V., Post-fire restoration of organic substance in the ground cover of the larch forests in permafrost zone of Central Evenkia, *Biology Bulletin*, 2011, Vol. 38, No. 2, pp. 183–190.

Rinn F., *TSAP V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation*, Germany, Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996, 263 p.

Shishov V.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Ilyin V.A., Bryukhanova M.V., Kirdyanov A.V., VS-oscilloscope: a new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions, *Dendrochronologia*, 2016, Vol. 39, pp. 42–50.

Shiyatov S.G., Vaganov E.A., *Metody dendrokhronologii. Osnovy dendrokhronologii. Sbor i poluchenie drevesnokol'tsevoi informatsii* (Methods of dendrochronology. Fundamental of dendrochronology. Collection of data from tree-rings), Krasnoyarsk: Izd-vo KrasGU, 2000, Vol. 1, 80 p.

Shugart H.H., Smith T.M., Modelling boreal forest dynamics in response to environmental change, *Unasylva*, 1992, Vol. 43(170), pp. 30–38.

Sidorova O.V., Siegwolf R., Saurer M., Shashkin A.V., Knorre A.A., Prokushkin A.S., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V., Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) indicate increasing water shortage in the Siberian north?, *Oecologia*, 2009, Vol. 161(4), pp. 825–835.

Simanko V.V., Benkova V.E., Shashkin A.V., Primenenie metoda "skol'zyashchikh funktsii otklika" dlya vyyavleniya vliyaniya klimaticheskikh faktorov na radial'nyi rost derev'ev (The application of "sliding respond function" method for revealing climatic factor influence on tree radial growth), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 7, pp. 188–194.

Tabakova M.A., Kirdyanov A.V., Bryukhanova M.V., Prokushkin A.S., Zavisimost' prirosta listvennitsy Gmelina na severe Srednei Sibiri ot lokal'nykh uslovii proizrastaniya (The Effect of Local Conditions on Tree-Ring Growth Dynamics of Gmelin Larch in the North of Central Siberia), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2011, Vol. 4, No. 4, pp. 314–324.

Tautenhahn S., Lichstein J.W., Jung M., Kattge J., Bohlman S.A., Heilmeier H., Prokushkin A., Kahl A., Wirth C., Dispersal limitation drives successional pathways in Central Siberian forests under current and intensified fire regimes, *Global Change Biology*, 2016, Vol. 22(6), pp. 2178–2197.

Vetchinnikova L.V., *Bereza. Voprosy izmenchivosti: morfofiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty* (Birch. Variability issues: morphophysiological and biochemical aspects), Moscow: Nauka, 2004, 183 p.

Zyryanova O.A., Terazawa M., Koike T., Zyryanov V.I., White birch trees as resource species of Russia: their distribution, ecophysiological features, multiple utilizations, *European J. Forest Research*, 2010, Vol. 13(1), pp. 25–40.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 472–493

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*561.21:582.475.4

НАЧАЛЬНЫЙ РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ РАЗНЫХ ПОКОЛЕНИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА[1]

© 2021 г. П. Н. Катютин[a, *], Н. И. Ставрова[a], В. В. Горшков[a, b], И. Ю. Баккал[a], С. А. Михайлов[a]

[a]*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 196376 Россия*

[b]*Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Институтский пер., 5, литер У, Санкт-Петербург, 194021 Россия*

**E-mail: PauRussia@binran.ru*

Поступила в редакцию 17.01.2020 г.
После доработки 16.10.2020 г.
Принята к публикации 06.04.2021 г.

Исследование выполнено в западной части Кольского полуострова в районе среднего течения р. Лива (67°30′–68°10′ с.ш., 33°57′–34°21′ в.д.) в 4 типах сообществ: лишайниковых сосновых редколесьях, сосняках лишайниковых, сосняках лишайниково-зеленомошных и сосняках зеленомошных. На 12 постоянных пробных площадях по кернам, спилам или срезам, отобранным у основания ствола, определен начальный радиальный прирост (за первые 5 и 20 лет жизни) у особей сосны обыкновенной, относящихся к разным возрастным поколениям, и проанализировано его изменение в зависимости от времени появления поколения после пожара. Установлен ступенчатый характер снижения начального прироста 10-летних поколений в послепожарном временно́м ряду, имеющий значимые типологические различия. Наиболее важными предикторами различий выступают средние, максимальные и минимальные значения прироста на 1- и 2-ом этапах динамики и соотношение значений среднего прироста на 1- и 2-ом этапах. Показано, что наличие допожарных деревьев и повышенная доля березы в составе формирующихся послепожарных сообществ оказывают значимое влияние на характер динамики начального радиального прироста послепожарных поколений сосны.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, начальный прирост, возрастные поколения, допожарный компонент, древостой, подрост, послепожарная сукцессия.

DOI: 10.31857/S0024114821040057

Исследованию закономерностей динамики радиального прироста сосны обыкновенной под влиянием различных природных факторов (гелиогеофизических, климатических, почвенно-грунтовых) посвящена обширная литература (Битвинскас, 1974; Schweingruber, 1996; Kalela-Brundin, 1999; Lindholm et al., 2000; Шиятов и др., 2000; Pärn, 2002; Алексеев, Сорока, 2003; Румянцев, 2004; Wilson et al., 2005; Кузьмин и др., 2011; Koprowski et al., 2012; Тюкавина, Лежнева, 2014; Махныкина и др., 2017; Железнова, Тобратов, 2019; Матвеев, Тимощук, 2019). Значительное внимание уделяется и вопросам влияния на радиальный прирост сосны обыкновенной антропогенных воздействий, таких как рубки, мелиорация, промышленное загрязнение среды (Таранков, Матвеев, 1994; Кучеров, Мулдашев, 2003; Pärn, 2006; Fedorkov, 2007; Щекалев, Тарханов, 2007).

В то же время для корректной интерпретации природных и антропогенных воздействий необходим учет внутриценотических факторов, оказывающих влияние на радиальный прирост, прежде всего, конкурентных взаимоотношений особей (Nilsson, Gemmel, 1993; Monserud, Sterba, 1996; Bigler et al., 2003; Das, 2012), которые проявляются на фоне определенных условий местообитания. Выявление различий в динамике роста особей разных возрастных групп и разного ценотического статуса позволяет более объективно подойти к интерпретации их реакции на действие экологических факторов, в том числе современных глобальных климатических перемен.

Сосна обыкновенная является важнейшим лесообразователем светлохвойных лесов на территории России, этот вид господствует на площади более 100 млн га. На Кольском полуострове сос-

[1] Исследование выполнено в рамках темы Государственного задания (№ АААА-А18-118031590075-8) ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

новые леса встречаются в широком спектре местообитаний и занимают 43% покрытой лесом площади, или 2.2 млн га. Изучение сосновых лесов Кольского полуострова, их распространения, особенностей экологии, видового состава и структуры проводилось, начиная с 20–30-х годов прошлого века (Regel, 1923; Цинзерлинг, 1934; Некрасова, 1935; Боброва, Качурин, 1936; Цветков, Чертовской, 1978). Примерно с 60-х годов внимание исследователей стали все чаще стали привлекать проблемы разрушения и восстановления экосистем сосновых лесов Кольского севера после различных внешних воздействий: рубок (Леса ..., 1961; Цветков, 1986, 2002), пожаров (Пушкина, 1960; Горшков, 1993, 2001; Ставрова, Горшков, 2004), промышленного загрязнения (Цветков, 1985; Алексеев, Ярмишко, 1990; Влияние ..., 1990; Ярмишко, 1997; Ганичева и др., 2004; Лукина и др., 2005), которые остаются актуальными и в последнее десятилетие (Цветков В., Цветков И., 2012; Ставрова и др., 2016; Иванова, Лукина, 2017; Ярмишко, Игнатьева, 2019). Одним из важных аспектов при изучении динамики сосновых лесов региона является анализ роста и развития особей основного лесообразующего вида. Можно отметить целый ряд публикаций этого направления, посвященных лесам Кольского полуострова, в которых рассматривались показатели радиального и линейного роста деревьев сосны обыкновенной, различающихся по возрасту (Ярмишко, 1997; Полоскова и др., 2013), жизненному состоянию (Katjutin et. al., 2020), условиям произрастания (Alekseev, Soroka, 2002; Fedorkov, 2007; Ярмишко, 2012; Ярмишко и др., 2017).

Целью данной работы является анализ радиального прироста разных поколений сосны обыкновенной в начальный период жизни (первые 5 и 20 лет) с целью оценки характера и степени дифференциации особей по скорости роста в разных типах средневозрастных сосновых лесов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено в западной части Кольского полуострова в районе среднего течения р. Ливы (67°30′–68°10′ с.ш., 33°57′–34°21′ в.д.) в 4 типах сообществ: лишайниковых сосновых редколесьях (Subpinetum cladinosum), сосняках лишайниковых (Pinetum cladinosum), сосняках лишайниково-зеленомошных (Pinetum hylocomioso-cladinosum) и сосняках зеленомошных (Pinetum empetroso-myrtillosum).

На Кольском полуострове лишайниковые сосновые леса и редколесья распространены на вершинах и в верхних частях склонов холмов, на речных террасах, лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосновые леса – преимущественно в средних и нижних частях склонов и на равнинах. Под сосновыми лесами и редколесьями на песчаных, ледниковых и водно-ледниковых отложениях формируются подзолы иллювиально-железистые ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, среднескелетные (Классификация ..., 2004), относящиеся к отделу Al-Fe-гумусовых почв. Они отличаются коротким почвенным профилем (до 60 см) и накоплением оксалаторастворимых соединений Al и Fe в иллювиальном горизонте при низком содержании в нем фульватного гумуса (Никонов, Переверзев, 1989; Переверзев, 2004). Почвы изученных лишайниковых сообществ отличаются малой толщиной органогенного горизонта (менее 2 см) и низким (менее 2%) содержанием гумуса в иллювиальном горизонте. Для зеленомошных лесов характерны почвы более высокой влажности, имеющие мощность органогенного горизонта до 7–10 см и бóльшее количество вмытого гумуса (до 3–8%) по сравнению с лишайниковыми сообществами.

Климатические условия района исследований определяются особенностями его географического положения в центральной части Кольского полуострова. Климат территории переходный от морского к континентальному, с прохладным летом, сравнительно теплой осенью, относительно мягкой зимой и затяжной поздней весной (Яковлев, Козлова, 1971). Среднегодовая температура воздуха по данным метеостанции г. Мончегорска составляет –0.5°С (Научно-прикладной ..., 1988). Среднесуточная температура воздуха самых холодных месяцев – января и февраля составляет –12–13°С, самого теплого месяца – июля – +13–14°С. Общее годовое количество осадков – 550–600 мм, примерно половина выпадает в период с июня по октябрь. Вегетационный период длится 100–130 дней. Для роста растений наиболее важен период со среднесуточной температурой не менее 10°С, который продолжается в районе исследований с июня по август.

Согласно имеющимся данным (NASA ..., 2020) по близкой к району исследований метеостанции Sodankyla (67°25' с.ш., 26°35' в.д.) в рассматриваемый временной интервал (1926–2015 гг.) средняя температура июня, июля и августа направленно не изменялась ($F = 0.33–2.14$; $p = 0.15–0.57$) и составляла соответственно 11 ± 2°С (6.9–15.8°С), 14 ± 2°С (10.7–17.9°С) и 12 ± 1°С (8.9–15.0°С). Среднее суммарное количество осадков в июне и июле направленно не изменялось ($F = 0.52–0.73$; $p = 0.12–0.41$) и составило соответственно 58 ± 28 (6–121) и 70 ± 32 мм (8–139 мм). Среднее количество осадков в августе линейно снизилось ($F = 4.60$; $p = 0.03$; $r = –0.22$) с 81 ± 32 в период с 1926 по 1946 г. до 56 ± 27 мм в период с 1995 по 2015 г. Практическое отсутствие однонаправленных климатических трендов на территории района исследований позволяет сопоставлять параметры

Таблица 1. Таксационные характеристики древостоев средневозрастных сосновых лесов

Постоянная пробная площадь	Вид	Возраст, лет	$D_{1.3м}$, см	H, м	N, экз. га$^{-1}$	S, м^2 га$^{-1}$
Сосновые лишайниковые редколесья						
1 (56)	С*	220	38.2	12.6	11	1.2
	С	71	9.6	8.0	1067	7.8
	Б	–	8.8	6.0	8	0.5
2 (92)	С*	188	34.2	12.0	13	1.2
	С	72	11.8	9.2	453	5.0
	Б	–	5.3	4.1	40	0.1
3 (96)	С	73	20.0	9.3	293	9.3
	Б	–	6.6	5.3	270	1.0
Сосняки лишайниковые						
4 (81)	С*	315	48.1	14.0	10	1.8
	С	72	13.0	10.1	1080	14.3
	Б	–	10.1	8.8	30	0.2
5 (82)	С*	313	35.6	17.7	40	4.0
	С	76	13.5	12.6	541	9.5
	Б	–	5.5	6.1	27	0.1
6 (97)	С	76	10.8	9.8	1670	15.4
	Б	–	6.5	6.9	6	0.2
Сосняки лишайниково-зеленомошные						
7 (75)	С	70	11.9	11.5	1156	12.9
	Б	–	7.9	7.7	478	2.3
8 (90)	С*	103	30.0	16.7	73	5.3
	С	81	17.6	15.0	420	10.2
	Б	–	4.5	3.6	32	0.1
9 (91)	С	69	15.9	12.0	655	13.1
	Б	–	7.7	8.2	273	1.3
Сосняки зеленомошные						
10 (93)	С	69	10.9	10.5	3110	29.0
	Б	–	5.3	6.1	120	0.3
11 (94)	С	70	14.5	14.6	1500	24.6
	Б	–	6.1	8.4	140	0.4
12 (99)	С	75	15.0	14.2	1420	25.1
	Б	–	7.3	7.9	320	1.3

Примечание: * – деревья допожарного происхождения; С – сосна обыкновенная; Б – береза пушистая; $D_{1.3м}$ – диаметр на высоте 1.3 м; H – высота; N – число особей; S – сумма площадей сечения стволов.

радиального прироста разных поколений сосны, заселившихся в период с 1926 по 1995 г.

Изученные сообщества сформировались после обширных пожаров, которые наблюдались в 1926 и 1937 г. Давность пожара устанавливали по кернам и спилам, которые отбирались у живых деревьев, имеющих пожарные повреждения.

В исследованных сообществах древесный ярус сформирован *Pinus sylvestris* L. с участием *Betula pubescens* Ehrh. (табл. 1). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. В формировании мохово-лишайникового покрова участвуют зеленые мхи (в основном *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt. и *Dicranum polysetum* Sw.) и лишайники (*Cladonia stellaris* (Opiz.) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. mitis* (Sandst.) Hustich).

Исследование проводилось на постоянных пробных площадях размером 0.10–0.15 га. Возраст и величина радиального прироста особей, имеющих

диаметр ствола на высоте груди более 4 см, устанавливались по кернам, отобранным у основания ствола. Отбор кернов в большинстве случаев проводили на высоте 10–15 см при наклонном положении бурава с фиксацией угла наклона для последующего пересчета и определения истинной величины радиального прироста. При наличии понижений микрорельефа вблизи ствола керны отбирались стандартным способом. Радиальный прирост особей меньшего размера определялся по спилам модельных экземпляров, которые отбирались за пределами пробной площади. На пробных площадях в составе ценопопуляций сосны анализировался прирост особей каждого из 10-летних поколений, которые появились с момента пожара (1926 или 1937 г.).

Измерение величины радиального прироста проводилось с использованием микроскопа МБС–10 и прибора LINTAB-6 с точностью 0.01 мм. На основании измеренных величин рассчитывался средний годичный радиальный прирост в течение первых 5 лет жизни особей – Z_5:

$$Z_5 = \frac{\sum_{i=1}^{N}\left(z_i^1 + z_i^2 + \ldots z_i^5\right)}{5N},$$

где z_i^1, z_i^2, ..., z_i^5 – измеренные годичные приросты i-го дерева за 1-, 2-, ..., 5-й годы роста (от сердцевины), мм; N – число анализируемых особей.

Аналогичным образом рассчитывался средний годичный радиальный прирост за первые 20 лет жизни особей (Z_{20}).

Статистическая обработка данных выполнена с использованием корреляционного, дисперсионного и дискриминантного анализа. Сравнение средних значений выборок ввиду их ограниченного объема проводилось на основе непараметрического критерия Краскелла–Уоллиса, с учетом результатов многоуровневого критерия Фишера (LSD) при сравнении между собой более двух выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность особей в составе ценопопуляций сосны в исследованных средневозрастных сосновых лесах и редколесьях составляет от ~2.5 до 20 тыс. экз. га$^{-1}$. Древостои на 80–100% по числу и запасу сформированы особями, появившимися на протяжении первых 3-х послепожарных десятилетий (табл. 2). Густота изученных древостоев варьирует от 300–500 до 1500–3000 экз. га$^{-1}$. В большинстве сообществ, имеющих густоту древостоя от ~300 до 1000 экз. га$^{-1}$, резко выраженный максимум численности приходится на поколения, появившиеся в последние два десятилетия (8–9-е), доля которых составляет от 76 до 92% (табл. 2). В сообществах, имеющих густоту древостоя 1500–1800 экз. га$^{-1}$, наблюдается содоминирование по числу особей 1–3 и 8–9-го поколений. При наиболее высокой густоте древостоя (более 3000 экз. га$^{-1}$) ценопопуляция сосны состоит практически полностью из особей, заселившихся в течение 1–3-го десятилетий после пожара.

Анализ динамики радиального прироста сосны обыкновенной за первые 20 лет жизни особей (рис. 1) свидетельствует, что она имеет существенные различия в зависимости от типологической принадлежности сообществ и возраста поколений и, в некоторых случаях, индивидуальных особенностей отдельных особей в составе поколений. В качестве примера на рис. 1 представлена динамика роста особей сосны обыкновенной, относящихся к отдельным возрастным поколениям в двух исследованных сообществах – сосняке лишайниковом и сосняке зеленомошном.

В лишайниковом сообществе (рис. 1а) радиальный прирост за первые 20 лет у особей 1-го послепожарного поколения варьирует в разные годы от 0.1 до 2.5–2.7 мм год$^{-1}$, в отдельных случаях он может достигать 3.5 мм год$^{-1}$. Для всех особей поколения в течение исследованного периода характерно линейное увеличение годичного прироста ($r = 0.52–0.73$, $p < 0.001–0.05$). У особей сосны 3-го послепожарного поколения начальный прирост варьирует от 0.2 до 2.0 мм год$^{-1}$. Направленного изменения прироста в течение первых 20 лет жизни при этом не наблюдается. Особи 6-го поколения отличаются низкими значениями и крайне слабым варьированием, т.е. фактической стабильностью начального радиального прироста.

В сосняке зеленомошном (рис. 1б) радиальный прирост за первые 20 лет у особей 1-го послепожарного поколения варьирует от 0.1 до 2.5–3.0 мм год$^{-1}$, в единичных случаях достигая 4.0 мм год$^{-1}$. У всех особей величина годичного прироста в течение исследованного периода линейно возрастает ($r = 0.78–0.95$, $p < 0.001$). Начальный прирост особей сосны, относящихся к 3-му послепожарному поколению, изменяется в отдельные годы от 0.2–0.3 до 2.2–2.4 мм год$^{-1}$. У большинства особей он линейно возрастает ($r = 0.65–0.77$, $p < 0.01$), однако часть особей характеризуется отсутствием направленного изменения прироста при его существенных (до 5–7 крат) колебаниях. У особей 6-го послепожарного поколения годичный прирост составляет от 0.02 до 0.3 мм год$^{-1}$ и в течение первого 20-летия жизни направленно не изменяется.

Изменение среднегодового радиального прироста поколений сосны обыкновенной за первые 5 и 20 лет жизни в зависимости от времени их заселения после пожара в большинстве случаев до-

Таблица 2. Характеристики 10-летних поколений в составе ценопопуляций и древостоев сосны обыкновенной в средневозрастных сосновых лесах

Пробная площадь	Параметры поколений	10-летние поколения									В целом
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Сосновые лишайниковые редколесья											
92	$N_{pop.}$	47/0.9	226/4.3	213/4	20/0.4	20/0.4	100/1.9	220/4.1	1960/36.9	2507/47.1	5313/100
	N_{stand}	47/10.3	226/50	180/39.7	–	–	–	–	–	–	453/100
	M	7.7/30.7	13.4/53	4.1/16.3	–	–	–	–	–	–	25.2/100
96	$N_{pop.}$	53/0.5	133/1.4	47/0.5	40/0.4	67/0.7	47/0.5	313/3.2	3807/38.5	5366/54.3	9873/100
	N_{stand}	53/18.2	133/45.5	47/15.9	20/6.8	40/13.6	–	–	–	–	293/100
	M	15.6/32.2	25.8/53.2	6.2/12.8	0.5/1	0.4/0.8	–	–	–	–	48.5/100
Сосняки лишайниковые											
81	$N_{pop.}$	120/0.5	400/1.8	580/2.6	70/0.3	70/0.3	300/1.3	3810	3330/14.7	14000/61.7	22680/100
	N_{stand}	120/11.1	400/37	530/49.1	30/2.8	–	–	–	–	–	1080/100
	M	32.4/41.5	25.3/32.4	19.6/25.2	0.7/0.9	1	–	–	–	–	78.0/100
97	$N_{pop.}$	340/8	660/15.5	680/15.9	440/10.3	70/1.6	30/0.7	390/9.1	910/21.3	750/17.6	4270/100
	N_{stand}	340/20.3	657/39.2	645/38.5	33/2	–	–	–	–	–	1675/100
	M	43.5/54.1	26.0/32.3	10.8/13.4	0.2/0.2	–	–	–	–	–	80.5/100
Сосняки лишайниково-зеленомошные											
75	$N_{pop.}$	111/4.6	700/29	511/21.2	233/9.7	89/3.7	100/4.1	302/12.5	368/15.2	–	2414/100
	N_{stand}	111/9.5	694/60	331/28.6	21/1.9	–	–	–	–	–	1156/100
	M	41.9/54.7	30.1/39.4	4.4/5.8	0.1/0.1	–	–	–	–	–	76.5/100
91	$N_{pop.}$	36/0.7	346/7	285/6	18/0.4	18/0.4	24/0.5	103/2.1	42/0.9	4000/82	4873/100
	N_{stand}	36/5.6	346/52.8	261/39.8	12/1.9	–	–	–	–	–	655/100
	M	8.7/11.1	56.0/71.1	13.9/17.6	0.2/0.2	–	–	–	–	–	78.8/100

Таблица 2. Окончание

Пробная площадь	Параметры поколений	10-летние поколения									В целом
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Сосняки зеленомошные											
93	$N_{pop.}$	2530/80.6	390/12.4	190/6.1	10/0.3	20/0.6	–	–	–	–	3140/100
	N_{stand}	2530/81.4	390/12.5	190/6.1	–	–	–	–	–	–	3110/100
	M	152.3/94.8	7.1/4.4	1.3/0.8	–	–	–	–	–	–	160.7/100
94	$N_{pop.}$	1180/38.4	240/7.8	80/2.6	–	–	10/0.3	60/2	1500/48.9	–	3070/100
	N_{stand}	1180/78.7	240/16	80/5.3	–	–	–	–	–	–	1500/100
	M	160.0/92.8	8.9/5.2	3.1/2	–	–	–	–	–	–	172.0/100

Примечание: $N_{pop.}$ – численность (экз. га$^{-1}$) разных поколений в составе ценопопуляции; N_{stand} – численность (экз. га$^{-1}$) разных поколений в составе древостоя; M – величина запаса (м^3 га$^{-1}$) разных поколений в составе древостоя. В числителе: абсолютное значение показателя, в знаменателе: относительная доля (%). "–" – поколение отсутствует.

статочно точно может быть аппроксимировано линейным (r = –0.76–0.98) или экспоненциальным (r = –0.84–0.99) уравнениями. Величина прироста за первые 5 лет снижается от 0.55–1.25 мм год$^{-1}$ у поколений, появившихся в первое десятилетие после пожара, до 0.09–0.16 мм год$^{-1}$ у особей, заселившихся через 50 и более лет после пожара; прирост за первые 20 лет снижается соответственно от 1.0–2.0 мм год$^{-1}$ до 0.1–0.3 мм год$^{-1}$ (рис. 2).

Наиболее высоким начальным приростом отличаются особи сосны, появившиеся в течение 1-го, реже первых 2–3-х десятилетних поколений (табл. 3, 4). Сравнение начального радиального прироста разных поколений сосны в исследованных сосновых лесах показало, что средний прирост особей 1-го поколения за первые 5 и 20 лет является примерно на 30% более высоким в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах по сравнению с лишайниковыми лесами и редколесьями (табл. 5). Средний начальный радиальный прирост особей сосны 2- и 3-го десятилетних послепожарных поколений соответственно на 30–40 и 45–50% выше в зеленомошных сосняках по сравнению с остальными типами сообществ. Начальный прирост всех последующих поколений сосны не имеет достоверных различий в разных типах сосновых лесов. Стабилизация начального прироста на нижнем пределе наблюдается через ~50 лет после пожара, его средняя величина за первые 5 и 20 лет составляет соответственно 0.10 и 0.14 мм год$^{-1}$ (табл. 5). Взаимная связь прироста разных поколений за первые 5 лет проявляется в единичных случаях и является слабой. Более четко выражена связь прироста разных поколений за первые 20 лет. Прирост 2-, 3- и 4-го поколений достоверно положительно скоррелирован с приростом 1-го поколения (r = 0.61–0.64; $p < 0.05$). Более поздние поколения не имеют связи с приростом 1-го поколения. Довольно тесная положительная связь (r = 0.80–0.89; $p < 0.01$) выявлена между приростом за первые 20 лет у 2- и 3-, 4- и 5-, 5- и 6-го поколений.

Численность особей в составе 1-го десятилетнего поколения сосны является существенно более высокой в зеленомошных лесах ($K - W$ = 6.2; $p < 0.05$), чем в остальных типах сообществ. Различие средних величин достигает 8 крат (1623 ± 453 и 201 ± 60 экз. га$^{-1}$). Число особей сосны 2- и 3-го поколений не имеет значимых различий в разных типах сообществ и составляет в среднем, соответственно 313 ± 59 и 332 ± 87 экз. га$^{-1}$. Согласно результатам множественного дисперсионного анализа густота древостоя (сформированного особями 1–3-го послепожарных 10-летних поколений) и тип леса в совокупности значимо влияют (F = 49.38 и 90.57; $p < 0.001$) на суммарную численность особей 4–7-го поколений, формирующих основу полога подроста (особи в возрасте более 20 лет). В сосняках зеленомошных при густоте древостоя более 1500 экз. га$^{-1}$ и доминировании зеленых мхов в составе напочвенного покрова (>80% по

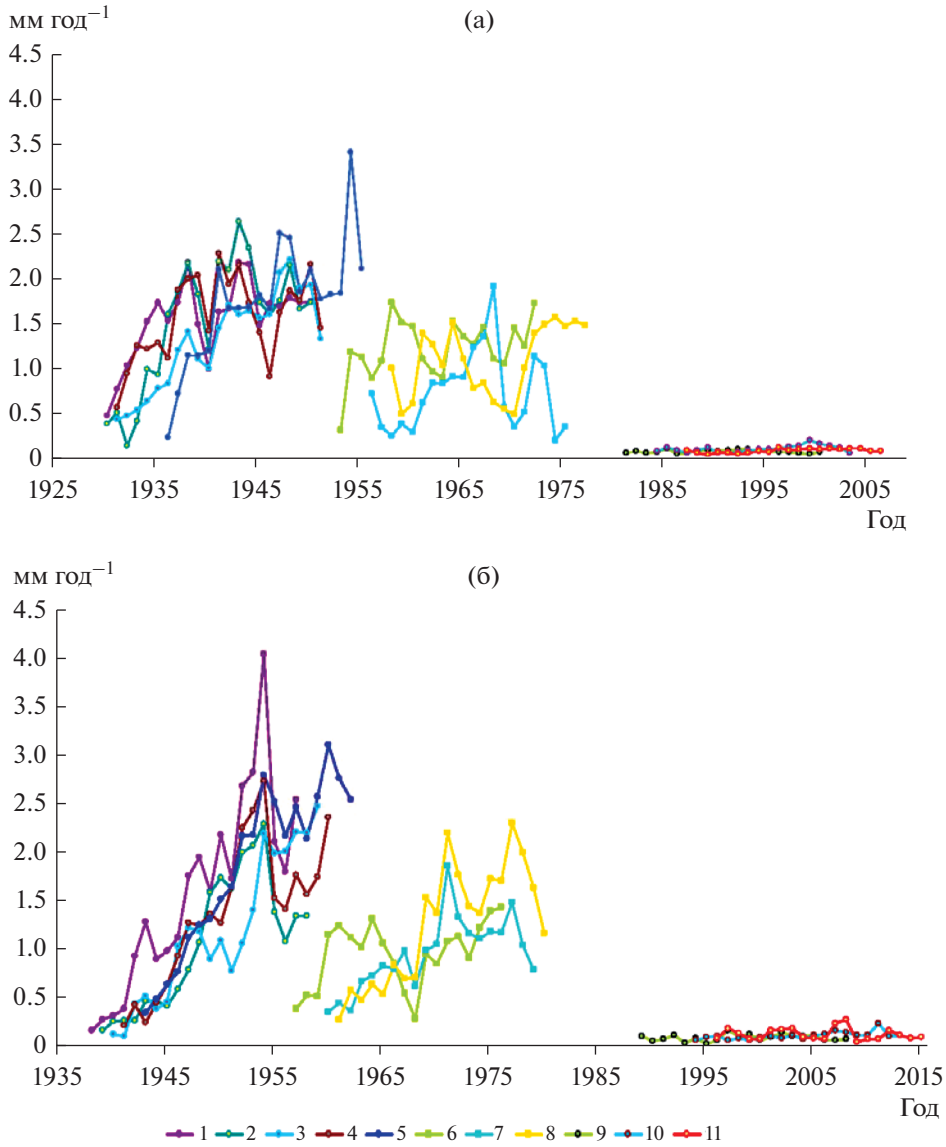

Рис. 1. Динамика радиального прироста особей сосны обыкновенной за первые 20 лет жизни в составе разных послепожарных поколений в сосняке лишайниковом (а) и сосняке зеленомошном (б) на территории Кольского полуострова. 1–5 особи первого 10-летнего поколения, 6–8 – особи третьего 10-летнего поколения; 9–11 особи шестого 10-летнего поколения.

покрытию) суммарная численность подроста 4–7-го послепожарных поколений является наиболее низкой (67 ± 19 экз. га$^{-1}$). Наиболее высокая численность подроста (4206 ± 15 экз. га$^{-1}$) регистрируется в сосняках лишайниковых, если густота древостоя не превышает 1000 экз. га$^{-1}$. В лишайниковых редколесьях, сосняках лишайниковых с густотой древостоя более 1500 экз. га$^{-1}$ и сосняках лишайниково-зеленомошных плотность подроста составляет в среднем 594 ± 122 экз. га$^{-1}$.

Численность особей в составе отдельных поколений не влияет на величину их начального прироста. В частности, при 20-кратных различиях численности особей 1-го послепожарного поколения (соответственно, 1623 ± 453 и 73 ± 17 экз. га$^{-1}$) величина их среднего прироста за первые 20 лет может быть одинаковой (соответственно, 1.52 ± 0.25 и 1.56 ± 0.45 мм год$^{-1}$). В то же время при отсутствии достоверных различий численности особей 2-го послепожарного поколения в разных типах сосновых лесов наблюдаются существенное (примерно 2-кратное) превышение начального прироста этого поколения в сосняках зеленомошных по сравнению с остальными типами сообществ. Густота древостоя, оказывая значимое влияние на плотность подроста, не влияет (K–W = 0.37–3.2; $p > 0.05$) на величину его начального прироста.

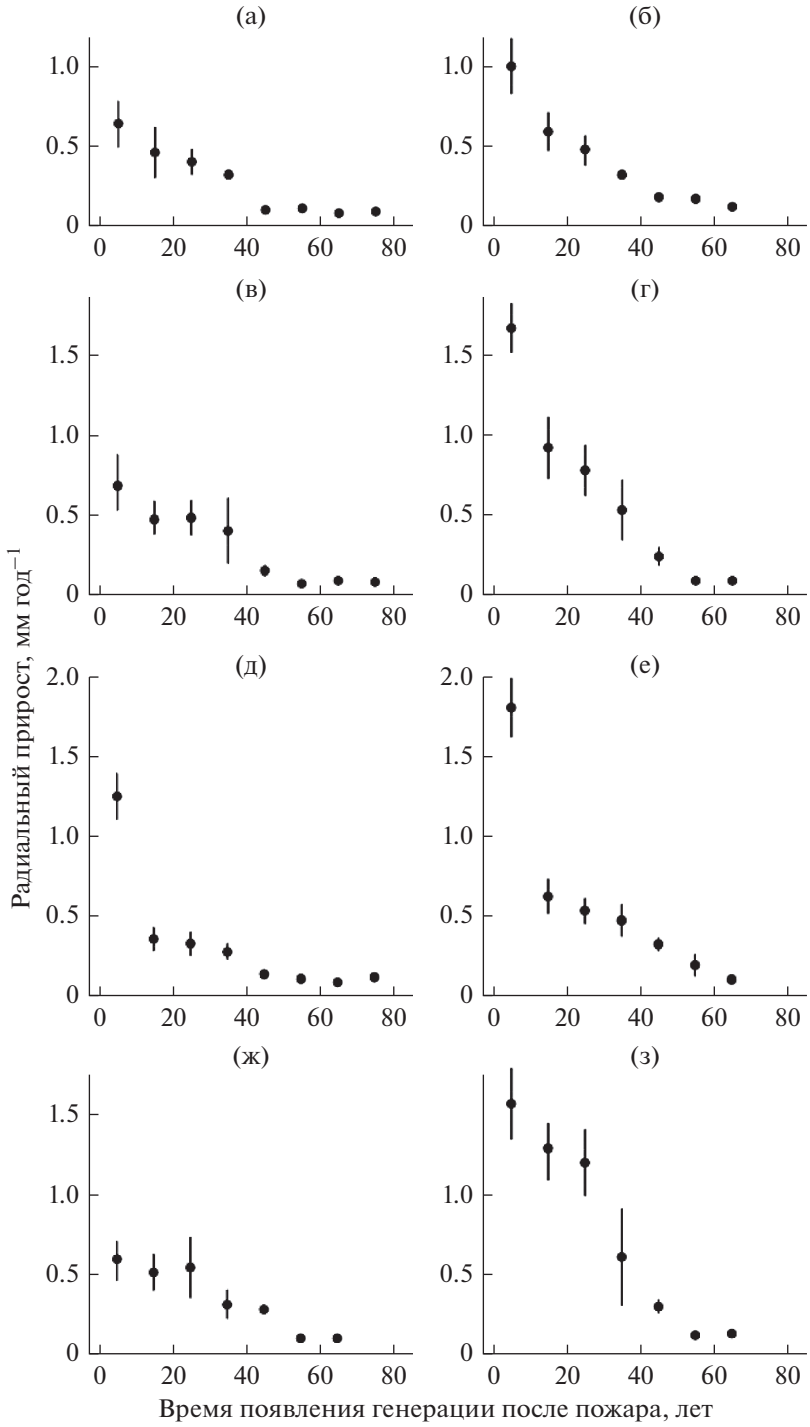

Рис. 2. Изменение начального радиального прироста (первые 5 (а, в, д, ж) и 20 (б, г, е, з) лет) генераций сосны обыкновенной в разных типах северотаежных сосновых лесов. а, б – сосновые лишайниковые редколесья; в, г – сосняки лишайниковые; д, е – сосняки лишайниково-зеленомошные; ж, з – сосняки зеленомошные.

Помимо типологической принадлежности сообществ, существенным фактором, оказывающим влияние на начальный прирост поколений сосны, является наличие на гари остатков допожарного соснового древостоя. Согласно результатам дисперсионного анализа, величина среднего годичного радиального прироста за первые 5 лет у 2-, 3- и 4-го поколений сосны в сообществах с наличием допожарного компонента (1–5 м^2 га$^{-1}$) является на 35–40% более низкой, чем при его отсутствии в составе древостоя (табл. 5). При анализе прироста за первые 20 лет выявлена в целом аналогичная

Таблица 3. Радиальный прирост особей сосны обыкновенной за первые 5 и 20 лет жизни в лишайниковых сосновых лесах и редколесьях

Пробная площадь	Показатели прироста поколений	10-летние поколения							
		1	2	3	4	5	6	7	8
		Сосновые лишайниковые редколесья							
56	C_5	0.35 ± 0.08*a**	0.24 ± 0.13*b*	0.26 ± 0.09*b*	0.20 ± 0.10*b*	0.13 ± 0.03*c*	0.16 ± 0.08*c*	0.11 ± 0.03*c*	0.10 ± 0.04*c*
	N	7	14	36	13	4	3	14	15
	C_{5int}	0.35 ± 0.08	0.24 ± 0.10 (*K–W* = 3.84; *p* = 0.06)			0.11 ± 0.04 (*K–W* = 2.86; *p* = 0.24)			
56	C_{20}	0.58 ± 0.2*a*	0.36 ± 0.21*b*	0.36 ± 0.17*b*	0.30 ± 0.17*b*	0.15 ± 0.06*c*	0.18 ± 0.08 *c*	0.12 ± 0.03*d*	–
	N	6	14	36	13	4	3	14	
	C_{20int}	0.58 ± 0.2	0.34 ± 0.18 (*K–W* = 2.47; *p* = 0.29)			0.17 ± 0.03 (*K–W* = 4.06; *p* = 0.11)		0.12 ± 0.03*d*	
92	C_5	0.64 ± 0.26*a*	0.42 ± 0.17*b*	0.37 ± 0.15*b*	–	0.11 ± 0.03*c*	0.12 ± 0.05 *c*	0.09 ± 0.04*c*	0.11 ± 0.03*c*
	N	6	12	12		4	7	17	9
	C_{5int}	0.64 ± 0.26	0.39 ± 0.16 (*K–W* = 0.27; *p* = 0.60)			0.10 ± 0.04 (*K–W* = 5.78; *p* = 0.22)			
92	C_{20}	0.93 ± 0.38*a*	0.55 ± 0.17*b*	0.48 ± 0.21*b*	–	0.17 ± 0.01*c*	0.18 ± 0.05 *c*	0.13 ± 0.03*d*	–
	N	6	12	12		4	7	15	
	C_{20int}	0.93 ± 0.38	0.51 ± 0.19 (*K–W* = 1.61; *p* = 0.2)		0.18 ± 0.04 (*K–W* = 0.14; *p* = 0.71)			0.13 ± 0.03*d*	
96	C_5	0.83 ± 0.50*a*	0.78 ± 0.32*a*	0.28 ± 0.20*b*	–	0.35 ± 0.13*b*	0.11 ± 0.04 *c*	0.14 ± 0.08*c*	0.11 ± 0.03*c*
	N	8	14	4		6	6	10	33
	C_{5int}	0.79 ± 0.38 (*K–W* = 0.02; *p* = 0.89)		0.32 ± 0.16 (*K–W* = 0.18; *p* = 0.67)			0.12 ± 0.05 (*K–W* = 3.44; *p* = 0.33)		
96	C_{20}	1.32 ± 0.43*a*	1.36 ± 0.40 *a*	0.65 ± 0.24*b*	–	0.46 ± 0.14*b*	0.21 ± 0.10 *c*	0.20 ± 0.09*c*	–
	N	10	12	4		6	6	7	
	C_{20int}	1.34 ± 0.40 (*K–W* = 2.25; *p* = 0.13)		0.53 ± 0.20 (*K–W* = 1.14; *p* = 0.29)			0.20 ± 0.09 (*K–W* = 0.05; *p* = 0.83)		
		Сосняки лишайниковые							
81	C_5	0.69 ± 0.35*a*	0.48 ± 0.21*b*	0.51 ± 0.24*b*	0.22 ± 0.19*c*	0.16 ± 0.07*c*	0.08 ± 0.02*d*	0.10 ± 0.04*d*	0.09 ± 0.03*d*
	N	5	21	25	3	9	14	52	11
	C_{5int}	0.69 ± 0.35	0.50 ± 0.22 (*K–W* = 0.34; *p* = 0.56)		0.18 ± 0.10 (*K–W* = 0.08; *p* = 0.78)		0.09 ± 0.03 (*K–W* = 2.64; *p* = 0.27)		
81	C_{20}	1.68 ± 0.31*a*	0.93 ± 0.39*b*	0.80 ± 0.32*b*	0.36 ± 0.07*c*	0.25 ± 0.12*c*	0.10 ± 0.04*d*	0.10 ± 0.04*d*	–
	N	5	21	26	3	9	14	48	
	C_{20int}	1.68 ± 0.31	0.86 ± 0.36 (*K–W* = 0.66; *p* = 0.42)		0.28 ± 0.11 (*K–W* = 1.93; *p* = 0.16)		0.10 ± 0.04 (*K–W* = 0.16; *p* = 0.69)		
82	C_5	0.57 ± 0.23*a*	0.39 ± 0.17*b*	0.14*c*	0.14 ± 0.02 *c*	0.12 ± 0.05*c*	0.09 ± 0.02 *c*	0.11 ± 0.04*c*	0.11 ± 0.03*c*
	N	32	10	1	6	6	4	14	21
	C_{5int}	0.57 ± 0.23	0.39 ± 0.17		0.11 ± 0.04 (*K–W* = 9.23; *p* = 0.10)				
82	C_{20}	0.96 ± 0.36*a*	0.68 ± 0.29*b*	0.21*c*	0.23 ± 0.06*c*	0.19 ± 0.03*c*	0.13 ± 0.0*d*	0.15 ± 0.04*d*	–
	N	32	10	1	6	6	4	6	
	C_{20int}	0.96 ± 0.36	0.68 ± 0.29	0.21 ± 0.05 (*K–W* = 1.78; *p* = 0.41)			0.14 ± 0.03 (*K–W* = 0.41; *p* = 0.52)		
97	C_5	0.54 ± 0.24*a*	0.41 ± 0.20*b*	0.41 ± 0.21*b*	0.39 ± 0.24*b*	0.07*c*	0.07*c*	0.09 ± 0.03*c*	0.11 ± 0.04*c*
	N	20	22	33	4	1	1	9	18
	C_{5int}	0.54 ± 0.24	0.41 ± 0.21 (*K–W* = 0.22; *p* = 0.89)			0.10 ± 0.04 (*K–W* = 4.21; *p* = 0.24)			
97	C_{20}	1.00 ± 0.35*a*	0.67 ± 0.32*b*	0.59 ± 0.25*b*	0.32 ± 0.18*c*	0.16*d*	0.10*d*	0.09 ± 0.02*d*	–
	N	20	22	33	4	1	1	7	
	C_{20int}	1.00 ± 0.35	0.62 ± 0.28 (*K–W* = 0.78; *p* = 0.38)		0.32 ± 0.18	0.10 ± 0.03 (*K–W* = 2.74; *p* = 0.25)			

Примечание: * – буквенными индексами (*a*, *b*, *c*, *d*) отмечены значения, достоверно различающиеся при уровне значимости $p < 0.05$ (критерий Краскелла–Уоллиса); C_5, C_{20} – среднее значение (мм год$^{-1}$) и стандартное отклонение радиального прироста за первые 5 и 20 лет; C_{5int}, C_{20int} – среднее значение (мм год$^{-1}$) и стандартное отклонение радиального прироста за первые 5 и 20 лет по выделенным временным интервалам; “–" – поколение отсутствует.

Таблица 4. Радиальный прирост особей сосны обыкновенной за первые 5 и 20 лет жизни в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесах

Пробная площадь	Показатели прироста поколений	10-летние поколения							
		1	2	3	4	5	6	7	8
		Сосняки лишайниково-зеленомошные							
75	C_5	1.25 ± 0.29*a*	0.36 ± 0.15*b*	0.33 ± 0.15*b*	0.34 ± 0.04*b*	0.16 ± 0.07*c*	0.08 ± 0.01*d*	0.09 ± 0.02*d*	0.12 ± 0.04*d*
	N	4	47	27	4	9	2	6	2
	C_{5int}	1.25 ± 0.29	0.35 ± 0.15 (*K–W* = 0.73; *p* = 0.69)			0.16 ± 0.07	0.09 ± 0.03 (*K–W* = 3.73; *p* = 0.15)		
75	C_{20}	1.81 ± 0.37*a*	0.63 ± 0.22*b*	0.54 ± 0.16*b*	0.59 ± 0.09*b*	0.31 ± 0.09*c*	0.12 ± 0.03*d*	0.11 ± 0.01*d*	
	N	4	47	27	4	9	2	5	
	C_{20int}	1.81 ± 0.37	0.60 ± 0.20 (*K–W* = 3.43; *p* = 0.18)			0.31 ± 0.09	0.11 ± 0.02 (*K–W* = 0.6; *p* = 0.44)		
90	C_5	0.70 ± 0.31*a*	0.28 ± 0.15*b*	0.25 ± 0.14*b*	0.17 ± 0.04*b*	0.09 ± 0.02*c*	0.08 ± 0.02*c*	0.11 ± 0.03*c*	0.13 ± 0.03*c*
	N	40	11	20	8	2	16	43	15
	C_{5int}	0.70 ± 0.31	0.24 ± 0.13 (*K–W* = 1.75; *p* = 0.42)			0.10 ± 0.03 (*K–W* = 14.2; *p* = 0.01)			
90	C_{20}	1.24 ± 0.44*a*	0.44 ± 0.20*b*	0.36 ± 0.19*b*	0.30 ± 0.21*b*	0.13 ± 0.01*c*	0.10 ± 0.03*c*	0.12 ± 0.03*c*	
	N	40	11	20	8	2	16	35	
	C_{20int}	1.24 ± 0.44	0.37 ± 0.20 (*K–W* =3.72; *p* = 0.16)			0.12 ± 0.03 (*K–W* =3.8; *p* = 0.15)			
91	C_5	1.10 ± 0.47*a*	0.49 ± 0.18*b*	0.43 ± 0.16*b*	0.16*c*	0.19 ± 0.03*c*	0.12 ± 0.04*d*	0.11 ± 0.04*d*	0.10 ± 0.02*d*
	N	2	10	5	1	3	13	15	3
	C_{5int}	1.10 ± 0.47	0.47 ± 0.17 (*KW* = 0.54; *p* = 0.46)		0.18 ± 0.03 (*K–W* = 1.8; *p* = 0.18)		0.12 ± 0.04 (*K–W* = 0.33; *p* = 0.85)		
91	C_{20}	2.08 ± 0.37*a*	1.22 ± 0.31*b*	0.93 ± 0.35*b*	0.52*c*	0.31 ± 0.02*c*	0.21 ± 0.08*d*	0.14 ± 0.04*e*	–
	N	2	10	5	1	3	13	15	
	C_{20int}	2.08 ± 0.37	1.14 ± 0.34 (*K–W* = 2.0; *p* = 0.16)		0.36 ± 0.11 (*K–W* = 1.8; *p* = 0.18)		0.21 ± 0.08	0.14 ± 0.04	
		Сосняки зеленомошные							
93	C_5	0.77 ± 0.27*a*	0.72 ± 0.20*a*	0.45 ± 0.06*b*	0.34 ± 0.13*b*	–	–	–	–
	N	64	7	3	4				
	C_{5int}	0.76 ± 0.26 (*K–W* = 0.93; *p* = 0.33)		0.39 ± 0.12 (*K–W* = 2.0; *p* = 0.16)					
93	C_{20}	1.25 ± 0.30*a*	0.88 ± 0.26*b*	0.83 ± 0.12*b*	0.40 ± 0.09*c*	–	–	–	–
	N	64	7	3	4				
	C_{20int}		0.87 ± 0.22 (*K–W* = 0.01; *p* = 0.91)						
94	C_5	0.83 ± 0.28*a*	0.67*a*	0.77 ± 0.18*a*	0.27 ± 0.18*b*	0.12*c*	0.10 ± 0.01*c*	0.13 ± 0.02*c*	–
	N	26	1	4	2	1	2	3	–
	C_{5int}	0.82 ± 0.26 (*K–W* = 0.48; *p* = 0.79)				0.12 ± 0.02 (*K–W* = 3.52; *p* = 0.17)			
94	C_{20}	1.73 ± 0.38*a*	1.37*b*	1.31 ± 0.21*b*	0.25 ± 0.07*c*	0.12*c*	0.11 ± 0.01*c*	–	–
	N	26	1	4	2	1	2		
	C_{20int}		1.32 ± 0.19 (*K–W* = 0.00; *p* =1.0)			0.11 ± 0.01 (*K–W* =1.5; *p* =0.22)		–	
99	C_5	0.59 ± 0.25*a*	0.51 ± 0.23*a*	0.55 ± 0.33*a*	0.22 ± 0.02*b*	0.28 ± 0.06*b*	0.10 ± 0.01*c*	0.10 ± 0.02*c*	
	N	58	12	5	3	5	5	6	
	C_{5int}	0.58 ± 0.25 (*K–W* =1.27; *p* = 0.53)			0.26 ± 0.05 (*K–W* = 2.69; *p* = 0.10)		0.10 ± 0.02 (*K–W* = 0.21; *p* = 0.64)		
99	C_{20}	1.57 ± 0.45*a*	1.30 ± 0.36*b*	1.26 ± 0.39*b*	0.31 ± 0.08*c*	0.29 ± 0.09*c*	0.12 ± 0.02*d*	0.13*d*	
	N	58	12	5	3	5	5	1	
	C_{20int}		1.32 ± 0.19 (*K–W* = 0.01; *p* = 0.92)		0.30 ± 0.08 (*K–W* = 0.02; *p* = 0.88)		0.12 ± 0.02 (*K–W* = 0.09; *p* = 0.77)		

Примечание. Обозначения см. табл. 3.

Таблица 5. Начальный прирост (мм год$^{-1}$) послепожарных поколений сосны обыкновенной в сообществах с разными ценотическими характеристиками

Поколения	L	Прирост	$K–W$	p	S_{pf}	Прирост	$K–W$	p	S_{Bp}	Прирост	$K–W$	p
За первые 5 лет												
1	**>94**	0.60 ± 0.16	**4.0**	**<0.05**	**<1–5**	0.73 ± 0.24	–	–	**<1–3**	0.73 ± 0.24	–	–
	10–65	0.87 ± 0.25										
2	**>55**	0.43 ± 0.16	**4.7**	**<0.05**	**<1**	0.56 ± 0.16	**4.1**	**<0.05**	**<1–3**	0.49 ± 0.16	–	–
	<20	0.62 ± 0.09			**1–5**	0.36 ± 0.10						
3	**>55**	0.33 ± 0.11	**5.3**	**<0.05**	**<1**	0.46 ± 0.16	**4.0**	**<0.05**	**<1–3**	0.38 ± 0.16	–	–
	<20	0.59 ± 0.16			**1–5**	0.30 ± 0.13						
4	**<20–99**	0.24 ± 0.09	–	–	**<1**	0.29 ± 0.08	**5.2**	**<0.05**	**<1–3**	0.24 ± 0.09	–	–
					1–5	0.18 ± 0.03						
5	**<20–99**	0.16 ± 0.08	–	–	**<1–5**	0.16 ± 0.08	–	–	**< 1**	0.11 ± 0.03	**6.6**	**<0.01**
									1–3	0.25 ± 0.09		
6–7	**<20–99**	0.10 ± 0.02	–	–	**<1–5**	0.10 ± 0.02	–	–	**<1–3**	0.10 ± 0.02	–	–
За первые 20 лет												
1	**<65**	1.62 ± 0.33	**4.3**	**<0.05**	**<1**	1.54 ± 0.37	**4.1**	**<0.05**	**< 1**	1.17 ± 0.39	**4.2**	**<0.05**
	>94	1.08 ± 0.38			**1–5**	1.08 ± 0.41			**1–3**	1.70 ± 0.32		
2	**<20**	1.25 ± 0.24	**4.0**	**<0.05**	**<1**	1.09 ± 0.33	**4.8**	**<0.05**	**<1–3**	0.89 ± 0.38	–	–
	>55	0.77 ± 0.34			**1–5**	0.60 ± 0.22						
3	**<20**	1.12 ± 0.23	**6.3**	**<0.05**	**<1**	0.88 ± 0.29	**6.4**	**<0.05**	**<1–3**	0.70 ± 0.34	–	–
	>55	0.56 ± 0.23			**1–5**	0.44 ± 0.22						
4	**<20–99**	0.39 ± 0.15	–	–	**<1–5**	0.39 ± 0.15	–	–	**< 1**	0.32 ± 0.10	–	–
									1–3	0.56 ± 0.06		
5	**<20–99**	0.22 ± 0.11	–	–	**<1–5**	0.22 ± 0.11	–	–	**< 1**	0.16 ± 0.05	**7.4**	**<0.01**
									1–3	0.35 ± 0.07		
6–7	**<20–99**	0.14 ± 0.05	–	–	**<1–5**	0.14 ± 0.05	–	–	**< 1**	0.13 ± 0.04	**5.1**	**<0.05**
									1–3	0.19 ± 0.04		
									<1–3	0.14 ± 0.05	–	–

Примечание. L – доля лишайников (%) в общем проективном покрытии мохово-лишайникового яруса; S_{pf} – сумма площадей сечений допожарной части древостоя, м^2 га$^{-1}$; S_{Bp} – сумма площадей сечений березы пушистой, м^2 га$^{-1}$. $K–W$ – критерий Краскелла–Уоллиса; p – уровень значимости.

картина: достоверное снижение прироста (на 30–50%) регистрируется у 1-, 2- и 3-го послепожарных поколений сосны.

Положительное влияние на начальный радиальный прирост поколений сосны оказывает участие в составе сообществ березы пушистой (1–2.5 м^2 га$^{-1}$). Оно характерно в основном для лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесов, но может отмечаться и в лишайниковых редколесьях. Выполненный анализ показал, что этот фактор слабо сказывается на приросте за первые 5 лет, но его влияние четко проявляется у ряда поколений на величине прироста за первые 20 лет (табл. 5). В последнем случае при участии березы в составе древесного яруса регистрируется увеличение прироста 1-го послепожарного поколения (на 45%), а также 4, 5 и 6-го поколений (от 45% до 2 крат).

Изменение начального прироста поколений в послепожарном временнóм ряду имеет неравномерный характер. Достоверно выделяются 3–4 основных уровня значений (этапа динамики) начального радиального прироста, последовательно сменяющихся от первых послепожарных поколений к последним (табл. 6).

Годичный прирост за первые 5 лет на 1-, 2- и 3-ем этапах динамики в среднем одинаков во всех типах сосновых лесов и составляет, соответственно, 0.74 ± 0.25, 0.34 ± 0.09, 0.12 ± 0.03 мм год$^{-1}$. Однако средние максимумы и минимумы приро-

Таблица 6. Параметры начального радиального прироста (мм год$^{-1}$) сосны обыкновенной на разных этапах послепожарной динамики в разных типах сосновых лесов

Этап	Тип леса[1]	Средний	K–W (p)	Тип леса	Ср. максимум	K–W (p)	Тип леса	Ср. минимум	K–W (p)
За первые 5 лет									
I	1–4	0.74 ± 0.25	–	3 1, 2, 4	1.51 ± 0.10 1.11 ± 0.29	4.8 (<0.05)	3 1, 2, 4	0.64 ± 0.35 0.20 ± 0.07	4.5 (<0.05)
II	1–4	0.34 ± 0.09	–	2, 3 1, 4	0.81 ± 0.18 0.48 ± 0.12	7.4 (<0.01)	1–3 4	0.11 ± 0.05 0.18 ± 0.03	5.4 (<0.05)
III	1–4	0.12 ± 0.03	–	1–3 4	0.28 ± 0.08 0.16 ± 0.06	4.1 (<0.05)	1, 2 3, 4	0.05 ± 0.01 0.08 ± 0.04	5.0 (<0.05)
За первые 20 лет									
I	3, 4 1, 2	1.61 ± 0.33 1.08 ± 0.38	4.3 (<0.05)	3, 4 1, 2	2.32 ± 0.28 1.67 ± 0.51	5.9 (<0.05)	1–4	0.79 ± 0.48	–
II	4 1–3	1.16 ± 0.25 0.63 ± 0.25	5.3 (<0.05)	1–4	1.32 ± 0.34	–	4 1–3	0.77 ± 0.21 0.27 ± 0.16	5.8 (<0.05)
III	1–4	0.26 ± 0.09	–	1–4	0.38 ± 0.12	–	1–4	0.15 ± 0.08	–
IV	1–4	0.13 ± 0.03	–	1–4	0.18 ± 0.07	–	1–4	0.09 ± 0.02	–

Примечание. [1] Тип леса: 1 – сосновые лишайниковые редколесья, 2 – сосняки лишайниковые, 3 – сосняки лишайниково-зеленомошные, 4 – сосняки зеленомошные. K–W – критерий Краскелла–Уоллиса; p – уровень значимости.

ста, а также время и степень скачкообразных снижений прироста (переходов с одного этапа на другой) имеют определенные различия в разных типах сосновых лесов (табл. 6). В зеленомошных лесах 1-й этап динамики имеет бóльшую продолжительность – 27 ± 6 лет по сравнению с остальными типами сообществ (в среднем 11 ± 3 года). Продолжительность 2-го этапа в зеленомошных сосняках (15 ± 6 лет) является, напротив, наиболее низкой среди других изученных типов сообществ, в которых она составляет в среднем 24 ± 7 лет. Время перехода на последний этап динамики в разных типах сообществ достоверно не различается и происходит в среднем через 41 ± 9 лет после пожара.

При переходе с 1 на 2-ой этап динамики снижение прироста за первые 5 лет является более резким в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах (в среднем на 61 ± 8%), чем в лишайниковых лесах и редколесьях (в среднем на 36 ± 13%). Второе скачкообразное снижение прироста существенно не различается в разных типах сообществ (в среднем на 62 ± 9%).

Наиболее высокие значения максимума и минимума радиального прироста за первые 5 лет (соответственно 1.51 ± 0.10 и 0.64 ± 0.35 мм год$^{-1}$) на 1-ом этапе динамики характерны для лишайниково-зеленомошных сосновых лесов. В остальных типах сообществ эти величины не различаются и в среднем составляют соответственно примерно 75 и 30% от вышеуказанных значений. В течение 2-го этапа более высокие максимумы начального радиального прироста регистрируются в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных лесах (в среднем 0.81 ± 0.18 мм год$^{-1}$), в лишайниковых редколесьях и сосняках зеленомошных средний максимум на 40% ниже. Средние минимумы прироста в зеленомошных сосняках (0.18 ± ± 0.03 мм год$^{-1}$) на 60% выше, чем в остальных типах сообществ. На 3-ем этапе средний максимум начального прироста в сосняках зеленомошных (0.16 ± 0.06 мм год$^{-1}$) составляет не более 60% от соответствующей величины в других типах сообществ; а минимальные значения являются на 40% более низкими в лишайниковых сообществах по сравнению с лишайниково-зеленомошными и зеленомошными.

Анализ изменения радиального прироста поколений сосны за первые 20 лет показал, что в процессе послепожарной сукцессии в абсолютном большинстве случаев в сообществах достоверно выделяется четыре уровня его значений, то есть четыре основных этапа динамики. Временные границы скачкообразного снижения прироста в изученных типах сосновых лесов достоверно

не различаются при переходе с 1- на 2-ой (через 11 ± 3 лет) и со 2- на 3-ий (через 33 ± 8 лет) этапы. Переход на последний этап в лишайниковых редколесьях наблюдается на 20 лет позже (через 67 ± 6 лет), чем в других типах сообществ (через 47 ± 7 лет).

На 1-ом этапе величина среднего прироста поколений сосны за первые 20 лет в лишайниковых лесах и редколесьях является примерно на 35% более низкой, чем в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах, в которых она составляет в среднем 1.61 ± 0.33 мм год$^{-1}$ (табл. 6). На 2-ом этапе наиболее высоким средним приростом (1.16 ± 0.25 мм год$^{-1}$) отличаются зеленомошные леса; в остальных типах сообществ соответствующая величина является на 45% более низкой. На 3- и 4-ом этапах достоверных различий прироста особей сосны за первые 20 лет в разных типах сообществ не наблюдается, его средняя величина составляет соответственно 0.26 ± 0.09 и 0.13 ± 0.03 мм год$^{-1}$.

Снижение среднего прироста на границе 1- и 2-го этапов является существенно более слабым в зеленомошных лесах (на 24 ± 6%), чем в остальных типах сообществ (на 49 ± 14%). Переход со 2 на 3-й этап связан во всех сообществах с одинаковым и довольно существенным (на 64 ± 11%) снижением прироста. Последнее снижение, отмечающее переход с 3-го на последний, 4-ый этап, наиболее слабо выражено в лишайниковых редколесьях (29 ± 1%) по сравнению с другими типами сообществ (на 58 ± 15%).

Средний максимум прироста за первые 20 лет на 1-ом этапе динамики является более высоким в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесах (2.32 ± 0.28 мм год$^{-1}$) по сравнению с лишайниковыми сообществами, в которых его величина примерно на 30% ниже (табл. 6). Средний минимум в разных типах сообществ достоверно не различается и составляет 0.79 ± 0.48 мм год$^{-1}$. На 2-ом этапе величина среднего максимума прироста за первые 20 лет в разных типах сосновых лесов достоверно не различается 1.32 ± 0.34 мм год$^{-1}$, тогда как средний минимум имеет существенные различия: в зеленомошных лесах его величина (0.77 ± 0.21 мм год$^{-1}$) почти в 3 раза выше, чем в остальных типах сообществ. На двух последних этапах величины среднего максимума и минимума в разных типах сосновых лесов не имеют существенных различий, на 3-ем этапе они составляют, соответственно, 0.38 ± 0.12 и 0.15 ± 0.08 мм год$^{-1}$, на 4-ом этапе – 0.18 ± 0.07 и 0.09 ± 0.02 мм год$^{-1}$.

Таким образом, на основе выполненного анализа было выявлено различие ряда параметров динамики начального радиального прироста послепожарных поколений сосны в разных группах сообществ. Есть параметры, которые достоверно различаются в группах лишайниковых лесов и редколесий (1) и лишайниково-зеленомошных и зеленомошных лесов (2). Другие параметры имеют отличие в зеленомошных лесах или лишайниковых редколесьях (1) по сравнению с остальными типами сообществ (2). Для того, чтобы учесть все эти данные и на основе наиболее информативных параметров выделить достоверно различающиеся по динамике начального прироста поколений группы типов леса, проведен дискриминантный анализ, в котором использованы данные по приросту за первые 20 лет. По его результатам в исследованной выборке средневозрастных сосновых лесов достоверно выделяются три группы сообществ: первая включает лишайниковые сосновые леса и редколесья, вторая – сосняки лишайниково-зеленомошные, третья – сосняки зеленомошные. Предикторами, наиболее точно отражающими различия этих групп сообществ, являются: средний, максимальный и минимальный начальный прирост особей сосны в течение 1- и 2-го этапов динамики, процентное соотношение среднего прироста на 1- и 2-ом этапах динамики. Уровень значимости уравнений 1- и 2-ой дискриминантных функций: $p < 0.001$ и $p < 0.05$. В уравнении 1-ой функции наиболее высокими значениями коэффициентов отличаются параметры прироста на 1-ом этапе динамики, в уравнении 2-ой функции – параметры прироста на 2-ом этапе динамики.

Во всех исследованных сообществах, независимо от их таксономической принадлежности, густоты, суммы площадей сечений и запаса древостоев, а также общей численности ценопопуляций сосны выявлен в целом однотипный характер изменения начального радиального прироста в ряду послепожарных поколений. Начальный прирост особей сосны обыкновенной, которые заселились на протяжении первых 3-х послепожарных десятилетий, в 3–10 раз превышает соответствующие величины у особей, появившихся в течение 3-х последних десятилетий. Полученные оценки среднего начального радиального прироста деревьев старших поколений сосны, формирующих основу средневозрастных древостоев, согласуются с соответствующими данными других авторов для того же региона (Alekseev, Soroka, 2002; Yarmishko, 2015).

Исследователями неоднократно подчеркивалась связь скорости роста деревьев сосны обыкновенной с типологической принадлежностью сообществ и густотой древостоев (Бузыкин и др., 2002; Усольцев, 2002; Цветков, 2002; Демаков и др., 2019). Установлено, что среднее значение прироста в молодых древостоях сосны, формирующихся в более сухих и бедных элементами питания местообитаниях (сосняки лишайниковые), на 20–30% ниже, чем на более богатых и влажных почвах в сообществах сосняков черничных. Проведенное нами исследование показало, что типо-

логические различия среднего прироста за первые 5 и 20 лет характерны только для деревьев, относящихся к первым трем 10-летним послепожарным поколениям, причем величина прироста в сосняках лишайниково-зеленомошных и зеленомошных на 30–50% выше, чем в лишайниковых лесах и редколесьях. Начиная с 4-го десятилетия после пожара начальный прирост поколений сосны в разных типах средневозрастных сосновых лесов достоверных различий не имеет.

В отношении типологических различий численности особей в составе отдельных послепожарных поколений можно отметить следующую закономерность: наиболее благоприятные условиях для выживания всходов и сеянцев сосны складываются на свежих гарях зеленомошных сосновых лесов, о чем свидетельствует на порядок более высокая, чем в остальных типах сообществ, густота особей, заселившихся в первое десятилетие после пожара. Скорее всего, это обусловлено неполным выгоранием слоя подстилки, имеющего в зеленомошниках значительную толщину, поскольку наличие даже небольшого слоя органики существенно повышает влагоемкость субстрата на гари. В последующие два послепожарных десятилетия различия микроклиматических условий и влажности верхних горизонтов на гарях разных типов сосновых лесов, по-видимому, относительно выравниваются благодаря формированию защитного покрова из трав, кустарничков и подроста березы. Это выражается в одинаковой в среднем густоте 2- и 3-го поколений сосны в лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сообществах. В дальнейшем, на протяжении 4-го и последующих десятилетий, по мере увеличения полноты и сомкнутости крон формирующегося древостоя, восстановления плотного зеленомошного покрова и толщины лесной подстилки, условия для прорастания семян и выживания всходов в сосняках зеленомошных становятся значительно менее благоприятными, чем в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сообществах. Это приводит к существенно более низкой численности новых поколений сосны, однако на их начальном приросте указанные факторы не сказываются: он остается в среднем одинаковым в разных типах сообществ и при разной густоте древостоев.

При анализе изменения начального прироста от поколения к поколению было установлено, что этот процесс, хотя и может быть удовлетворительно описан линейным уравнением, не является равномерным. Величина прироста изменяется скачкообразно. Первое скачкообразное снижение прироста происходит относительно рано – в абсолютном большинстве случаев через ~10 лет после пожара, второе – через 30–40 лет. Стабилизация начального прироста, обусловленная достижением минимальных значений, обеспечивающих выживание особей сосны в конкретных условиях местообитания (типа леса), наблюдается через 40–50 лет после пожара. Снижение прироста при переходе с одной ступени на другую является довольно значительным – до 50–65%, особенно в середине и второй половине послепожарного периода. Главной его причиной является внутрипопуляционное конкурентное взаимодействие поколений. Восстановительная динамика параметров напочвенного покрова и лесной подстилки не может являться причиной скачкообразного изменения начального прироста послепожарных поколений, поскольку представляет собой последовательный непрерывный процесс (Горшков, 1995; Горшков и др., 2005).

Более низкая скорость роста молодых генераций древесных растений по отношению к старшим – хорошо известное явление, причем в сосновых лесах, особенно в разреженных северотаежных, оно обусловлено в первую очередь корневой конкуренцией (Листов, 1986; Kuuluvainen et al., 1993). Это еще раз подтвердили результаты специальных исследований (Санникова, 2003; Санников и др., 2012). Однако этот фактор не может объяснить первое скачкообразное снижение начального радиального прироста особей сосны, которое в абсолютном большинстве случаев наблюдается уже через ~10 лет после пожара. Густота особей первого послепожарного 10-летнего поколения, как было показано на примере исследованных сообществ, не влияет на прирост 2-го поколения. Наиболее вероятной причиной того, что начальный прирост у особей, появившихся в течение 2-го послепожарного десятилетия, существенно более низкий, чем у особей, появившихся ранее, является 1.5–2-кратное увеличение содержания подвижных форм элементов минерального питания растений (кальция, калия, магния, фосфора, ряда микроэлементов) в верхних горизонтах почв (Neff et al., 2005; Сосорова и др., 2013; Дымов и др., 2014). Через 10 лет после пожара это положительное для развития подроста явление практически полностью сходит на нет, и начальный прирост вновь появляющихся поколений падает. Исключением является прирост особей сосны за первые 5 лет в зеленомошных сообществах, скачкообразное снижение которого происходит не через 10, а через 20–30 лет после пожара. Это можно объяснить более благоприятными для начальных стадий развития сеянцев условиями на гарях сосняков зеленомошных: в частности, наличием недогоревшего слоя подстилки, существенно повышающего обеспеченность субстрата элементами питания и влагой, что не характерно для лишайниковых и лишайниково-зеленомошных лесов.

Второе и последующие скачкообразные снижения начального прироста сосны, очевидно, связаны с повышением напряженности корневой конкуренции и уменьшением количества доступ-

ных для новых генераций сосны ресурсов питания и влаги. Известно, что к 30–40-летнему возрасту у деревьев сосны первых послепожарных поколений происходит переход от экстенсивного роста корневых систем к интенсивному. На фоне многократного снижения скорости нарастания стержневого и главных боковых корней резко возрастает степень насыщенности сосущими корнями корнеобитаемого пространства за счет прогрессирующего увеличения числа корней высоких порядков (Шиманюк, 1955; Калинин, 1978; Санникова 1979, 2003; Санников и др., 2012). Согласно имеющимся данным (Санникова, 1992; Санников и др., 2012), годичный прирост подроста сосны имеет значимую отрицательную связь с индексом корневой конкуренции древостоя (r = –0.54...–0.67; n = = 0.60–0.89; $p < 0.01$), который в свою очередь положительно связан с насыщенностью ризосферы тонкими корнями деревьев (Санникова, Локосова, 2001). Приведенные факты позволяют объяснить установленное в нашем исследовании второе, наиболее существенное скачкообразное снижение прироста новых поколений сосны, наблюдающееся примерно через 30–40 лет после пожара. Корненасыщенность верхних горизонтов почв является более высокой в сообществах с более высокой густотой и продуктивностью древостоя. Было показано, что в редкостойных сообществах с лишайниковым покровом она примерно в 2 раза ниже, чем в лесах с участием в покрове лишайников и зеленых мхов. Интенсивность микоризации поглощающих корней в обоих случаях примерно одинакова, однако уровень жизненности и, соответственно, функциональной активности эктомикориз существенно выше при высокой корненасыщенности почв в более благоприятных условиях местообитания (Веселкин, 2001).

Анализируя результаты выполненного нами исследования, с учетом приведенных выше сведений, можно предположить следующее. По мере послепожарного формирования разных по густоте и сумме площадей сечений древостоев в разных типах сосновых лесов и связанной с этим разной корненасыщенности верхних почвенных горизонтов, а также компенсирующих эти различия механизмов, с течением времени происходит постепенное стирание различий в параметрах роста последовательно появляющихся поколений сосны. Типологические различия величин, хронологии и интенсивности изменения начального радиального прироста в ряду поколений проявляются почти исключительно в течение первых 30–40 лет после пожара, т.е. в течение выделенных 1- и 2-го этапов динамики. Указанная закономерность в концентрированном виде отражается в перечне предикторов, дискримирующих типы сосновых лесов по параметрам начального радиального прироста послепожарных поколений сосны. Это позволяет заключить, что при давности пожара более 40 лет конкурентное воздействие сформировавшегося разреженного низкополнотного древостоя на бедных и сухих почвах аналогично воздействию высокополнотного древостоя на более богатых и более увлажненных почвах.

Общеизвестно, что сохранившиеся допожарные деревья сосны существенно подавляют рост молодых генераций. Это явление в условиях северной тайги было исследовано, в частности, А.А. Листовым (1986). Согласно данным настоящего исследования наличие на гари деревьев допожарного происхождения оказывает значимое влияние на динамику начального радиального прироста первых трех послепожарных генераций сосны. Но в наибольшей степени его отрицательное влияние сказывается на приросте 2- и 3-го поколений, величина которого снижается примерно в 2 раза. При этом важно отметить, что этот вывод получен на основе анализа выборки сообществ (лишайниковые редколесья, сосняки лишайниковые, сосняки лишайниково-зеленомошные), в пределах которой средний прирост 2- и 3-его десятилетних поколений не имеет достоверных типологических различий. Зеленомошные сосновые леса, в которых прирост является в среднем достоверно более высоким, чем в остальных сообществах, не входят в эту выборку из-за отсутствия в древостоях изученных зеленомошных лесов допожарного компонента. Более слабая реакция начального прироста 1-го поколения на конкурентное воздействие со стороны допожарных деревьев (на приросте за первые 5 лет она вообще не проявляется) по сравнению со 2- и 3-им поколениями, скорее всего, объясняется улучшением условий минерального питания в первые годы после пожара, о чем говорилось выше. Это явление может оказывать положительное влияние на прирост сеянцев сосны, появляющихся на гари в первые годы после пожара и в определенной степени уменьшать отрицательное влияние конкуренции со стороны допожарных деревьев сосны.

Значимым фактором, положительно влияющим на величину начального прироста поколений сосны, может выступать участие в составе сообществ березы пушистой. Этот вид является характерным компонентом древесного яруса северотаежных лесов и после пожара быстро восстанавливается за счет вегетативного возобновления. В районе исследований участие березы является наиболее значимым в лишайниково-зеленомошных сообществах, где она находит наиболее оптимальные условия. Сосняки лишайниково-зеленомошные более благоприятны для березы по уровню увлажнения, чем сосняки лишайниковые, и более благоприятны по уровню освещенности, чем сосняки зеленомошные. Однако заметное участие березы можно наблюдать и в некоторых зеленомошных сосновых лесах, и даже в лишайниковых редколесьях. В первом случае это, как правило, связано с

относительной неравномерностью пространственной структуры соснового древостоя, наличием участков с редким стоянием деревьев и лучшей освещенностью. В лишайниковых редколесьях участие березы, как показывают наши наблюдения, поддерживается при наличии выраженного микрорельефа (небольших понижений диаметром от 1.5 до 3 м), в которых, очевидно, складываются более благоприятные локальные условия увлажнения, о чем свидетельствует примесь зеленых мхов в составе напочвенного покрова. Следует признать, что установленное благоприятное влияние березы на начальную скорость роста 1-го послепожарного поколения может быть косвенным результатом выявленных различий его прироста по типам леса, хотя определенную роль может играть и улучшение характеристик среды на открытой гари за счет затенения и снижения перепадов температур. Что касается увеличения прироста 4, 5 и 6-го поколений, прирост которых одинаков в среднем во всех изученных типах сообществ, есть все основания предполагать, что в этом случае положительный эффект связан с обогащением верхнего горизонта почв питательными веществами в результате поступления быстро разлагающегося лиственного опада. Это особенно значимо для особей, появившихся через 30–60 лет после пожара и испытывающих существенное конкурентное воздействие со стороны предшествующих поколений сосны. В ряде работ можно найти указание на более высокие значения прироста сосны в высоту и по диаметру при наличии небольшой примеси березы в молодых сосновых лесах (Сеннов, 1963; Неволин, 1968; Луганский, Макаренко, 1976). Отдельными авторами отмечалось также улучшение условий почвенного питания и лучшее развитие корневой системы сосны в результате благотворного влияния микрофлоры ризосферы березы (Рахтеенко и др., 1976; Лебедев, 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1) Влияние типа местообитания достоверно сказывается на величине начального (за первые 5 и 20 лет жизни) радиального прироста только первых 3-х послепожарных 10-летних поколений сосны, формирующих основу древостоя; прирост последующих поколений, находящихся под их конкурентным воздействием, одинаков во всех исследованных типах сообществ. Это означает, что конкурентное воздействие низкополнотного древостоя на бедных и сухих почвах аналогично воздействию высокополнотного древостоя на более богатых и более увлажненных почвах.

2) Снижение начального радиального прироста в ряду послепожарных поколений сосны обыкновенной отличается неравномерным, скачкообразным характером. В большинстве сообществ за послепожарный период продолжительностью 80 лет сменяется 3–4 уровня (ступени) значений начального радиального прироста.

3) Скорость изменения начального прироста, его средние, максимальные и минимальные значения на разных ступенях динамики зависят от типологической принадлежности сообществ. По совокупности признаков, характеризующих изменение начального прироста поколений сосны, в исследованной выборке сообществ достоверно выделяются три типологические группы: 1) лишайниковые сосновые леса и редколесья, 2) сосняки лишайниково-зеленомошные, 3) сосняки зеленомошные.

4) Наличие на гари остатков допожарного соснового древостоя приводит к снижению начального радиального прироста трех первых послепожарных поколений сосны. Повышенная доля участия березы пушистой в составе сообществ положительно влияет на прирост наиболее угнетенных поколений, появившихся через 30 и более лет после пожара.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А.С., Сорока А.Р. Анализ долговременных тенденций роста *Pinus sylvestris* на северо-западе Кольского полуострова // Ботанический журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 59–75.

Алексеев В.А., Ярмишко В.Т. Влияние атмосферного загрязнения двуокисью серы с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северо-таежных древостоев // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 105–115.

Битвинскас Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 172 с.

Боброва Л.И., Качурин М.Х. Очерк растительности Монче-тундры // Труды Совета по изучению производительных сил АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 2. С. 95–121.

Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г. Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 2002. 150 с.

Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 1990. 195 с.

Веселкин Д.В. Структура эктомикориз сосны обыкновенной в связи с корневой конкуренцией древостоя // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 113–126.

Ганичева С.Н., Лукина Н.В., Костина В.А., Никонов В.В. Техногенная дигрессия и восстановительная сукцессия в хвойных лесах Кольского полуострова // Лесоведение. 2004. № 3. С. 57–67.

Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // Доклады АН России. 1993. Т. 333. № 6. С. 111–114.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера. Автореф. дис. ... д-ра.

биол. наук. (03.00.05 – Ботаника) СПб.: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2001. 35 с.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление моховолишайникового яруса в сосновых лесах Кольского полуострова // Экология. 1995. № 3. С. 179–183.

Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров // Лесоведение. 2005. № 3. С. 37–45.

Демаков Ю.П., Демитрова И.П., Нуреева Т.В., Симатова Т.Ю. Влияние начальной густоты и интенсивности изреживания древостоя в культурах сосны на прирост и плотность древесины // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 4(42). С. 26–40.

Дымов А.А., Дубровский Ю.А., Габов Д.Н. Пирогенные изменения подзолов иллювиально-железистых (средняя тайга, Республика Коми) // Почвоведение. 2014. № 2. С. 144–154.

Железнова О.С., Тобратов С.А. Влияние климата на радиальный прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в различных местообитаниях Мещерской низменности // Известия РАН. Серия географическая. 2019. Т. 5. С. 67–77.

Иванова Е.А., Лукина Н.В. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении // Лесоведение. 2017. № 5. С. 47–58.

Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. Львов: Вища школа. 1978. 207 с.

Кузьмин А.В., Полоскова Е.Ю., Гончарова О.А. Определение временных интервалов влияния температурных факторов на формирование радиального прироста в сосновых древостоях Кольского региона // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2011. Т. 14. № 3. С. 565–576.

Кучеров С.Е., Мулдашев А.А. Радиальный прирост сосны обыкновенной в районе Карабашского медеплавильного комбината // Лесоведение. 2003. № 2. С. 43–49

Лебедев Е.В. Фотосинтез, минеральное питание и биологическая продуктивность растений березы повислой и сосны обыкновенной при совместном выращивании // Лесной вестник. 2010. № 5. С. 15–19.

Леса Кольского полуострова и их возобновление. М.: Изд-во. АН СССР, 1961. 188 с.

Листов А.А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.

Луганский Н.А., Макаренко Г.П. Влияние густоты и состава березово-сосновых молодняков на рост деревьев сосны // Леса Урала и хозяйство в них. 1976. Вып. 9. С. 84–89.

Лукина Н.В., Сухарева Т.А., Исаева Л.Г. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука, 2005. 244 с.

Матвеев С.М., Тимащук Д.А. Дендроклиматический анализ 200-летнего древостоя сосны обыкновенной в Воронежском биосферном заповеднике // Лесоведение. 2019. № 2. С. 93–104.

Махныкина А.В., Верховец С.В., Кошурникова Н.Н. Воздействие нарушающих факторов различного происхождения на радиальный прирост в сосновых насаждениях Центральной Сибири // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 4. С. 476–482.

Неволин О.А. Взаимодействие сосны и березы и рубки ухода в сосново-березовых насаждениях Архангельской области // Вопросы лесоустройства и таксации лесов Европейского Севера. 1968. Вып. 1. С. 95–103.

Некрасова Т.П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1935. Т. 64. Вып. 2. С. 239–272.

Никонов В.В., Переверзев В.Н. Почвообразование в Кольской субарктике. Л.: Наука, 1989. 168 с.

Переверзев В.Н. Лесные почвы Кольского полуострова. М.: Наука, 2004. 232 с.

Полоскова Е.Ю., Гончарова О.А., Кузьмин А.В. Возрастные особенности и динамика радиального прироста сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Вестник Мурманского гос. техн. университета. 2013. Т. 16. № 3. С. 519–525.

Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Труды Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–125.

Рахтеенко Н.Н., Мартинович В.С., Крот Л.А., Кабашникова Г.И. О взаимодействии сосны и березы в чистых и смешанных насаждениях // Эколого-физиологические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Минск: Наука и техника, 1976. С. 67–94.

Румянцев Д.Е. Влияние климатических факторов на рост сосны в Южной Карелии // Лесоведение. 2004. № 5. С. 73–75.

Санникова Н.С. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов. Экология. 2003. № 2. С. 90–95.

Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 281 с.

Санникова Н.С. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны //Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1979. С. 21–26.

Санникова Н.С., Локосова Е.И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН. 2001. С. 73–94.

Сеннов С.Н. Формирование молодняков на вырубках в сосновых борах // Сб. научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л.: ЛенНИИ лесного хозяйства, 1963. Вып. 7. С. 136–169.

Сосорова С.Б., Меркушева М.Г., Убугунов Л.Л. Пирогенное изменение содержания микроэлементов в почвах и растениях сосновых лесов Западного Забайкалья // Сибирский экологический журн. 2013. № 5. С. 661–674.

Ставрова Н.И., Горшков В.В. Влияние параметров лесных сообществ на семенную продуктивность и возобновление *Pinus sylvestris* L. на разных этапах послепожарных сукцессий на Европейском севере // Растительные ресурсы. 2004. Т. 40(3). С. 1–15.

Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов // Тр. Карельского НЦ РАН. Серия "Биогеография". 2016. Т. 3. С. 10–28.

Таранков В.И., Матвеев С.М. Радиальный прирост древостоев сосны обыкновенной в зоне действия промышленного загрязнения // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 1994. № 4. С. 47–51.

Тюкавина О.Н., Лежнева С.В. Черты единства в приросте сосны при разных условиях произрастания в Архангельском лесничестве // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2014. № 4. С. 98–111.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 762 с.

Цветков В.Ф. Состояние лесов и лесовозобновление в районе деятельности комбината "Североникель" в Мурманской области // Проблемы биосферы. 1985. Инф. бюлл. № 11. С. 39–60.

Цветков В.Ф. Типы формирования насаждений на вырубках сосновых лесов Мурманской области // Лесоведение. 1986. № 3. С. 3–18.

Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: Архангельский гос. техн. университет, 2002. 380 с.

Цветков, В.Ф., Чертовской В.Г. Классификационные типологические схемы и лесорастительное районирование Мурманской области. Архангельск: Архангельский институт леса и лесохимии, 1978. 35 с.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. Промышленное загрязнение окружающей среды и лес. Архангельск: Изд-во Северного (Арктического) федерального университета, 2012. 312 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Труды Геоморфологического института АН СССР. Сер. физико-географическая. 1934. Вып. 4. С. 1–377.

Шиманюк А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР. 1955. 355 с.

Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурзбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: ИЦ Красноярского гос. университета, 2000. 80 с.

Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение 2007. № 2. С. 45–50.

Яковлев Б.А., Козлова Л.Г. Климатические карты: осадки, температура воздуха // Атлас Мурманской области. М.: Изд-во Главного управления геодезии и картографии при СМ СССР, 1971. С. 9–11.

Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севера. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.

Ярмишко В.Т. Ход роста *Pinus sylvestris* L. на северном пределе распространения в условиях атмосферного загрязнения // Известия Самарского НЦ РАН 2012. Т. 14. № 1(6). С. 1576–1580.

Ярмишко В.Т., Игнатьева О.В. Многолетний импактный мониторинг состояния сосновых лесов в центральной части Кольского полуострова // Известия РАН. Сер. биологическая. 2019. № 6. С. 658–668.

Ярмишко В.Т., Лянгузова И.В., Лянгузов А.Ю. Изменение годичного прироста стволов Pinus sylvestris (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения // Растительные ресурсы. 2017. Т. 53. № 4. С. 527–542.

Alekseev A.S., Soroka A.R. Scots Pine Growth Trends in Northwestern Kola Peninsula as an Indicator of Positive Changes in the Carbon Cycle // Climatic change. 2002. V. 55(1–2). P. 183–196.

Bigler Ch., Gričar J., Bugmanna H., Čufar K. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir // Forest Ecology & Management. 2003. V. 199, Is. 2–3(11). P. 183–190.

Das A. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests // Canadian Journal of Forest Research. 2012. V. 42(11). P. 1983–1995.

Fedorkov A. Effect of heavy metal pollution of forest soil on radial growth of Scots pine // Forest Pathology. 2007. V. 37. № 2. P. 136–142.

Kalela-Brundin M. Climatic information from tree-rings of *Pinus sylvestris* L. and reconstruction of summer temperatures back to AD 1500 in Femund-marka, Eastern Norway, using partial least squares regression (PSL) analysis // Holocene. 1999. № 9. P. 59–69.

Katjutin P.N., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Lyanguzov A.Yu., Bakkal I.Ju., Mikhailov S.A. Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola peninsula // Silva Fennica V. 54. № 3. Article ID 10263. 10 p.

Koprowski M., Przybylak R., Zielski A., Pospieszynska A. Tree rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a source of information about past climate in northern Poland // International J. Biometeorology. 2012. V. 56. P. 1–10.

Kuuluvainen T., Hokkanen T., Pukkala T. Factors related to seedlings growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analisys of a vegetation-soil system // Can. J. For. Res. 1993. V. 23. P. 2101–2109.

Lindholm M., Lehtonen H., Kosström T., Meriläinen J., Eronen M., Timonen M. Climatic signals extracted from ring-width chronologies of Scots pines from the northern, middle and southern parts of the boreal forest belt in Finland // Silva Fennica. 2000. V. 34/4. P. 317–330.

Monserud R.A., Sterba H. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria // Forest Ecology & Management. 1996. V. 80. P. 57–80.

NASA National Aeronautics and Space Administration. Goddard Institute for Space Studies. GISS Surface Temperature Analysis, 2020. https://data.giss.nasa.gov/gistemp/station_data_v4_globe

Neff J., Harden J., Gleixner G. Fire effect on soil organic matter content, composition and nutrients in boreal interior Alaska // Canadian J. Forest Research. 2005. V. 35. P. 2178–2187.

Nilsson U., Gemmel P. Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition // Scandinavian J. Forest Research. 1993. V. 8. P. 213–222.

Pärn H. Relationships between radial growth of Scots pine and climate in the northeastern industrial region of Estonia // Forestry Studies. 2002. V. 36. P. 47–61.

Pärn H. Radial growth of conifers in regions of different cement dust loads // Proceedings of the Estonian Academy of Science. Biology, Ecology. 2006. V. 55(2). P. 108–122.

Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola // Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie. Tail 2. Lapponia Ponoensis. 1923. P. 164–293.

Schweingruber F.H. Tree-Rings and environment. Dendroecology. Berne; Stuttgart; Vienna: Swiss Federal Institute for Forest, Snowand Landscape Research, 1996. 609 p.

Wilson R.J.S., Luckman B.H., Esper J. A 500-year dendroclimatic reconstruction of spring/summer precipitation from the lower Bavarian Forest Region, Germany // International Journal of Climatology. 2005. V. 25(5). P. 611–630.

Yarmishko V.T. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestis* L.) in varied environment influenced be air pollution in the European North of Russia // Forestry Ideas (Bulgaria). 2015. V. 21(2 (50)). P. 96–105.

The Initial Radial Growth of Different Generations of the Scots Pine in Middle-Aged Forests of the Kola Peninsula

P. N. Katyutin[1, *], N. I. Stavrova[1], V. V. Gorshkov[1, 2], I. Yu. Bakkal[1], and S. A. Mikhailov[1]

[1]*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Professor Popov st. 2, Saint Petersburg, 197376 Russia*

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

**E-mail: PauRussia@binran.ru*

The study has been carried out in the western part of the Kola Peninsula in the middle course area of the river Liva (67°30′–68°10′ N, 33°57′–34°21′ E) in 4 types of communities: lichen-pine open woodlands, lichen-pine forests, lichen-green moss-pine forests and green moss-pine forests. On 12 permanent sampling plots the initial radial growth (over the first 5 and 20 years of life) was determined for Scots pines of different age groups, and its change depending on the time passed between the wildfire and the groups' appearance. It was studied using cores, cuts or saw cuts at the base of the trunk, The stepwise nature of 10-year old group's decrease in the initial growth in the post-fire timeline has been established, and it was found to have significant typological differences. The most important predictors of differences are the average, maximum and minimum values of the increase at the 1st and 2nd stages of dynamics and the ratio of the average increase values at the 1st and 2nd stages. It has been shown that the presence of pre-fire trees and an increased proportion of birch in the composition of emerging post-fire communities have a significant effect on the dynamics of the initial radial growth of post-fire generations of pine.

Keywords: Scots pine, initial growth, pre-fore component, froest stand, undergrowth, post-fire succession.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the state contract (№ AAAA-A18-118031590075-8) with the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

Alekseev A.S., Soroka A.R., Analiz dolgovremennykh tendentsii rosta *Pinus sylvestris* na severo-zapade Kol'skogo poluostrova (Analysis of the long-term trends of *Pinus sylvestris* (Pinacea) growth in the North-Western Kola peninsula), *Botanicheskii zhurnal*, 2003, Vol. 88, No. 6, pp. 59–75.

Alekseev A.S., Soroka A.R., Scots Pine Growth Trends in Northwestern Kola Peninsula as an Indicator of Positive Changes in the Carbon Cycle, *Climatic change*, 2002, Vol. 55(1–2), pp. 183–196.

Alekseev V.A., Yarmishko V.T., Vliyanie atmosfernogo zagryazneniya dvuokis'yu sery s primes'yu tyazhelykh metallov na stroenie i produktivnost' severo-taezhnykh drevostoev (Influence of atmospheric pollution with sulfur dioxide with an admixture of heavy metals on the structure and productivity of northern taiga forest stands), In: *Lesnye ekosistemy i atmosfernoe zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, pp. 105–115.

Bigler Ch., Gričar J., Bugmanna H., Čufar K., Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir, *Forest Ecology & Management*, 2003, Vol. 199, Issue 2–3(11), pp. 183–190.

Bitvinskas T.T., *Dendroklimaticheskie issledovaniya* (Dendroclimatic studies), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1974, 172 p.

Bobrova L.I., Kachurin M.K., Ocherk rastitel'nosti Monche-tundry (Vegetation report of Monche-tundra), *Trudy Soveta po izucheniyu proizvoditel'nykh sil AN SSSR. Ser. Kol'skaya*, 1936, Vol. 2, pp. 95–121.

Buzykin A.I., Pshenichnikova L.S., Sukhovol'skii V.G., *Gustota i produktivnost' drevesnykh tsenozov* (The density and productivity of stand coenoses), Novosibirsk: Nauka, 2002, 150 p.

Das A., The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests, *Canadian J. Forest Research*, 2012, Vol. 42(11), pp. 1983–1995.

Demakov Y.P., Demitrova I.P., Nureeva T.V., Simatova T.Y., Vliyanie nachal'noi gustoty i intensivnosti izrezhivaniya drevostoya v kul'turakh sosny na prirost i plotnost' drevesiny (The effect of initial density and thinning intensity of a pine stand on growth and wood density), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2019, No. 2(42), pp. 26–40.

Dymov A.A., Dubrovsky Y.A., Gabov D.N., Pyrogenic changes in iron-illuvial podzols in the middle taiga of the Komi Republic, *Eurasian Soil Science*, 2014, Vol. 47, No. 2, pp. 47––56.

Fedorkov A., Effect of heavy metal pollution of forest soil on radial growth of Scots pine, *Forest Pathology*, 2007, Vol. 37. No. 2, pp. 136–142.

Ganicheva S.N., Lukina N.V., Kostina V.A., Nikonov V.V., Tekhnogennaya digressiya i vosstanovitel'naya suktsessiya v khvoinykh lesakh Kol'skogo poluostrova (Technogenic degradation and demutation succession in coniferous forests of the Kola Peninsula), *Lesovedenie*, 2004, No. 3, pp. 57–67.

Gorshkov V.V., Kharakteristiki vosstanovleniya lesnykh ekosistem posle pozharov (Characteristics of forest ecosystem restoration after fires), *Doklady Akademii nauk*, 1993, Vol. 333, No. 6, pp. 111–114.

Gorshkov V.V., Poslepozharnoe vosstanovlenie mokhovolishainikovogo yarusa v sosnovykh lesakh Kol'skogo poluostrova (Post-fire restoration of the moss-lichen layer in the pine forests of the Kola Peninsula), *Ekologiya*, 1995, No. 3, pp. 179–183.

Gorshkov V.V., *Poslepozharnoe vosstanovlenie sosnovykh lesov Evropeiskogo Severa. Avtoref. dis. d-ra. biol. nauk* (Postfire regeneration of pine forests in the North of European part of Russia. Extended abstract of Doctor's of biol. sci. thesis), St. Petersburg: Botanicheskii institut im. V.L. Komarova RAN, 2001, 35 p.

Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakkal I.Y., Dinamika vosstanovleniya lesnoi podstilki v boreal'nykh sosnovykh lesakh posle pozharov (Post-fire restoration of forest litter in boreal pine forests), *Lesovedenie*, 2005, No. 3, pp. 37–45.

Ivanova E.A., Lukina N.V., Var'irovanie massy i fraktsionnogo sostava drevesnogo opada v sosnyakakh kustarnichkovo-lishainikovykh pri aerotekhnogennom zagryaznenii (Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub-lichen pine forests under aerial technogenic pollution), *Lesovedenie*, 2017, No. 5, pp. 47–58.

Kalela-Brundin M., Climatic information from tree-rings of *Pinus sylvestris* L. and reconstruction of summer temperatures back to AD 1500 in Femund-marka, Eastern Norway, using partial least squares regression (PSL) analysis, *Holocene*, 1999, No. 9, pp. 59–69.

Kalinin M.I., *Modelirovanie lesnykh nasazhdenii* (Forestry Modeling), Lviv: Vishcha shkola, 1978, 207 p.

Katjutin P.N., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Lyanguzov A.Yu., Bakkal I.Ju., Mikhailov S.A., Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola peninsula, *Silva Fennica*, Vol. 54, No. 3, Article ID 10263. 10 p.

Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.

Koprowski M., Przybylak R., Zielski A., Pospieszynska A., Tree rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a source of information about past climate in northern Poland, *International J. Biometeorology*, 2012, Vol. 56, pp. 1–10.

Kucherov S.E., Muldashev A.A., Radial'nyi prirost sosny obyknovennoi v raione Karabashskogo medeplavil'nogo kombinata (Radial increment of Scotch pine in the vicinity of the Karabash copper smelter), *Lesovedenie*, 2003, No. 2, pp. 43–49.

Kuuluvainen T., Hokkanen T., Pukkala T., Factors related to seedlings growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analisys of a vegetation-soil system, *Can. J. For. Res.*, 1993, Vol. 23, pp. 2101–2109.

Kuz'min A.V., Poloskova E.Y., Goncharova O.A., Opredelenie vremennykh intervalov vliyaniya temperaturnykh faktorov na formirovanie radial'nogo prirosta v sosnovykh drevostoyakh Kol'skogo regiona (Temporal intervals of temperature factors influence on formation of radial increments in pine stands of the Kola Region), *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2011, Vol. 14, No. 3, pp. 565–576.

Lebedev E.V., Fotosintez, mineral'noe pitanie i biologicheskaya produktivnost' rastenii berezy povisloi i sosny obyknovennoi pri sovmestnom vyrashchivanii (Photosynthesis, mineral nutrition and biological productivity of silver birch and Scots pine plants in mixed stands), *Lesnoi vestnik*, 2010, No. 5, pp. 15–19.

Lesa Kol'skogo poluostrova i ikh vozobnovlenie, (Forest of Kola Peninsula and their recovery), Moscow: Izd-vo. AN SSSR, 1961, 188 p.

Lindholm M., Lehtonen H., Kosström T., Meriläinen J., Eronen M., Timonen M., Climatic signals extracted from ring-width chronologies of Scots pines from the northern, middle and southern parts of the boreal forest belt in Finland, *Silva Fennica*, 2000, Vol. 34/4, pp. 317–330.

Listov A.A., *Bory-belomoshniki* (Lichen pine forest), Moscow: Agropromizdat, 1986, 179 p.

Luganskii N.A., Makarenko G.P., Vliyanie gustoty i sostava berezovo-sosnovykh molodnyakov na rost derev'ev sosny (Influence of the density and composition of birch-pine young stands on the growth of pine trees), *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh*, 1976, Vol. 9, pp. 84–89.

Lukina N.V., Sukhareva T.A., Isaeva L.G., *Tekhnogennye digressii i vosstanovitel'nye suktsessii v severotaezhnykh lesakh* (Technogenic digression and secondary successions in the northern taiga forests), Moscow: Nauka, 2005, 245 p.

Makhnykina A.V., Verkhovets S.V., Koshurnikova N.N., The effect of various disturbing factors on the radial increment in pine forests of Central Siberia, *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 4, pp. 470–476.

Matveev S.M., Timashchuk D.A., Dendroclimatic assessment of a 200-year-old Scots pine stand in the Voronezh Biosphere Reserve, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 682–691.

Monserud R.A., Sterba H., A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest

stands in Austria, *Forest Ecology & Management*, 1996, Vol. 80, pp. 57–80.

NASA National Aeronautics and Space Administration. Goddard Institute for Space Studies. GISS Surface Temperature Analysis, 2020. Available at: https://data.giss.nasa.gov/gistemp/station_data_v4_globe

Neff J., Harden J., Gleixner G., Fire effect on soil organic matter content, composition and nutrients in boreal interior Alaska, *Canadian J. Forest Research*, 2005, Vol. 35, pp. 2178–2187.

Nilsson U., Gemmel P., Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and Picea abies due to competition, *Scandinavian J. Forest Research*, 1993, Vol. 8, pp. 213–222.

Nekrasova T.P., Ocherk rastitel'nosti Laplandskogo zapovednika (Vegetation report of the Lapland Nature Reserve), *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei*, 1935, Vol. 64, No. 2, pp. 239–272.

Nevolin O.A., Vzaimodeistvie sosny i berezy i rubki ukhoda v sosnovo-berezovykh nasazhdeniyakh Arkhangel'skoi oblasti (The interaction of pine and birch and improvement cutting in pine and birch plantations of the Arkhangelsk region), *Voprosy lesoustroistva i taksatsii lesov Evropeiskogo Severa*, 1968, Vol. 1, pp. 95–103.

Nikonov V.V., Pereverzev V.N., *Pochvoobrazovanie v Kol'skoi subarktike* (Soil formation in the Kola subarctic), Leningrad: Nauka, 1989, 168 p.

Pärn H., Radial growth of conifers in regions of different cement dust loads, *Proceedings of the Estonian Academy of Science. Biology, Ecology*, 2006, Vol. 55(2), pp. 108–122.

Pärn H., Relationships between radial growth of Scots pine and climate in the northeastern industrial region of Estonia, Forestry Studies, 2002, Vol. 36, pp. 47–61.

Pereverzev V.N., *Lesnye pochvy Kol'skogo poluostrova* (Forest soils of Kola Peninsula), Moscow: Nauka, 2004, 232 p.

Poloskova E.Y., Goncharova O.A., Kuz'min A.V., Vozrastnye osobennosti i dinamika radial'nogo prirosta sosny obyknovennoi na Kol'skom poluostrove (Age characteristics and dynamics of the radial growth of Scots pine on the Kola Peninsula), *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2013, Vol. 16, No. 3, pp. 519–525.

Pushkina N.M., Estestvennoe vozobnovlenie rastitel'nosti na lesnykh garyakh (Natural revegetation on forest burned areas), *Trudy Laplandskogo gosudarstvennogo zapovednika*, 1960, Vol. 4, pp. 5–125.

Rakhteenko H.H., Martinovich B.C., Krot L.A., Kabashnikova G.I., O vzaimodeistvii sosny i berezy v chistykh i smeshannykh nasazhdeniyakh (On the interaction of pine and birch in pure and mixed plantations), In: *Ekologo-fiziologicheskie osnovy vzaimodeistviya rastenii v fitotsenozakh* (Ecological and physiological bases of the interaction of plants in phytocenoses*),* Minsk: Nauka i tekhnika, 1976, pp. 67–94.

Regel K., Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola, In: *Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie*, Tail 2. Lapponia Ponoensis, 1923, pp. 164–293.

Rumyantsev D.E., Vliyanie klimaticheskikh faktorov na rost sosny v Yuzhnoi Karelii (Influence of climatic factors on growth of pine in Southern Karelia), *Lesovedenie*, 2004, No. 5, pp. 73–75.

Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V., *Ocherki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii* (Outlines of theory of forest populational biology), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2012, 272 p.

Sannikova N.S., K kolichestvennoi otsenke kornevoi konkurentsii odinochnogo dereva sosny (To a quantitative assessment of the root competition of a single pine tree), In: *Ekologicheskie issledovaniya v lesnykh i lugovykh biogeotsenozakh ravninnogo Zaural'ya* (Ecological research in forest and meadow biogeocenoses of the plain Trans-Urals), Sverdlovsk: UNTs AN SSSR, 1979, pp. 21–26.

Sannikova N.S., Lokosova E.I., Mikroekosistemnyi analiz strukturno-funktsional'nykh svyazei v lesnykh biogeotsenozakh (Microecosystem analysis of structural and functional relationships in forest biogeocenoses), In: *Geneticheskie i ekologicheskie issledovaniya v lesnykh ekosistemakh* (Genetic and ecological studies in forest ecosystems), Ekaterinburg: UrO RAN, 2001, pp. 73–94.

Sannikova N.S., Microecosystem analysis of the structure and functions of forest biogeocenoses, *Russian J. Ecology*, 2003, Vol. 34, No. 2, pp. 80–85.

Schweingruber F.H., *Tree-Rings and environment. Dendroecology.* Berne; Stuttgart; Vienna: Swiss Federal Institute for Forest, Snowand Landscape Research, 1996, 609 p.

Sennov S.N., Formirovanie molodnyakov na vyrubkakh v sosnovykh borakh (Formation of young stands in clearings of pine forests), In: *Sb. nauchno-issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaistvu* (Collection of scientific research papers on forestry), Leningrad: LenNII lesnogo khozyaistva, 1963, Vol. 7, pp. 136–169.

Shchekalev R.V., Tarkhanov S.N., Radial'nyi prirost sosny obyknovennoi pri aerotekhnogennom zagryaznenii v basseine Severnoi Dviny (The radial increment of *Pinus sylvestris* under aerotechnogenic pollution in the Severnaya Dvina River Basin), *Lesovedenie*, 2007, No. 2, pp. 45–50.

Shimanyuk A.P., *Estestvennoe vozobnovlenie na kontsentrirovannykh vyrubkakh* (The natural revegetation on concentrated felling), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1955, 355 p.

Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Naurzbaev M.M., Khantemirov R.M., *Metody dendrokhronologii. Osnovy dendrokhronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoi informatsii* (*Methods of dendrochronology. Fundamental of dendrochronology. Collection of data from tree-rings*), Krasnoyarsk: Izd-vo KrasGU, 2000, Vol. 1, 80 p.

Sosorova S.B., Merkusheva M.G., Ubugunov L.L., Pyrogenic changes in microelement content in soils and plants from the pine forests of Western Transbaikal, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 5, pp. 499–508.

Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Formirovanie struktury tsenopopulyatsii lesoobrazuyushchikh vidov v protsesse poslepozharnogo vosstanovleniya severotaezhnykh lesov (Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, No. 3, pp. 10–28.

Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Vliyanie parametrov lesnykh soobshchestv na semennuyu produktivnost' i vozobnovlenie *Pinus sylvestris* L. na raznykh etapakh poslepozharnykh suktsessii na Evropeiskom severe (Effect of characteristics of forest community on seed production and regrowth of *Pinus sylvestris* L. at differing stages of postfire successions in the European North), *Rastitel'nye resursy*, 2004, Vol. 40, No. 3, pp. 1–15.

Tarankov V.I., Matveev S.M., Radial'nyi prirost drevostoev sosny obyknovennoi v zone deistviya promyshlennogo zagryazneniya (Radial growth of Scots pine stands in the area of industrial pollution), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 1994, No. 4, pp. 47–51.

Tsinzerling Y.D., Geografiya rastitel'nogo pokrova Severo-Zapada evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation cover geography of the North-West of the European part of the USSR), *Trudy Geomorfologicheskogo instituta AN SSSR. Seriya fiziko-geograficheskaya*, 1934, Vol. 4, No. 1–377.

Tsvetkov V.F., Chertovskoi V.G., *Klassifikatsionnye tipologicheskie skhemy i lesorastitel'noe raionirovanie Murmanskoi oblasti* (Classification typological schemes and forest zoning of the Murmansk region), Arkhangelsk: Arkhangel'skii institut lesa i lesokhimii, 1978, 35 p.

Tsvetkov V.F., *Sosnyaki Kol'skoi lesorastitel'noi oblasti i vedenie khozyaistva v nikh* (Forestry in pine woodlands of Kola forest region), Arkhangelsk: Izd-vo AGTU, 2002, 380 p.

Tsvetkov V.F., Sostoyanie lesov i lesovozobnovlenie v raione deyatel'nosti kombinata "Severonikel'" v Murmanskoi oblasti (State of forests and reforestation in the area of activity of the Severonikel plant in the Murmansk region), *Problemy biosfery*, 1985, No. 11, pp. 39–60.

Tsvetkov V.F., Tipy formirovaniya nasazhdenii na vyrubkakh sosnovykh lesov Murmanskoi oblasti (Types of forest stand formation in clearings of pine forests in the Murmansk region), *Lesovedenie*, 1986, No. 3, pp. 3–18.

Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V., *Promyshlennoe zagryaznenie okruzhayushchei sredy i les* (Industrial pollution of environment and forest), Arkhangelsk: Izd-vo SAFU, 2012, 315 p.

Tyukavina O.N., Lezhneva S.V., Cherty edinstva v priroste sosny pri raznykh usloviyakh proizrastaniya v Arkhangel'skom lesnichestve (Unity features at pine growth in different conditions of sprouting in Arkhangelsk forestry), *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*, 2014, No. 4, pp. 98–11.

Usol'tsev V.A., *Fitomassa lesov Severnoi Evrazii. Normativy i elementy geografii* (Forest biomass of Northern Eurasia. Norms and elements of geography), Yekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2002, 762 p.

Veselkin D.V., Struktura ektomikoriz sosny obyknovennoi v svyazi s kornevoi konkurentsiei drevostoya (The structure of Scots pine ectomycorrhizae in connection with the root competition of the stand), In: *Geneticheskie i ekologicheskie issledovaniya v lesnykh ekosistemakh* (Genetic and ecological investigations in forest ecosystems), Ekaterinburg: UrO RAN, 2001, pp. 113–126.

Vliyanie promyshlennogo atmosfernogo zagryazneniya na sosnovye lesa Kol'skogo poluostrova (The effect of industrial atmospheric pollution on pine forests of Kola Peninsula), Leningrad: Izd-vo BIN AN SSSR, 1990, 195 p.

Wilson R.J.S., Luckman B.H., Esper J., A 500-year dendroclimatic reconstruction of spring/summer precipitation from the lower Bavarian Forest Region, Germany, *International J. Climatology*, 2005, Vol. 25(5), pp. 611–630.

Yakovlev B.A., Kozlova L.G., Klimaticheskie karty: osadki, temperatura vozdukha (Climatic maps: weather elements, air temperature), In: *Atlas Murmanskoi oblasti* (Atlas of the Murmansk region), Moscow: Izd-vo Glavnogo upravleniya geodezii i kartografii pri SM SSSR, 1971, pp. 9–11.

Yarmishko V.T., Ignateva O.V., Multiyear impact monitoring of pine forests in the central part of the Kola Peninsula, *Biology Bulletin*, 2019, Vol. 46, No. 6, pp. 636–645.

Yarmishko V.T., Khod rosta *Pinus sylvestris* L. na severnom predele rasprostraneniya v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya (The cource of growth of a *Pinus sylvestris* L. in the northern limit of distributions in the conditions air pollution), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2012, Vol. 14, No. 1(6), pp. 1576–1580.

Yarmishko V.T., Lyanguzova I.V., Lyanguzov A.Y., Izmenenie godichnogo prirosta stvolov *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) pri snizhenii aerotekhnogennogo zagryazneniya (Changes in the annual increment of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) stems under reduction of air technogenic pollution), *Rastitel'nye resursy*, 2017, Vol. 53, No. 4, pp. 527–542.

Yarmishko V.T., Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestis* L.) in varied environment influenced be air pollution in the European North of Russia, *Forestry Ideas (Bulgaria)*, 2015, Vol. 21(2 (50)), pp. 96–105.

Yarmishko V.T., *Sosna obyknovennaya i atmosfernoe zagryaznenie na Evropeiskom Severe* (The Scots pine and the atmospheric contamination in North Europe), St. Petersburg: Izd-vo NII Khimii SpbGU, 1997, 210 p.

Zheleznova O.S., Tobratov S.A., Vliyanie klimata na radial'nyi prirost sosny obyknovennoi (*Pinus sylvestris* L.) v razlichnykh mestoobitaniyakh Meshcherskoi nizmennosti (Influence of climate on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in different habitats of Meshchera Lowland), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2019, Vol. 5, No. 67–77.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 494–508

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630.582.475.2.571.51

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА В ЗАБАЙКАЛЬСКОМ КРАЕ

© 2021 г. В. П. Макаров[a], *, О. Ф. Малых[a], Т. В. Желибо[a]

[a] *Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, ул. Недорезова, 16а, Чита, 672014 Россия*

**E-mail: vm2853@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.10.2020 г.
После доработки 27.12.2020 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

В статье впервые обобщены результаты исследования изменчивости морфологических органов 38 популяций лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в разнообразных природных условиях Забайкальского края. Представлены особенности признаков ствола, кроны, хвои, интенсивности семеношения. Показана корреляционная связь признаков с условиями окружающей среды и между собой. Выделены насаждения, отличающиеся важными селекционными хозяйственно-полезными признаками и свойствами. Установлено, что изменчивость прямоствольности ствола в ряде популяций лиственницы достигает очень высокого уровня. Величина признака статистически достоверно связана с крутизной и экспозицией склона, типом гидротопа, а также высотой над уровнем моря и географическими координатами местообитания. Изменчивость протяженности кроны по отношению к высоте ствола находится в широких пределах, от очень низкого до высокого уровня. Обнаружена корреляционная связь признака с географической долготой и с типом гидротопа. Ширина кроны также варьирует в значительных пределах. Признак достоверно корреляционно связан с географическими координатами и высотой над уровнем моря, а также с экологическими условиями местообитания – крутизной и экспозицией склона, типом гидротопа. Средние величины угла отхождения ветвей от ствола в популяциях находятся в пределах 60°–90°. Редко встречаются деревья с тупым углом отхождения ветвей. Признак достоверно коррелирует с географическими и экологическими параметрами местообитания. Установлено, что число хвоинок в пучке коррелирует с географическими координатами и высотой над уровнем моря, а также экологическими условиями местообитания. Длина хвои корреляционно связана с географической широтой. Не установлена связь признака с экологическими условиями местообитания. Интенсивность семеношения образует тесную корреляционную связь с географической широтой, высотой над уровнем моря и типом гидротопа. Индивидуальная изменчивость признака достигает повышенного уровня. В статье также приведены результаты корреляционной связи морфологических признаков лиственницы Гмелина между собой.

Ключевые слова: лиственница Гмелина, морфологическое разнообразие, корреляция признаков, окружающая среда.

DOI: 10.31857/S0024114821050119

Площадь Забайкальского края – около 6% территории Восточной Сибири. Покрытые лесной растительностью земли составляют 86.6% от общей площади региона. Доминирующей лесной породой в крае является лиственница Гмелина, занимающая около 57% от лесопокрытой площади.

Потепление климата на планете в значительной мере повлияло на состояние забайкальских лесов. Пожары привели к уничтожению и деградации значительной площади лесов, сокращению ценного генофонда древесных растений. Такая тенденция, вероятно, сохранится. В то же время, изученность разнообразия лесных сообществ и древесных пород на территории края остается низкой. Поэтому продолжение исследований в этой области необходимо для выявления наиболее ценных насаждений и экотипов, селекционной работы, организации охраны, успешного лесовосстановления и создания насаждений различного назначения.

Результаты исследований фенотипической и генетической изменчивости лиственницы в Забайкальском крае отражены в работах (Дылис, 1947; Круклис, Милютин, 1977; Дылис, 1981; Макаров и др., 2002; Милютин, 2003; Ирошников, 2004; Макаров, 2005; Барченков, Милютин, 2007; Абаимов, Коропачинский, 2008; Орешкова, 2009; Абаимов и др., 2010) и др. Однако этих исследований недостаточно, чтобы дать относительно полную характеристику множеству популяций лист-

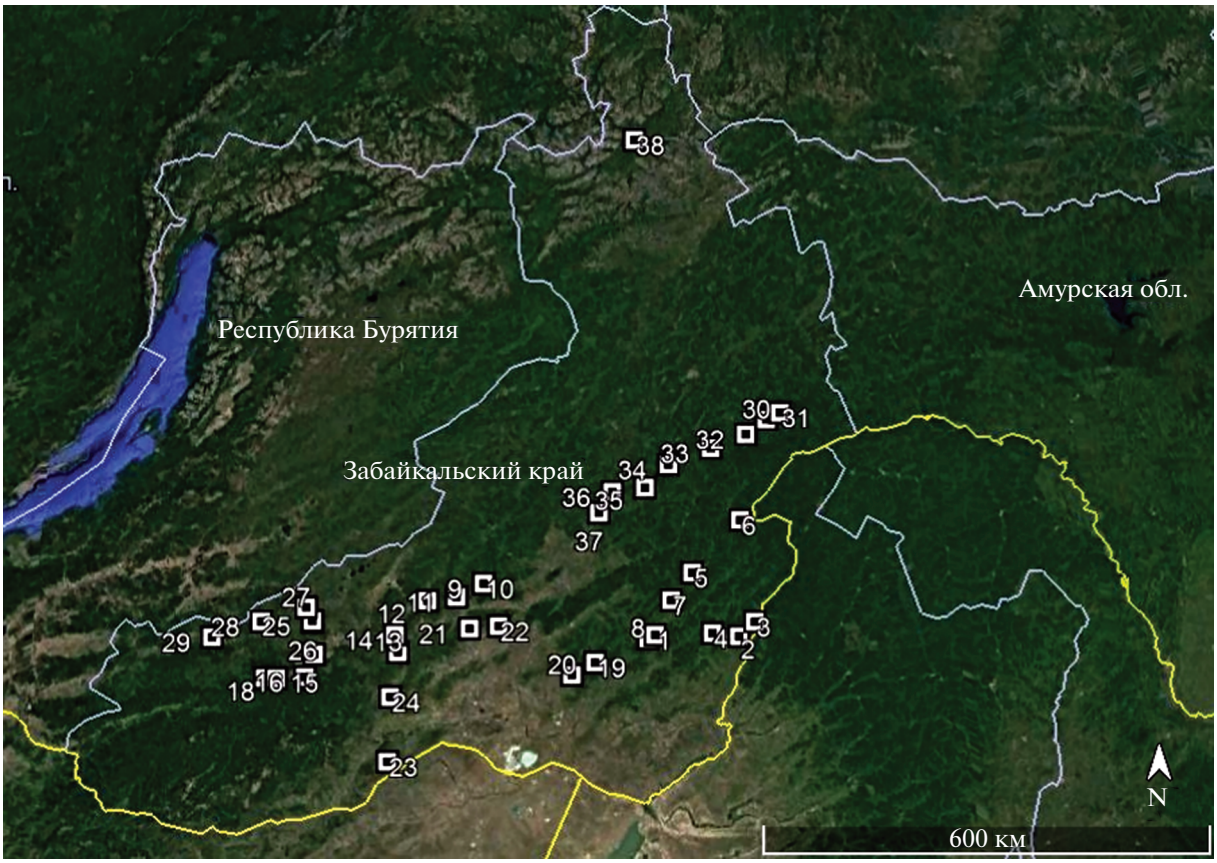

Рис. 1. Расположение пробных площадей лиственницы Гмелина (1–38 – номера пробных площадей).

венницы Гмелина. Значительная, столь обширного ареала, площадь Забайкальского края, горный характер рельефа, нахождение на границе тайги и сухих степей, между ареалами лиственниц сибирской и Каяндера, предполагает формирование в природе различных экотипов лиственницы Гмелина.

В соседнем регионе, Китайской народной республике, также проводятся исследования географической изменчивости лиственницы Гмелина и близких к ней видов (Yang Chuanping et al., 1991; Yu Bingjun, 1994; Yang Chuanping et al., 1997; Hu X.-S., Ennos R.A. 2001; Zhang Xin-bo, et al., 2001; Jia Qingbin et al., 2016; Dao Guang Zhu et al., 2020).

Новизна представленных исследований состоит в том, что получены более полные сведения по фенотипическому разнообразию вегетативных органов лиственницы Гмелина в Забайкалье. Они вносят дополнительный вклад в познание морфологического разнообразия лиственницы Гмелина. Цель исследований – изучить изменчивость фенотипических признаков вегетативных органов лиственницы Гмелина в Забайкальском крае, а также их связь с условиями окружающей среды.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены в Забайкальском крае, в бассейнах рр. Аргунь, Ингода, Онон, Хилок и Шилка, в течение 2007–2012 гг. Пробные площади размещались в естественно разреженных насаждениях лиственницы Гмелина с низкой сомкнутостью крон, для снижения влияния конкурентных отношений между деревьями на развитие генеративных и вегетативных органов. Всего исследовано 38 насаждений лиственницы Гмелина (рис. 1).

На пробных площадях фиксировались географические координаты, высота над уровнем моря, крутизна и направление склонов, тип гидротопа по П.С. Погребняку (1955), тип растительного сообщества (Панарин, 1965; Рысин, 2010), сомкнутость крон, средний диаметр и высота деревьев (табл. 1).

На пробных площадях исследовали 30 деревьев. Измеряли диаметр ствола на высоте груди мерной вилкой, высоту ствола высотомером, угол отхождения ветвей от ствола в средней части кроны с помощью транспортира, определяли прямоствольность ствола по 5-бальной шкале: 5 – прямой одноствольный; 4 – прямой двуствольный; 3 – слабо искривленный одноствольный; 2 – слабо

Таблица 1. Характеристика пробных площадей лиственницы Гмелина

Пробная площадь	Географические координаты, ° (система WGS-84)		Абсолютная высота, м	Экспозиция, крутизна склона	Тип гидротопа	Тип лиственничного леса	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Сомкнутость крон, %
	с.ш.	в.д.							
1	51.423978	118.135639	960	Западный-35°	Сухой	Разнотравный	35	20	50
2	51.338967	119.635657	646	Северный-5°	Свежий	Ерниковый	24	18	40
3	51.486078	119.939194	580	Восточный-30°	Свежий	Разнотравный	21	13	20
4	51.398283	119.163172	730	Южный-5°	Свежий	Разнотравный	22	12	30
5	52.086994	118.861792	690	Северный-5°	Свежий	Разнотравный	20	14	10
6	52.627753	119.80325	480	Южный-5°	Сухой	Разнотравный	26	17	30
7	51.797940	118.45280	651	Южный-5°	Свежий	Разнотравный	24	16	30
8	51.389720	118.00650	884	Западный-25°	Свежий	Разнотравный	27	16	10
9	52.064472	115.097389	792	Западный-15°	Сухой	Разнотравный	30	17	50
10	52.063944	115.095278	760	Пологий-0°	Сырой	Приручейниковый	47	21	50
11	51.919444	114.610778	715	Западный-15°	Сухой	Разнотравный	41	21	20
12	51.879139	114.091167	825	Юго-вост.-10°	Свежий	Разнотравный	32	16	10
13	51.306000	113.570139	833	Пологий-0°	Сырой	Приручейниковый	33	17	20
14	51.497222	113.516361	670	Пологий-0	Влажный	Приручейниковый	35	16	10
15	51.262861	112.092139	854	Пологий-0°	Сырой	Приручейниковый	38	18	10
16	51.006500	111.936556	803	Западный-35°	Сухой	Разнотравный	36	22	50
17	50.977130	111.228044	1014	Западный-5°	Свежий	Разнотравный	32	20	10
18	50.979361	111.434972	905	Юго-вост.-5°	Влажный	Разнотравный	37	15	10
19	51.153110	117.047960	847	Восточный-5°	Свежий	Разнотравный	31	14	10
20	51.024890	116.632050	927	Северо-зап.-15°	Свежий	Разнотравный	25	13	20
21	51.568400	114.840000	852	Южный-5°	Сырой	Приручейниковый	46	19	30
22	51.591150	115.355350	850	Северо-зап.-5°	Свежий	Разнотравный	25	10	50
23	50.079300	113.398340	891	Северо-зап.-5°	Сухой	Разнотравный	41	15	10
24	50.80692	113.44053	880	Пологий-0°	Свежий	Разнотравный	35	16	20
25	51.633590	112.045610	938	Пологий-0°	Влажный	приручейниковый	60	20	5
26	51.622100	112.050670	953	Северо-зап.-10°	Свежий	Приручейниковый	32	22	50
27	51.781200	111.928370	910	Южный-5°	Сухой	Разнотравный	30	13	10
28	51.603250	111.132600	894	Пологий-0°	Влажный	Приручейниковый	30	15	30
29	51.398500	110.261990	807	Пологий-0°	Сырой	Приручейниковый	35	15	10
30	53.713117	120.444550	555	Северный-5°	Сырой	Ерниковый	28	18	30
31	53.774750	120.714317	742	Северный-10°	Свежий	Лишайниковый скальный	22	15	20
32	53.569317	120.032433	503	Южный-40°	Сухой	Разнотравный	38	19	10
33	53.446717	119.354317	604	Западный-5°	Свежий	Разнотравный	31	13	10
34	53.298350	118.541833	480	Пологий-5°	Свежий	Разнотравный	29	17	20
35	53.058667	118.084300	651	Южный-5°	Свежий	Разнотравный	44	19	10
36	53.030483	117.479850	884	Западный-25°	Свежий	Лишайниковый скальный	24	15	30
37	52.809683	117.217133	792	Южный-15°	Сухой	Разнотравный	36	14	5
38	56.910682	118.281972	705	Пологий-0°	Влажный	Ерниковый	28	18	30

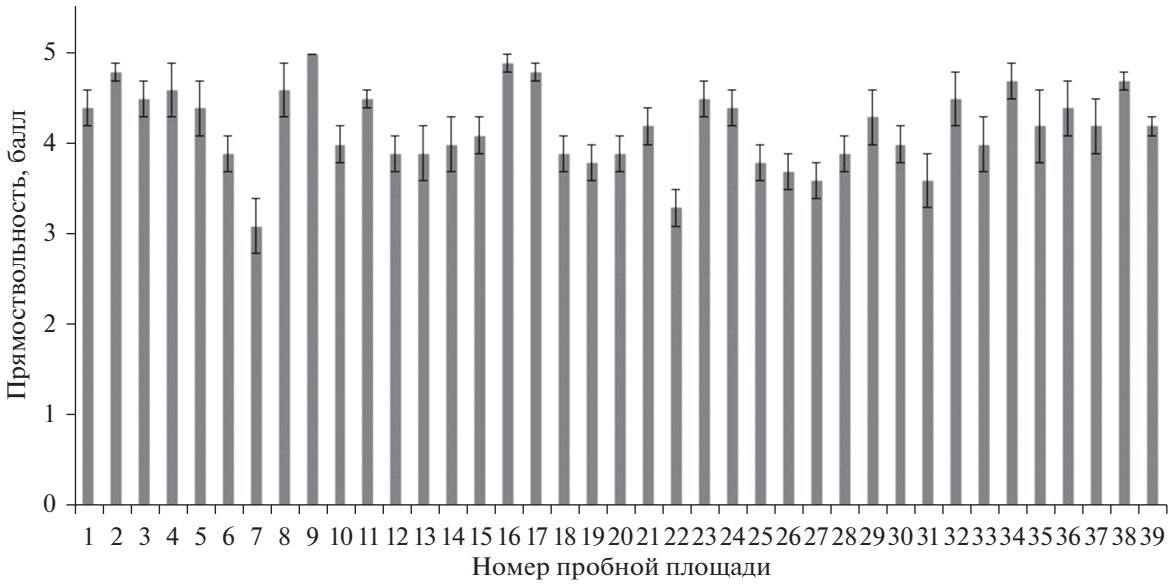

Рис. 2. Прямоствольность лиственницы Гмелина на пробных площадях.

искривленный двуствольный; 1 – сильно и многократно искривленный). Интенсивность семеношения определяли по 5-бальной шкале: 1 – нет шишек; 2 – единично разбросанные шишки (не более 7 на каждый сук); 3 – до 20 шишек; 4 – до 50 шишек; 5 – вся крона обильно усеяна шишками. Также измеряли протяженность и ширину кроны. Форму кроны определяли как отношение протяженности кроны к ее ширине, относительную протяженность кроны – как процент отношения протяженности кроны к высоте ствола. Хвою отбирали с 10 деревьев на побегах 2 и 3-го годов жизни, с юго-восточной стороны средней части кроны. Определяли число хвоинок в 10 пучках. В лабораторных условиях измеряли длину 10 случайно отобранных хвоинок.

Для математического анализа полученных данных использовали программу Microsoft Office Excel, 2007. Изменчивость признаков вегетативных органов (эндогенную, индивидуальную и популяционную) оценивали по шкале С.А. Мамаева (*C.V.*, % до 7 – уровень изменчивости очень низкий; 7–15 – низкий; 16–25 – средний; 26–35 – повышенный; 36–50 – высокий и более 50 – очень высокий) (Мамаев, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость признаков вегетативных органов

Прямоствольность

Прямоствольность - важный признак дерева, определяющий качество древесного сырья. Лучшие насаждения по этому признаку (средний балл более 4.5) находятся на пр. пп. 2, 4, 8, 9, 16, 17, 34, 38. Худшее качество стволов (средний балл около 3.0) отмечено в насаждениях на пр. пп. 7 и 22 (рис. 2).

Средняя географическая изменчивость этого признака в регионе находится на низком уровне (*C.V.*, % = 10.6). В то же время индивидуальная изменчивость признака в отдельных насаждениях достигает высокого (*C.V.*, % = 31.3–39.4) и очень высокого значения (*C.V.*, % = 41.2) (табл. 2).

Коэффициент корреляции Пирсона свидетельствует о положительной достоверной связи прямоствольности ствола с крутизной склона (R = 0.36). Коэффициент корреляции Спирмена также указывает на положительную достоверную связь прямоствольности с крутизной склона (P = = 0.58), но также с экспозицией склона (P = 0.59), типом гидротопа (P = 0.46); на отрицательную достоверную связь с координатами северной широты (P = –0.69), восточной долготы (P = –0.35), высотой над уровнем моря (P = –0.61).

Протяженность кроны

Протяженность кроны зависит как от условий произрастания, так и от наследственных свойств лиственницы. Средняя протяженность кроны в исследованных насаждениях равна 13.5 м. Географическая изменчивость признака характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = 17.2). Индивидуальная изменчивость различна, в насаждениях от очень низкого (*C.V.*, % = 6.5) до высокого (*C.V.*, % = 40.5).

Лиственницы с наиболее протяженной кроной (20 м и более) отмечены в насаждения на пр.пп. 2, 9, 10, 11, 16, 25, 32, 35, 38. Низкая протяженность кроны лиственницы (3–5 м), встречается на пр. пп. 22, 26, 37. Коэффициент корреля-

Таблица 2. Индивидуальная и географическая изменчивость признаков вегетативных органов лиственницы Гмелина

Пробная площадь	Параметры	Прямо ствольность, балл	Протя-женность кроны, м	Ширина кроны, м	Форма кроны	Относительная протяженность кроны, %	Угол отхождения ветвей от ствола дерева, °	Число хвоинок в пучке	Длина хвои, мм	Интенсивность семеношения, балл
1	$X \pm m_x$	4.4 ± 0.2	16.0 ± 0.3	11.7 ± 0.9	1.6 ± 0.2	95.6 ± 0.4	79.5 ± 2.1	32.5 ± 1.1	17.1 ± 0.6	4.9 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	13.2–17.8	4.0–20.0	*0.9*–4.4	90.6–98.9	60.0–100.0	25.2–38.5	13.8–18.8	4.0–5.0
	C.V., %	21.5	9.1	33.4	48.6	2.0	11.9	10.7	10.6	7.6
2	$X \pm m_x$	4.8 ± 0.1	16.4 ± 0.5	8.7 ± 0.4	2.0 ± 0.1	90.2 ± 0.4	81.9 ± 2.5	30.0 ± 1.4	19.9 ± 0.8	4.6 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	10.7–21.7	5.0–14.0	1.3–3.0	84.4–94.3	45.0–90.0	24.2–37.6	15.7–23.5	3.0–5.0
	C.V., %	11.2	15.3	25.8	22.7	2.5	15.4	13.9	12.9	14.1
3	$X \pm m_x$	4.5 ± 0.2	11.2 ± 1.0	7.1 ± 0.5	1.6 ± 0.1	83.5 ± 1.7	79.3 ± 2.8	28.6 ± 1.0	25.5 ± 1.2	3.8 ± 0.2
	min–max	2.0–5.0	5.5–17.5	4.0–12.0	*0.8*–2.9	68.8–95.3	45.0–90.0	23.5–34.5	21.1–33.9	3.0–5.0
	C.V., %	21.9	40.5	29.1	41.1	9.1	16.0	11.0	15.6	22.1
4	$X \pm m_x$	4.6 ± 0.3	11.1 ± 0.4	4.6 ± 0.2	2.5 ± 0.1	94.5 ± 1.1	90.0 ± 0.0	27.1 ± 1.5	24.3 ± 1.6	3.9 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	9.5–13.3	4.0–5.5	2.1–3.0	87.7–99.2	90.0–90.0	21.6–39.1	17.4–32.9	3.0–5.0
	C.V., %	18.3	10.8	12.1	8.8	3.7	0.0	17.9	20.8	18.9
5	$X \pm m_x$	4.4 ± 0.3	11.5 ± 0.6	6.2 ± 0.5	1.9 ± 0.1	84.1 ± 1.9	82.0 ± 1.3	31.0 ± 1.0	18.5 ± 1.0	4.4 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	7.2–13.7	4.0–8.0	1.4–2.5	72.0–91.3	75.0–90.0	25.7–35.4	14.6–24.4	4.0–5.0
	C.V., %	22.0	17.6	23.6	19.3	7.1	5.1	10.2	16.4	11.7
6	$X \pm m_x$	3.9 ± 0.2	15.0 ± 0.2	8.9 ± 0.4	1.8 ± 0.1	89.7 ± 0.5	84.1 ± 2.0	27.0 ± 1.3	25.2 ± 0.9	3.4 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	12.5–16.7	6.0–12.0	*1.1*–2.7	83.3–92.8	60.0–95.0	21.3–34.9	22.1–32.0	2.0–5.0
	C.V., %	24.9	7.3	18.9	24.9	2.5	11.1	14.7	11.4	28.3
7	$X \pm m_x$	*3.1* ± 0.3	14.6 ± 0.3	7.6 ± 0.5	2.0 ± 0.1	89.5 ± 0.3	88.5 ± 0.8	25.6 ± 1.4	19.9 ± 0.9	3.7 ± 0.2
	min–max	1.0–5.0	13.2–15.5	4.5–9.5	1.4–3.0	88.0–91.2	85.0–90.0	19.0–31.9	16.1–25.2	3.0–4.0
	C.V., %	32.1	6.5	20.5	22.1	1.0	2.7	16.9	14.1	13.1
8	$X \pm m_x$	4.6 ± 0.3	13.2 ± 0.5	8.6 ± 0.6	1.6 ± 0.2	81.2 ± 2.6	89.0 ± 0.7	29.4 ± 1.1	19.0 ± 1.0	4.2 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	10.2–15.0	4.5–11.5	*0.9*–3.0	61.1–88.7	85.0–90.0	24.5–35.1	15.0–24.3	3.0–5.0
	C.V., %	18.3	12.9	22.1	34.7	10.1	2.4	12.3	16.5	18.8
9	$X \pm m_x$	5.0 ± 0.0	14.8 ± 0.6	7.5 ± 0.1	1.9 ± 0.1	87.9 ± 1.6	73.0 ± 2.6	32.8 ± 1.1	25.2 ± 1.0	4.2 ± 0.1
	min–max	5.0–5.0	10.0–20.7	5.9–8.7	1.3–2.5	66.7–97.8	50.0–90.0	29.3–38.4	22.1–32.5	3.0–5.0
	C.V., %	0.0	23.6	11.0	22.3	9.7	19.8	10.2	12.9	14.5
10	$X \pm m_x$	4.0 ± 0.2	15.4 ± 0.6	10.2 ± 0.3	1.5 ± 0.1	73.9 ± 1.6	81.2 ± 1.7	30.1 ± 0.9	27.8 ± 0.9	4.8 ± 0.1
	min–max	2.0–5.0	10.0–20.0	7.1–13.6	*1.0*–2.3	52.4–90.0	60.0–90.0	25.0–33.3	24.2–33.8	4.0–5.0
	C.V., %	26.4	22.2	16.2	22.2	12.1	11.6	9.4	10.1	7.8

Таблица 2. Продолжение

Пробная площадь	Параметры	Прямо ствольность, балл	Протя-женность кроны, м	Ширина кроны, м	Форма кроны	Относительная протяженность кроны, %	Угол отхождения ветвей от ствола дерева, °	Число хвоинок в пучке	Длина хвои, мм	Интенсивность семеношения, балл
11	$X \pm m_x$	4.5 ± 0.1	15.6 ± 0.5	8.8 ± 0.4	1.8 ± 0.1	72.5 ± 1.8	83.8 ± 1.4	38.0 ± 1.3	24.6 ± 1.3	4.3 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	10.0–23.0	4.9–14.0	*1.1*–2.8	50.0–89.5	55.0–90.0	32.0–45.3	18.7–31.6	3.0–5.0
	C.V., %	18.1	18.9	23.6	24.4	13.7	9.4	11.0	16.8	13.9
12	$X \pm m_x$	3.9 ± 0.2	14.3 ± 0.4	8.2 ± 0.3	1.8 ± 0.1	87.1 ± 1.2	75.5 ± 1.8	30.5 ± 1.2	25.0 ± 0.8	4.4 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	11.0–18.0	6.9–11.7	1.3–2.5	73.3–96.4	60.0–90.0	25.3–36.6	21.4–29.5	4.0–5.0
	C.V., %	24.6	14.0	17.1	16.6	7.5	12.9	12.2	9.6	11.3
13	$X \pm m_x$	3.9 ± 0.3	14.4 ± 0.4	8.2 ± 0.3	1.8 ± 0.1	87.5 ± 1.1	65.0 ± 1.7	33.3 ± 1.1	21.1 ± 0.9	4.4 ± 0.1
	min–max	1.0–5.0	10.5–18.0	5.8–10.7	*1.2*–2.4	80.0–95.8	60.0–90.0	28.3–38.5	17.5–24.4	4.0–5.0
	C.V., %	41.2	15.9	20.2	22.1	6.7	14.4	10.5	13.5	11.3
14	$X \pm m_x$	4.0 ± 0.3	13.6 ± 0.5	7.2 ± 0.3	1.9 ± 0.1	78.2 ± 1.2	79.5 ± 2.9	32.2 ± 1.8	24.5 ± 0.7	4.7 ± 0.1
	min–max	1.0–5.0	9.5–19.0	5.2–9.6	1.4–2.8	67.5–87.1	40.0–90.0	23.4–42.2	20.6–27.2	4.0–5.0
	C.V., %	39.4	19.3	22.0	20.8	8.7	19.9	17.8	9.5	9.9
15	$X \pm m_x$	4.1 ± 0.2	13.7 ± 0.4	7.9 ± 0.4	1.8 ± 0.1	77.8 ± 1.5	74.5 ± 2.7	33.1 ± 0.9	22.0 ± 1.2	4.5 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	9.5–19.0	*3.2*–11.7	1.0–3.4	55.9–90.6	30.0–90.0	30.3–38.0	17.2–28.9	3.0–5.0
	C.V., %	24.4	17.8	26.9	27.8	10.8	20.0	8.8	17.1	13.9
16	$X \pm m_x$	4.9 ± 0.1	18.8 ± 0.6	8.1 ± 0.2	2.3 ± 0.1	85.8 ± 1.4	84.5 ± 1.3	32.6 ± 1.4	20.4 ± 1.0	3.3 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	13.0–26.0	5.1–11.0	1.7–3.3	59.1–97.1	50.0–90.0	28.9–41.4	15.3–24.9	3.0–4.0
	C.V., %	10.4	17.1	15.3	17.2	9.2	8.7	13.4	15.6	14.4
17	$X \pm m_x$	4.8 ± 0.1	15.2 ± 0.5	7.6 ± 0.2	2.0 ± 0.1	77.1 ± 0.9	87.0 ± 0.6	30.3 ± 0.8	20.1 ± 0.9	4.1 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	11.5–21.5	5.8–9.4	1.6–2.9	66.7–82.7	80.0–90.0	27.7–33.6	16.9–25.8	4.0–5.0
	C.V., %	12.7	18.5	14.2	17.8	6.3	3.9	8.4	13.9	7.4
18	$X \pm m_x$	3.9 ± 0.2	12.9 ± 0.3	8.5 ± 0.3	1.5 ± 0.0	85.0 ± 0.6	80.0 ± 1.9	31.0 ± 1.4	19.1 ± 1.1	4.9 ± 0.0
	min–max	2.0–5.0	10.0–15.8	6.4–11.2	*1.1*–2.1	76.9–90.0	60.0–90.0	21.5–36.7	11.8–24.7	4.0–5.0
	C.V., %	29.6	11.6	16.6	17.2	3.8	12.8	14.1	17.6	5.1
19	$X \pm m_x$	3.8 ± 0.2	11.0 ± 0.3	6.9 ± 0.4	1.7 ± 0.1	80.0 ± 1.3	65.3 ± 3.1	29.8 ± 1.0	22.0 ± 0.8	4.4 ± 0.1
	min–max	2.0–5.0	7.0–14.5	4.2–11.0	*1.1*–2.2	58.3–89.3	40.0–90.0	25.9–34.5	17.4–28.0	4.0–5.0
	C.V., %	27.9	17.2	29.7	17.5	9.4	26.7	11.1	11.9	11.4
20	$X \pm m_x$	3.9 ± 0.2	10.9 ± 0.3	6.9 ± 0.3	1.7 ± 0.1	81.3 ± 1.5	76.0 ± 2.7	30.3 ± 1.2	20.1 ± 0.8	4.2 ± 0.1
	min–max	1.0–5.0	6.5–12.5	*3.0*–9.5	1.2–3.8	65.0–95.5	45.0–90.0	24.5–36.5	16.7–25.2	3.0–5.0
	C.V., %	32.0	14.2	27.3	39.3	10.2	19.7	12.9	13.2	13.1

Таблица 2. Продолжение

Пробная площадь	Параметры	Прямо ствольность, балл	Протя-женность кроны, м	Ширина кроны, м	Форма кроны	Относительная протяженность кроны, %	Угол отхождения ветвей от ствола дерева, °	Число хвоинок в пучке	Длина хвои, мм	Интенсивность семеношения, балл
21	$X \pm m_x$	4.2 ± 0.2	15.4 ± 0.3	10.0 ± 0.3	1.6 ± 0.0	82.7 ± 0.6	77.0 ± 3.1	24.0 ± 1.3	24.9 ± 0.9	3.0 ± 0.0
	min–max	3.0–5.0	14.0–17.5	7.0–11.0	1.3–2.0	77.8–87.5	45.0–90.0	20.5–28.7	22.3–27.6	3.0–3.0
	C.V., %	23.7	9.2	15.8	15.4	3.8	21.9	12.3	8.4	0.0
22	$X \pm m_x$	*3.3* ± 0.2	6.9 ± 0.1	6.6 ± 0.2	1.1 ± 0.0	70.3 ± 1.8	80.8 ± 0.8	23.9 ± 1.9	30.4 ± 1.8	3.5 ± 0.1
	min–max	2.0–5.0	*5.5*–7.8	5.0–8.5	*0.8*–1.6	55.0–86.7	75.0–90.0	19.1–29.7	23.7–36.0	3.0–4.0
	C.V., %	38.1	11.0	16.9	24.1	13.9	5.6	19.1	14.3	14.5
23	$X \pm m_x$	4.5 ± 0.2	12.9 ± 0.2	10.2 ± 0.4	1.3 ± 0.1	85.5 ± 0.9	76.5 ± 2.1	33.5 ± 1.1	16.4 ± 0.7	4.9 ± 0.1
	min–max	2.0–5.0	11.0–15.0	6.0–14.0	0.8–2.3	76.7–93.8	45.0–90.0	27.8–37.8	13.0–19.3	4.0–5.0
	C.V., %	23.2	10.0	23.9	29.1	6.0	15.2	10.2	12.9	6.2
24	$X \pm m_x$	4.4 ± 0.2	14.1 ± 0.3	9.9 ± 0.3	1.5 ± 0.1	87.9 ± 0.9	75.0 ± 2.5	28.9 ± 1.9	20.3 ± 0.8	5.0 ± 0.0
	min–max	3.0–5.0	11.1–16.3	7.0–13.0	*1.1*–2.0	76.3–92.9	50.0–90.0	17.6–38.0	16.6–24.2	5.0–5.0
	C.V., %	21.2	13.2	16.9	18.8	5.3	18.2	20.4	13.1	0.0
25	$X \pm m_x$	3.8 ± 0.2	15.0 ± 0.4	7.5 ± 0.4	2.5 ± 0.2	83.8 ± 1.1	81.0 ± 2.3	32.5 ± 0.8	22.2 ± 1.0	5.0 ± 0.0
	min–max	1.0–5.0	9.2–20.0	4.5–14.5	1.3–4.5	58.8–90.9	40.0–90.0	28.8–36.9	15.0–25.5	5.0–5.0
	C.V., %	31.3	18.0	34.2	36.6	8.7	18.1	8.1	13.8	0.0
26	$X \pm m_x$	3.7 ± 0.2	12.5 ± 0.6	5.4 ± 0.3	2.5 ± 0.2	74.8 ± 2.5	91.0 ± 0.6	35.6 ± 1.4	18.9 ± 0.5	4.5 ± 0.1
	min–max	2.0–5.0	*6.0*–17.8	*3.0*–10.0	1.3–4.5	50.0–91.4	90.0–100.0	28.4–42.9	15.9–21.3	4.0–5.0
	C.V., %	30.2	26.1	34.4	36.6	18.3	3.4	12.7	8.8	11.3
27	$X \pm m_x$	3.6 ± 0.2	11.5 ± 0.3	6.5 ± 0.2	1.8 ± 0.1	85.0 ± 0.7	77.5 ± 3.5	35.6 ± 1.4	21.5 ± 0.8	4.2 ± 0.1
	min–max	1.0–5.0	8.0–14.0	4.5–7.2	*1.1*–2.4	78.6–89.3	40.0–90.0	28.7–42.4	16.6–24.2	4.0–5.0
	C.V., %	36.2	14.1	12.7	17.6	4.4	24.4	12.8	11.5	9.7
28	$X \pm m_x$	3.9 ± 0.2	12.4 ± 0.4	5.4 ± 0.1	2.4 ± 0.1	80.0 ± 1.1	86.0 ± 0.9	37.3 ± 1.0	19.0 ± 1.1	3.0 ± 0.0
	min–max	3.0–5.0	8.0–15.0	4.0–6.0	1.5–3.8	70.6–88.2	80.0–90.0	32.6–43.2	13.2–24.0	3.0–3.0
	C.V., %	24.6	18.2	12.5	26.8	7.7	5.8	8.9	17.8	0.0
29	$X \pm m_x$	4.3 ± 0.3	12.7 ± 0.3	7.0 ± 0.1	1.8 ± 0.1	83.9 ± 0.9	72.5 ± 3.4	33.5 ± 1.5	22.8 ± 1.0	3.8 ± 0.1
	min–max	1.0–5.0	10.5–16.5	5.5–8.0	1.3–2.4	73.3–91.7	45.0–90.0	25.2–39.6	19.3–28.5	3.0–4.0
	C.V., %	33.5	14.7	10.3	18.6	5.7	25.9	14.0	13.6	10.7
30	$X \pm m_x$	4.0 ± 0.2	12.8 ± 0.4	6.6 ± 0.3	2.0 ± 0.1	72.2 ± 2.7	89.8 ± 0.3	31.4 ± 1.6	19.0 ± 0.7	4.0 ± 0.0
	min–max	3.0–5.0	10.0–15.0	4.5–8.5	*1.1*–3.3	55.0–88.2	85.0–90.0	26.3–41.0	15.3–22.9	4.0–4.0
	C.V., %	25.6	13.3	17.2	28.7	16.5	1.2	16.3	12.3	0.0

Таблица 2. Окончание

Пробная площадь	Параметры	Прямо ствольность, балл	Протя-женность кроны, м	Ширина кроны, м	Форма кроны	Относительная протяженность кроны, %	Угол отхождения ветвей от ствола дерева, °	Число хвоинок в пучке	Длина хвои, мм	Интенсивность семеношения, балл
31	$X \pm m_x$	3.6 ± 0.3	11.5 ± 0.8	6.1 ± 0.5	2.2 ± 0.2	75.1 ± 3.0	91.5 ± 1.1	29.6 ± 1.8	20.9 ± 0.8	4.3 ± 0.3
	min–max	3.0–5.0	7.0–15.5	3.5–7.5	1.3–3.7	58.3–86.1	90.0–100.0	22.4–40.3	15.9–23.8	3.0–5.0
	C.V., %	26.8	23.4	26.5	34.3	12.6	3.7	19.5	11.5	19.1
32	$X \pm m_x$	4.5 ± 0.3	16.8 ± 1.5	8.2 ± 0.7	2.1 ± 0.2	87.3 ± 2.4	88.5 ± 0.8	28.6 ± 1.4	19.5 ± 0.3	4.5 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	8.4–23.2	5.5–12.5	*1.2*–3.6	76.4–96.7	85.0–90.0	24.4–35.1	18.4–21.8	4.0–5.0
	C.V., %	18.9	28.1	27.7	32.0	8.6	2.7	15.6	5.5	11.7
33	$X \pm m_x$	4.0 ± 0.3	11.2 ± 0.4	8.6 ± 0.2	1.3 ± 0.1	87.4 ± 1.5	69.5 ± 5.9	27.2 ± 1.0	20.7 ± 0.6	3.2 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	8.8–13.0	7.5–9.8	*1.1*–1.7	80.0–96.2	45.0–90.0	21.6–31.0	16.8–23.2	2.0–4.0
	C.V., %	23.6	12.4	9.0	15.5	5.5	27.0	11.8	8.5	19.8
34	$X \pm m_x$	4.7 ± 0.2	14.3 ± 0.4	6.8 ± 0.5	2.2 ± 0.2	84.8 ± 1.8	61.5 ± 5.6	27.7 ± 0.8	17.5 ± 0.6	4.8 ± 0.1
	min–max	3.0–5.0	12.0–16.5	4.5–10.5	1.3–3.2	75.0–91.7	45.0–90.0	23.4–32.4	15.1–19.8	4.0–5.0
	C.V., %	14.4	8.9	25.5	24.4	6.7	28.9	9.5	10.2	8.8
35	$X \pm m_x$	4.2 ± 0.4	16.4 ± 1.2	10.2 ± 0.7	1.6 ± 0.1	86.2 ± 2.0	80.0 ± 4.1	32.5 ± 1.3	19.9 ± 0.6	4.3 ± 0.2
	min–max	2.0–5.0	9.5–23.0	7.5–15.7	1.1–2.0	75.0–92.0	45.0–90.0	26.9–39.4	16.1–23.1	3.0–5.0
	C.V., %	31.3	23.7	22.3	21.9	7.3	16.4	12.3	9.0	15.7
36	$X \pm m_x$	4.4 ± 0.3	12.1 ± 0.4	6.1 ± 0.3	2.0 ± 0.1	85.5 ± 1.2	86.5 ± 1.5	36.6 ± 1.3	20.8 ± 1.6	4.5 ± 0.2
	min–max	3.0–5.0	9.5–13.0	4.8–7.7	1.4–2.6	79.2–89.3	80.0–90.0	31.2–44.8	14.7–29.1	3.0–5.0
	C.V., %	22.0	9.3	17.4	19.2	4.5	5.5	10.9	24.4	15.7
37	$X \pm m_x$	4.2 ± 0.3	9.4 ± 1.1	8.9 ± 0.4	1.1 ± 0.1	64.7 ± 6.7	81.0 ± 5.3	32.5 ± 1.5	18.2 ± 0.4	5.0 ± 0.0
	min–max	3.0–5.0	*3.0*–16.0	7.0–10.3	*0.4*–1.6	30.0–94.1	50.0–95.0	23.4–40.0	15.2–20.5	5.0–5.0
	C.V., %	24.6	38.1	14.4	31.8	32.6	20.5	14.8	7.8	0.0
38	$X \pm m_x$	4.7 ± 0.1	16.0 ± 1.1	7.7 ± 0.6	2.1 ± 0.2	77.2 ± 2.5	89.5 ± 0.8	28.8 ± 1.3	17.2 ± 0.7	4.1 ± 0.2
	min–max	4.0–5.0	10.0–23.0	6.0–12.0	1.4–3.3	58.8–88.5	85.0–95.0	24.6–35.3	14.4–21.1	3.0–5.0
	C.V., %	9.9	22.9	25.3	27.2	10.9	3.0	12.8	13.0	11.6
Географическая изменчивость	$X \pm m_x$	4.2 ± 0.1	13.5 ± 0.4	7.8 ± 0.2	1.8 ± 0.1	82.5 ± 1.1	80.4 ± 1.2	30.9 ± 0.5	21.4 ± 0.5	4.2 ± 0.1
	min–max	3.1–5.0	6.9–18.8	4.6–11.7	1.1–2.5	64.7–95.6	61.5–91.5	23.9–38.0	16.4–30.4	3.0–5.0
	C.V., %	10.6	17.2	19.7	19.3	8.1	9.3	10.8	14.7	13.2

Примечание. Уровни изменчивости по С.А. Мамаеву, C.V., %: Очень низкий – <7; низкий – 8–12; средний – 13–20; повышенный – 21–30; высокий – 31–40; очень высокий – > 40.

ции Спирмена указывает на отрицательную достоверную связь признака с географической долготой ($P = -0.45$).

Ширина кроны

Ширина кроны, также как и ее протяженность, зависит от условий произрастания растения и наследственных свойств. Ширина кроны напрямую влияет на полноту, а также плотность создаваемых насаждений. По мнению Л.И. Милютина (Круклис, Милютин, 1977) ширококронные деревья лиственницы являются более быстрорастущими. Существует прямая зависимость между урожаем шишек на деревьях лиственницы и объемами их крон. Поэтому ширококронные деревья лиственницы являются более ценными для лесного хозяйства.

Средняя ширина кроны в исследованных насаждения равна 7.8 м. Географическая изменчивость признака характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = 19.7). Индивидуальная изменчивость признака в насаждениях находится в пределах от низкого (*C.V.*, % = 9.0–12.5) до высокого (*C.V.*, % = = 33.4–34.4). Наиболее широкая крона (20 м) обнаружена в насаждении на пр. пп. 1, в районе с. Кличка, а самая узкая крона (около 3 м) в насаждениях на пр. пп. 15, 20, 26.

Обнаружена отрицательная достоверная связь ширины кроны с географической широтой ($P = -0.55$) и восточной долготы ($P = -0.49$), а также высотой над уровнем моря ($P = -0.43$). Положительная достоверная связь признака отмечается с крутизной ($P = 0.35$) и экспозицией склона ($P = 0.50$), а также типом гидротопа ($P = 0.39$).

Форма кроны

Форма кроны лиственницы отличается большим разнообразием, зависит от возраста и условий произрастания, а также наследственных свойств. В литературе встречаются термины: пирамидальная, конусовидная, колонновидная, яйцевидно-шатровидная и др. (Дылис, 1947). По данным Л.И. Милютина (Круклис, Милютин, 1977) при селекционной инвентаризации насаждений лиственницы Чекановского в Забайкальском крае выявлено, что, несмотря на некоторую зависимость встречаемости различных форм кроны от условий произрастания, доля участия той или иной формы кроны во всех насаждениях относительно стабильна. Практически во всех популяциях преобладает цилиндрическая форма кроны, встречаются также флагообразная, шаровидная, зонтикообразная и коническая формы. Согласно исследованиям на севере Забайкалья морфологическое разнообразие лиственницы по форме кроны обусловлено преимущественно высотной поясностью. С увеличением абсолютной высоты произрастания форма кроны меняется от яйцевидной до столбовидной (Барченков, 2008). В наших исследованиях для упрощения оценки форма кроны определена как отношение протяженности кроны к ее ширине. Средняя величина этого отношения в исследованных насаждениях равна 1.8. Географическая изменчивость признака характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = = 19.3). Индивидуальная изменчивость находится в пределах от очень низкой (*C.V.*, % = 8.8) до очень высокой (*C.V.*, % = 48.6).

В ряде насаждений встречаются деревья, у которых протяженность кроны превосходит ширину в четыре и более раза, например на пр. пп. 1, 20, 25, 28, 31, 32, а также деревья с приблизительно равной протяженностью и шириной кроны: это, например, деревья на пр. пп. 1, 3, 6 и др. (табл. 2).

Выявлена отрицательная достоверная связь признака с широтой ($P = -0.53$) и долготой местопроизрастания ($P = -0.24$), а также положительная достоверная связь с крутизной ($P = 0.38$) и экспозицией склона ($P = 0.62$), типом гидротопа ($P = 0.51$).

Относительная протяженность кроны

Относительная протяженность кроны характеризует в процентах долю протяженности кроны к высоте ствола дерева. Средняя величина относительной протяженности кроны в регионе 82.5 ± ± 1.1%. Средние пределы признака в насаждениях 64.7–95.6%. Минимальная относительная протяженность кроны отмечена в насаждениях на пр. пп. 11, 26, 37 (30.0–50.0%), а максимальное значение на пр. пп. 1, 4 (98.9–99.2%).

Признак характеризуется низким уровнем географической изменчивости (*C.V.*, % = 8.1). Индивидуальная изменчивость признака находится в пределах от очень низкой до средней. Исключение составляет насаждение на пр. пп. 37, в районе пос. Жирекен. Здесь индивидуальная изменчивость признака находится на высоком уровне (*C.V.*, % = 32.6). Что, возможно, связано с изреживанием древостоя после пожаров. Отмечена положительная достоверная связь признака с географической долготой ($P = 0.39$) и отрицательная связь – с типом гидротопа ($P = -0.47$).

Угол отхождения ветвей от ствола

Имеются сведения о связи этого признака с темпом роста растения, семенной продуктивностью (Дебринюк, 2011). Угол отхождения сучьев от ствола является генетически обусловленным признаком, показателем быстрорастущих особей сосны обыкновенной, наиболее устойчивых к рекреационным воздействиям (Тырченкова, 2017).

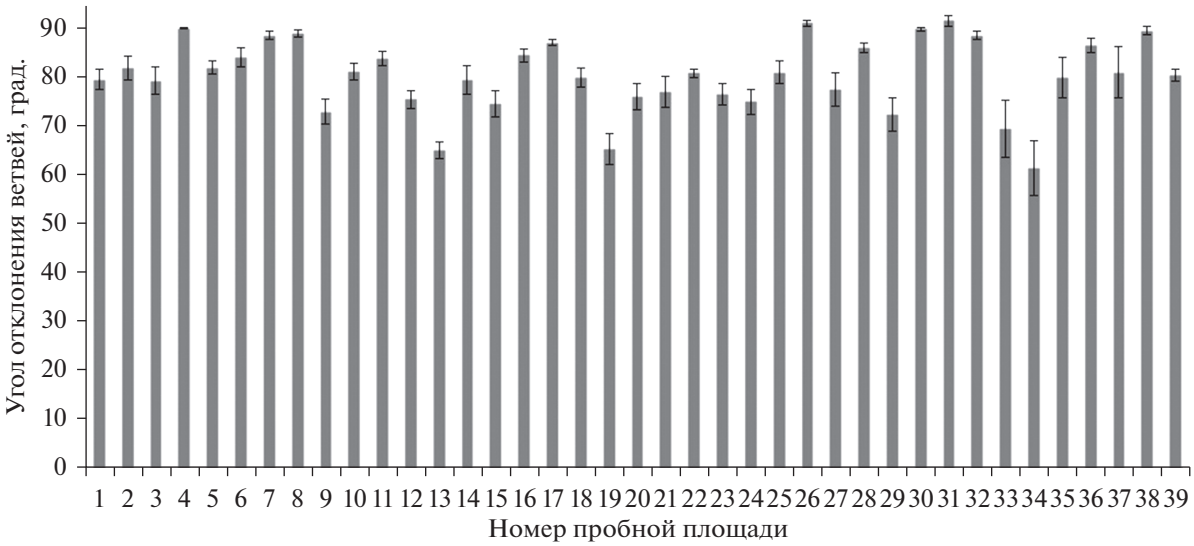

Рис. 3. Угол отхождения ветвей от ствола лиственницы Гмелина на пробных площадях.

Географическая изменчивость признака в регионе низкая (*C.V.*, % = 9.3). Средний угол отхождения ветвей от ствола дерева равен 80.4 ± 1.2°. Средние величины признака в исследованных насаждениях находятся в пределах 61.5°–91.5°. Индивидуальная изменчивость угла отхождения ветвей от ствола в насаждениях находится в пределах от очень низкой до повышенной.

Минимальные значения признака 30°–45° отмечены в насаждениях на пр .пп. 2. 3, 14, 15, 27, 29, 33, 34, а максимальные (100°) в ценопопуляциях на пр. пп. 1, 26, 31. Прямой угол отхождения ветвей характерен для насаждений на пр. пп. 4, 8, 26, 31, 30, 38 (рис. 3).

Выявлена положительная корреляция признака с географической широтой ($P = 0.56$) и географической долготой ($P = 0.50$), с высотой над уровнем моря ($P = 0.43$), а также отрицательная корреляционная связь с крутизной склона ($P = -0.35$) и типом гидротопа ($P = -0.47$).

Число хвоинок в пучке

Хвоя – самый чувствительный орган, быстро реагирующий на условия окружающей среды и определяющий рост и развитие других органов растения, поэтому размеры хвои очень изменчивы даже в пределах кроны одного дерева (Барченков, Милютин, 2007). Ряд авторов указывает на видоспецифичность этого признака и отмечает большее число хвоинок у лиственницы Гмелина по сравнению с лиственницами сибирской и Каяндера (Круклис, Милютин, 1977; Абаимов, Коропачинский, 1984).

Среднее число хвоинок в пучке на исследованных пробных площадях равно 30.9 ± 0.5. Средняя величина признака в насаждениях варьирует в пределах 23.9–38.0 шт. Географическая изменчивость числа хвоинок в пучке в регионе характеризуется низким уровнем (*C.V.*, % = 10.8). Индивидуальная изменчивость признака находится в пределах от низкой до средней. На отдельных деревьях среднее число хвои в пучке достигает 45 шт. (пр. пп. 11, 36). Минимальное же число хвоинок в пучке на деревьях составляет 18–19 шт.

Средняя эндогенная изменчивость признака в регионе характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = 16.4). В насаждениях она варьирует в пределах от низкой (*C.V.*, % = 9.7) до повышенной (*C.V.*, % = 22.3).

Отмечена отрицательная достоверная корреляция признака с координатами восточной долготы ($R = -0.48$) и положительная связь с высотой над уровнем моря ($R = 0.37$). Ранговый коэффициент корреляции указывает на положительную достоверную связь с географической широтой ($P = 0.54$) и высотой над уровнем моря ($P = 0.69$) и отрицательную связь с крутизной ($P = -0.37$) и экспозицией склона ($P = -0.73$), с типом гидротопа ($P = -0.65$).

Длина хвои

Этот признак ряд исследователей также считает видоспецифичным (Круклис, Милютин, 1977). В среднем, у лиственницы Гмелина хвоя короче, чем у лиственниц сибирской, Чекановского и Каяндера. Однако отмечается значительное влияние на длину хвои степени увлажнения почвы и климатических условий местообитания. Поэтому использование признака для определения видов лиственницы затруднительно (Абаимов, Коропа-

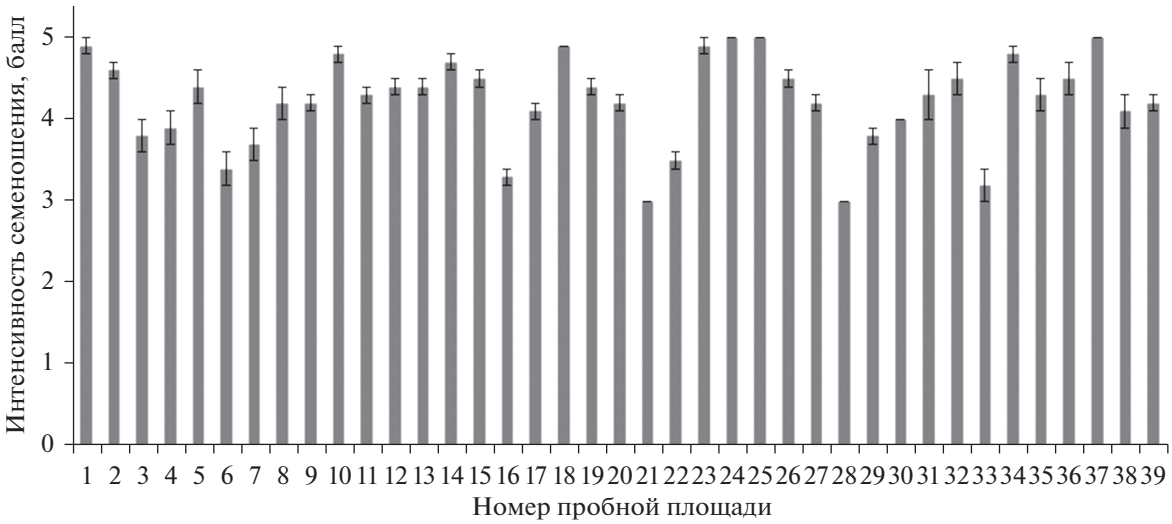

Рис. 4. Интенсивность семеношения лиственницы Гмелина на пробных площадях

чиснкий, 1984). На севере Забайкалья в пойменной популяции длина хвои значительно превышает показатели, зарегистрированные в среднегорье. Это свидетельствует о том, что изменчивость этого признака в значительной степени определяется влажностью климата (Барченков, 2008).

Географическая изменчивость признака характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = 14.7). Средняя длина хвои в исследованных насаждениях региона равна 21.4 ± 0.5 мм. Средняя длина хвои на пробной площади колеблется в пределах 16.4–30.4 мм. Индивидуальная изменчивость длины хвои в ценопопуляциях находится в пределах от очень низкой до повышенной. Минимальная средняя длина хвои на дереве (11.8 мм) обнаружена в насаждении на пр. пп. 18, а максимальная 36.0 мм на пр. пп. 22.

Средняя эндогенная изменчивость признака в регионе характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = 18.4), в насаждениях она варьирует в пределах от низкой (*C.V.*, % = 12.0) до повышенной (*C.V.*, % = 25.0).

В наших исследованиях признак положительно достоверно связан с географической широтой (P = 0.44). Возможно, это объясняется большим количеством осадков в северных районах региона. Влияния степени увлажнения почвы на длину хвои лиственницы не обнаружено.

Интенсивность семеношения

Важный признак, связанный с урожайностью семян лиственницы; показывает примерное число шишек в кроне растущего дерева в баллах. Хотя он и не относится к вегетативным органам, интересно выяснить его связь с рассматриваемыми в статье признаками.

Средний балл интенсивности семеношения в регионе 4.2 ± 0.1. Средняя величина в насаждениях на пробных площадях изменяется от 3.0 до 5.0 баллов (рис. 4).

Географическая изменчивость признака характеризуется средним уровнем (*C.V.*, % = 13.2). Индивидуальная изменчивость в популяциях различна и находится в пределах от очень низкой до повышенной (*C.V.*, % = 0.0 до 28.3). Можно выделить насаждения с высокой интенсивностью семеношения (более 4.5 балла). Это популяции лиственницы на пр. пп. 1, 10, 14, 18, 24, 25, 34, 37.

Признак достоверно корреляционно связан с географической широтой (P = 0.34), высотой над уровнем моря (P = 0.69) и типом гидротопа (P = = 0.46).

Связь признаков вегетативных органов между собой

Для проведения отбора лиственницы с желательными признаками и свойствами важно знать взаимную связь между ними. Для установления корреляционной связи использовали два коэффициента корреляции – Пирсона и Спирмена (табл. 3).

Согласно коэффициенту Пирсона, статистически достоверные связи образованы между прямоствольностью и протяженностью кроны (R = 0.45), шириной кроны и диаметром ствола (R = 0.37), а также между длиной хвои и интенсивностью семеношения (R = –0.36).

Коэффициент Спирмена обнаруживает большее число достоверных связей между признаками. Интересны связи числа хвоинок в пучке с прямоствольностью (P = 0.47), протяженностью кроны (P = 0.62), формой кроны (P = 0.51), высо-

Таблица 3. Корреляция признаков вегетативных органов лиственницы

Признак	Коэффициент корреляции Пирсона (*R*)	Критерий *T*	Коэффициент корреляции Спирмена (*P*)	Критерий *T*
Прямоствольность				
Протяженность кроны	**0.45**	3.01	0.30	1.86
Ширина кроны	0.20	1.20	0.20	1.25
Форма кроны	0.14	0.85	**0.36**	2.30
Относительная протяженность кроны	0.23	1.40	0.14	0.84
Угол отхождения ветвей от ствола дерева	–0.02	–0.12	0.31	1.94
Число хвоинок в пучке	0.12	0.72	**0.47**	3.22
Длина хвои	–0.23	–1.41	0.16	0.94
Высота ствола	0.13	0.80	**0.38**	2.44
Диаметр ствола	0.17	1.03	**0.41**	2.67
Интенсивность семеношения	0.24	1.44	**0.42**	2.79
Протяженность кроны				
Ширина кроны	**0.50**	3.38	**0.85**	9.53
Форма кроны	**0.36**	2.27	**0.39**	2.55
Относительная протяженность кроны	**0.37**	2.38	**0.36**	2.30
Угол отхождения ветвей от ствола дерева	0.09	0.53	0.31	1.99
Число хвоинок в пучке	0.10	0.61	**0.62**	4.79
Длина хвои	–0.18	–1.10	0.22	1.37
Высота ствола	0.31	1.90	**0.71**	6.10
Диаметр ствола	**0.40**	2.58	**0.67**	5.44
Интенсивность семеношения	0.23	1.43	**0.57**	4.11
Ширина кроны				
Форма кроны	**–0.57**	–4.10	0.04	0.27
Относительная протяженность кроны	0.18	1.09	0.20	1.19
Угол отхождения ветвей от ствола дерева	–0.22	–1.35	0.19	1.18
Число хвоинок в пучке	–0.11	–0.67	**0.53**	3.72
Длина хвои	–0.08	–0.45	0.23	1.45
Высота ствола	0.19	1.17	**0.66**	5.31
Диаметр ствола	**0.37**	2.39	**0.64**	5.02
Интенсивность семеношения	0.18	1.09	**0.48**	3.30
Форма кроны				
Относительная протяженность кроны	0.21	1.26	**0.46**	3.14
Угол отхождения ветвей от ствола дерева	**0.36**	2.27	**0.68**	5.60
Число хвоинок в пучке	0.24	1.47	**0.51**	3.55
Длина хвои	–0.18	–1.10	**0.38**	2.49
Высота ствола	0.03	0.20	**0.54**	3.82
Диаметр ствола	–0.07	–0.39	**0.47**	3.20
Интенсивность семеношения	0.10	0.57	**0.44**	2.91
Относительная протяженность кроны				
Угол отхождения ветвей от ствола дерева	–0.20	–1.23	0.17	1.06
Число хвоинок в пучке	–0.15	–0.89	0.16	0.94
Длина хвои	–0.14	–0.81	–0.02	–0.13
Высота ствола	–0.25	–1.53	0.21	1.32

Таблица 3. Окончание

Признак	Коэффициент корреляции Пирсона (R)	Критерий T	Коэффициент корреляции Спирмена (P)	Критерий T
Диаметр ствола	–0.16	–0.93	0.18	1.12
Интенсивность семеношения	0.09	0.53	**0.34**	2.14
Угол отхождения ветвей от ствола дерева				
Число хвоинок в пучке	0.04	0.24	0.30	1.88
Длина хвои	–0.10	–0.57	0.23	1.41
Высота ствола	0.22	1.34	**0.56**	4.02
Диаметр ствола	–0.17	–1.01	**0.35**	2.23
Интенсивность семеношения	–0.17	–1.05	0.23	1.43
Число хвоинок в пучке				
Длина хвои	–0.27	–1.66	**0.35**	2.21
Высота ствола	–0.08	–0.49	**0.67**	5.35
Диаметр ствола	0.19	1.12	**0.84**	9.22
Интенсивность семеношения	0.07	0.40	**0.69**	5.78
Длина хвои				
Высота ствола	–0.20	–1.22	0.25	1.57
Диаметр ствола	–0.06	–0.38	**0.43**	2.82
Интенсивность семеношения	**–0.36**	–2.28	0.10	0.61
Высота ствола				
Диаметр ствола	**0.62**	4.72	**0.82**	8.45
Интенсивность семеношения	0.10	0.61	**0.61**	4.57
Диаметр ствола				
Интенсивность семеношения	0.20	1.21	**0.71**	6.00

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные результаты (при $T_{0.05} = 2.04$)

той (P = 0.67), и диаметром ствола (P = 0.84), а также с интенсивностью семеношения (P = 0.69); длины хвои – с формой кроны (P = 0.38), числом хвоинок в пучке (P = 0.35) и диаметром ствола (P = 0.43).

Важный признак лиственницы, влияющий на урожайность семян – интенсивность семеношения. Он достоверно образует корреляционную связь с высотой (P = 0.61) и диаметром ствола (P = 0.71), протяженностью (P = 0.57) и шириной кроны (P = 0.48), относительной протяженностью (P = 0.34) и формой кроны (P = 0.44), прямоствольностью (P = 0.42), а также числом хвоинок в пучке (P = 0.69).

Угол отхождения ветвей от ствола коррелятивно связан с высотой (P = 0.56) и диаметром ствола (P = 0.35), а также формой кроны (P = 0.68).

Выводы. 1. Географическая изменчивость признаков вегетативных органов лиственницы Гмелина в регионе характеризуется низким и средним уровнями. Большей вариабельностью отличаются протяженность, ширина и форма кроны, а также длина хвои.

2. Индивидуальная изменчивость формы кроны достигает очень высокого уровня; прямоствольности, протяженности и ширины кроны – высокого уровня; угла отхождения ветвей, длины хвои и интенсивности семеношения – повышенного уровня; относительной протяженности кроны – среднего уровня изменчивости.

3. Эндогенная изменчивость длины хвои и числа хвоинок в пучке достигает в популяциях повышенного уровня.

4. Высокой теснотой корреляционной связи (P = 0.7–0.8) характеризуются протяженность кроны с шириной и высотой ствола; диаметр ствола с числом хвоинок в пучке и интенсивностью семеношения.

5. Исследованные признаки вегетативных органов лиственницы Гмелина корреляционно достоверно связаны с географическими координатами, высотой над уровнем моря и экологическими условиями места произрастания.

6. В регионе встречаются насаждения лиственницы Гмелина, значительно отличающиеся параметрами признаков вегетативных органов, что

позволяет судить о перспективности обора ценопопуляций и деревьев для селекции и хозяйственного использования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск. Наука, 1984. 120 с.

Абаимов А.П., Адрианова И.Ю., Артюкова Е.В., Барченков А.П., Васюткина Е.А., Гуков Г.В., Журавлев Ю.Н., Зырянова О.А., Исаев А.П., Катышев А.И., Карпюк Т.В., Квитко О.В., Князева С.Г., Козыренко М.М., Константинов Ю.М., Ларионова А.Я., Милютин Л.И., Милютина И.Л., Михалева Л.Г., Муратова Е.Н., Орешкова Н.В., Пименов А.В., Реунова Г.Д., Седельникова Т.С., Сизых О.А., Судачкова Н.Е., Чикидов И.И. Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: ГЕО, 2010. 160 с.

Барченков А.П. Изменчивость лиственницы в Северном Забайкалье (Становое нагорье) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 3(4). С. 7–15.

Барченков А.П., Милютин Л.И. Морфологическая изменчивость лиственницы в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 4–5. С. 367–372.

Дебринюк Ю.М. Формовое разнообразие лиственницы европейской (Larix decidua Mill.) как интродуцента в Прикарпатье // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. 2011. № 14. С. 38–41.

Дылис Н.В. Лиственница. М.: Лесн. пром-ость., 1981. 96 с.

Дылис Н.В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М.: изд-во МОИП, 1947. 137 с.

Ирошников А.И. Лиственницы России. Биоразнообразие и селекция. М.: ВНИИЛМ, 2004. 182 с.

Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 212 с.

Макаров В.П. Изменчивость морфологических видов и климатипов лиственницы в географических культурах (Восточное Забайкалье) // Лесоведение. 2005. № 4. С. 67–75.

Макаров В.П., Бобринев В.П., Милютин Л.И. Географические культуры лиственницы в Восточном Забайкалье. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского НЦ СО РАН, 2002. 187 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.

Милютин Л.И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореальной зоны. 2003. Т. 21. № 1. С. 6–9.

Орешкова Н.В. Популяционно-генетические параметры лиственницы Гмелина в Восточном Забайкалье (Читинская область) // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 28. С. 193–198.

Панарин И.И. Типы лиственничных лесов Читинской области. М.: Наука, 1965. 103 с.

Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 456 с.

Рысин Л.П. Лиственничные леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 343 с.

Тырченкова И.В. Фенотипические признаки устойчивости сосны обыкновенной к рекреационному воздействию // Лесотехнический журнал. 2017. № 2. С. 115–121.

Zhu Dao Guang, Xu Xue Hong, Yang Li Bin, Fan Yang, Li Jin Bo, Cui Fu Xing, Ye Wan Hu, Ni Hong Wei. Characteristics of leaves, stems and roots of dominant trees in Larix gmelinii forest in the cold temperate zone // Scienta sinica Vitae. 2020. V. 50. № 4. P. 398–405.

Zhang Xin-bo, Feng Jing-hua, Ren Jian-ru. Morphological variance and natural types' division of plus trees of Larix principis-rupprechtii Mayr // J. Northeast Forestry University. 2001. V. 12. P. 123–127.

Yu Bingjun. A study on the geographic variation and selection of the best provenance of Larix olgensis // J. Northeast Forestry University. 1994. V. 5. P.1–9.

Yang Chuanping, Zhang Wei, Yu Bingjun, Qin Sihua. Study on geographic variation of Dahurian larch in China // J. Northeast Forestry University. 1991. V. 2. P. 34–41.

Yang Chuanping, Liu Guifeng, Xu Jiachun, Cai Baoming, Xia Dean, Yang Shuwen, Zhang Peigao. Geographic variation pattern of Larix olgensis // J. Forestry Research. 1997. V. 8. P. 3–9.

Jia QingBin, Zhang Hanguo, Zhang Lei, Zhang Haixiao. Variation analysis of hybrid Larch families and superior famliies selection // J. Northeast Forestry University. 2016. V. 4. P. 1–7.

Hu X.-S., Ennos R.A. Population structure and genetic relationships of taxa in the Larix Gmelinii complex in China // Forest Geneyics. 2001. V. 8. № 3. P. 225–232.

Variability of Vegetative Organ Characteristics of Dahurian Larch in Zabaykalsky Region

V. P. Makarov[1, *], O. F. Malykh[1], and T. V. Zhelibo[1]

[1]*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the RAS, Nedorezova st. 16a, Chita, 672014 Russia*

**E-mail: vm2853@mail.ru*

The article summarizes for the first time the results of a study of the morphological organs variability in 38 populations of Dahurian larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) in various natural conditions of the Zabaykalsky Region. There are also presented the characteristics of the trunk, crown, needles and seed production intensity. The correlation was found among the different features, as well as between the features and environmental conditions. The stands were distinguished, possessing important selection traits and properties that may prove economically useful. It was found that the variability of the trunk straightness in a number of larch populations reaches a very high level. The value of the trait is statistically reliably related to the steepness and exposure of the slope, the hydrotope type, as well as the altitude and geographic coordinates of the habitat. The variability of the crown width in relation to the height of the trunk is can vary highly, from very low

to high levels. A correlation was also found between the trait and geographic longitude and hydrotope type. The crown width also varies considerably, which is reliably correlated with geographical coordinates and altitude, as well as with the ecological conditions of the habitat – the steepness and exposure of the slope, and the type of hydrotope. The average values of the branching angle in populations are in the range of 60°–90°. Trees with obtuse branching angles are rare. The trait significantly correlates with the geographic and ecological parameters of the habitat. It was found that the number of needles in the bundle correlates with the geographical coordinates and altitude, as well as the ecological conditions of the habitat. The length of the needles is correlated with the geographical latitude, however the correlation of the trait with the ecological conditions of the habitat has not been established. The seed production intensity has a close correlation with the geographical latitude, altitude, and hydrotope type. Individual variability of the trait occurs on an increased level. The article also presents the results of the correlation analysis of the morphological traits of the Dahurian larch.

Keywords: Dahurian larch, morphological diversity, traits correlation, environment.

REFERENCES

Abaimov A.P., Adrianova I.Yu., Artyukova E.V., Barchenkov A.P., Vasyutkina E.A., Gukov G.V., Zhuravlev Yu.N., Zyryanova O.A., Isaev A.P., Katyshev A.I., Karpyuk T.V., Kvitko O.V., Knyazeva S.G., Kozyrenko M.M., Konstantinov Yu.M., Larionova A.Ya., Milyutin L.I., Milyutina I.L., Mikhaleva L.G., Muratova E.N., Oreshkova N.V., Pimenov A.V., Reunova G.D., Sedel'nikova T.S., Sizykh O.A., Sudachkova N.E., Chikidov I.I., *Bioraznoobrazie listvennits Aziatskoi Rossii* (Larches biodiversity of Asian Russia), Novosibirsk: GEO, 2010, 160 p.

Abaimov A.P., Koropachinskii I.Y., *Listvennitsy Gmelina i Kayandera* (*Larix gmelinii* and *Larix cajanderi*), Novosibirsk: Nauka, 1984, 121 p.

Barchenkov A.P., Izmenchivost' listvennitsy v Severnom Zabaikal'e (Stanovoe nagor'e) (Variability of larch in Northern Transbaikalia (Stanovoe plateau)), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2008, No. 3(4), pp. 7–15.

Barchenkov A.P., Milyutin L.I., Morfologicheskaya izmenchivost' listvennitsy v Srednei Sibiri (Morphological variability of larch in Central Siberia), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2007, Vol. 24, No. 4–5, pp. 367–372.

Debrinyuk Yu.M., Formovoe raznoobrazie listvennitsy evropeiskoi (*Larix decidua* Mill.) kak introdutsenta v Prikarpat'e (Form diversity of European larch (*Larix decidua* Mill.) As an introduced species in the Carpathian region), *Plodovodstvo, semenovodstvo, introduktsiya drevesnykh rastenii*, 2011, No. 14, pp. 38–41.

Dylis N.V., *Listvennitsa* (Larch), Moscow: Lesn. prom-ost', 1981, 96 p.

Dylis N.V., *Sibirskaya listvennitsa. Materialy k sistematike, geografii i istorii* (Siberian larch. Materials for taxonomy, geography and history), Moscow: izd-vo MOIP, 1947, 137 p.

Hu X.-S., Ennos R.A., Population structure and genetic relationships of taxa in the Larix Gmelinii complex in China, *Forest Geneyics*, 2001, Vol. 8, No. 3, pp. 225–232.

Iroshnikov A.I., *Listvennitsy Rossii. Bioraznoobrazie i selektsiya* (Larches of Russia. Biodiversity and selection), Moscow: VNIILM, 2004, 182 p.

Jia QingBin, Zhang Hanguo, Zhang Lei, Zhang Haixiao, Variation analysis of hybrid Larch families and superior families selection, *Journal of Northeast Forestry University*, 2016, Vol. 4, pp. 1–7.

Kruklis M.V., Milyutin L.I., *Listvennitsa Chekanovskogo* (Larix Czekanovskii), Moscow: Nauka, 1977, 210 p.

Makarov V.P., Bobrinev V.P., Milyutin L.I., Geograficheskie kul'tury listvennitsy v Vostochnom Zabaikal'e (Provenance trial plantations of larch in Eastern Transbaikalia), Ulan-Ude: Izd-vo Buryatskogo NTs SO RAN, 2002, 187 p.

Makarov V.P., Izmenchivost' morfologicheskikh vidov i klimatipov listvennitsy v geograficheskikh kul'turakh (Vostochnoe Zabaikal'e) (Variability of larch morphological species and climatypes in provenances (Eastern Transbaikal region)), *Lesovedenie*, 2005, No. 4, pp. 67–75.

Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii* (The forms of intraspecies variation of woody plants), Moscow: Nauka, 1972, 284 p

Milyutin L.I., *Bioraznoobrazie listvennits Rossii* (Biodiversity of Russian larch), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2003, Vol. 21, No. 1, pp. 6–9.

Oreshkova N.V., Populyatsionno-geneticheskie parametry listvennitsy Gmelina v Vostochnom Zabaikal'e (Chitinskaya oblast') (Population-genetic parameters of Gmelin larch in Eastern Zabaikalje (Chita region)), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2009, No. 28, pp. 193–198.

Panarin I.I., *Tipy listvennichnykh lesov Chitinskoi oblasti* (Types of larch forests of the Chita region), Moscow: Nauka, 1965, 103 p.

Pogrebnyak P.S., *Osnovy lesnoi tipologii* (Basics of forest typology), Kiev: Izd-vo AN USSR, 1955, 456 p.

Rysin L.P., *Listvennichnye lesa Rossii* (Larch forests of Russia), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2010, 343 p.

Tyrchenkova I.V., Fenotipicheskie priznaki ustoichivosti sosny obyknovennoi k rekreatsionnomu vozdeistviyu (Phenotypic evidence of resistance of Scotch pine to recreation impact), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2017, No. 2, pp. 115–121.

Yang Chuanping, Liu Guifeng, Xu Jiachun, Cai Baoming, Xia Dean, Yang Shuwen, Zhang Peigao, Geographic variation pattern of *Larix olgensis*, *Journal of Forestry Research*, 1997, Vol. 8, pp. 3–9.

Yang Chuanping, Zhang Wei, Yu Bingjun, Qin Sihua, Study on geographic variation of Dahurian larch in China, *Journal of Northeast Forestry University*, 1991, Vol. 2, pp. 34–41.

Yu Bingjun., A study on the geographic variation and selection of the best provenance of *Larix olgensis, Journal of Northeast Forestry University*, 1994, Vol. 5, pp.1–9.

Zhang Xin-bo, Feng Jing-hua, Ren Jian-ru, Morphological variance and natural types' division of plus trees of *Larix principis-rupprechtii* Mayr., *Journal of Northeast Forestry University*, 2001, Vol. 12, pp. 123–127.

Zhu Dao Guang, Xu Xue Hong, Yang Li Bin, Fan Yang, Li Jin Bo, Cui Fu Xing, Ye Wan Hu, Ni Hong Wei, Characteristics of leaves, stems and roots of dominant trees in *Larix gmelinii* forest in the cold temperate zone, *Scienta sinica Vitae*, 2020, Vol. 50, No. 4, pp. 398–405.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 509–522

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 502.56/568+502.37(571.17)

ЛЕСНАЯ РЕКУЛЬТИВАЦИЯ УГОЛЬНЫХ ОТВАЛОВ С ПОЗИЦИИ СОХРАНЕНИЯ ФАУНИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЗБАССА[1]

© 2021 г. А. В. Ковалевский[a, b, *], И. В. Тарасова[a], Е. М. Лучникова[a], А. В. Филиппова[a], Л. А. Воронина[c], С. И. Гашков[c], В. Б. Ильяшенко[a], К. С. Зубко[a], А. В. Сметанин[a, d], Д. А. Ефимов[a]

[a] *Кемеровский государственный университет, ул. Красная, 6, Кемерово, 650000 Россия*

[b] *Кузбасская государственная сельскохозяйственная академия, ул. Марковцева, 5, Кемерово, 650056 Россия*

[c] *Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, Томск, 634050 Россия*

[d] *Кемеровское областное общество охотников и рыболовов, ул. Тушинская, 19, Кемерово, 650021 Россия*

**E-mail: passer125@yandex.ru*

Поступила в редакцию 11.03.2021 г.
После доработки 11.04.2021 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

В результате активной разработки угольных пластов ежегодно на территории Кузнецкого угольного бассейна уничтожается до нескольких тысяч гектаров естественных ландшафтов. Биологическая рекультивация нарушенных горными работами земель направлена на предотвращение эрозионных процессов и быстрое восстановление растительных сообществ. Такой подход совершенно не учитывает биологические потребности фаунистического компонента биоценоза. Сосна обыкновенная (лесная), повсеместно используемая в Сибири для рекультивации, образует загущенные маловидовые мертвопокровные сообщества, где даже через 40 лет разнообразие растений и животных не достигает и половины видового состава естественных биотопов. Современные представления о сохранении биологического разнообразия говорят о необходимости проведения рекультивации в русле экологической реставрации. С целью сохранения биологического разнообразия для рекультивации должны использоваться аборигенные растения соответствующей природной зоны. Дополнительным обременением является создание благоприятной среды обитания для представителей животного мира. Для комфортного существования животным нужны зоны размножения, питания и отдыха, каждая из которых характеризуется определенными экологическими условиями. В идеале они должны входить в границы индивидуального участка животного. Поэтому при восстановлении нарушенных ландшафтов необходимо использовать как можно большее число видов деревьев и кустарников, мозаично высаживаемых биогруппами и куртинами. Доля кустарников должна составлять около 50%. Так как наибольшее обилие животных отмечается на экотонных участках, необходимо предусмотреть формирование протяженной опушечной линии, наличие “лесных полян” и посадку плодовых кустарников и деревьев, выполняющих кормовые функции. Именно формирование мозаичных насаждений позволит создать защитные и кормовые условия, необходимые для обитания животных на рекультивированных территориях.

Ключевые слова: угледобыча, экологический кризис, биоразнообразие, дендрофлора, фауна.

DOI: 10.31857/S0024114821050065

Из-за развитой индустриально-промышленной базы, главным образом связанной с добычей угля, в Кемеровской области особенно остро стоит проблема сохранения биологического разнообразия. В 1992 г. Кемеровская область была признана регионом с чрезвычайной экологической ситуацией. В государственном докладе “Состояние окружающей природной среды Кемеровской области в 1998 г.” (1999) отмечено, что антропогенная нагрузка на окружающую среду в регионе вышла далеко за пределы экологической емкости территории Кемеровской области, и в ряде ее районов привела к деградации природы и резкому ухудшению состояния здоровья населения. Тем не менее это не помешало региональным и федеральным властям увеличивать объем угледобычи с 150 млн т в год в 1990-х годах до нынешних 255 млн т и наметить рост до 400 млн т к 2035 г., при этом не предпринимая достаточных усилий по рекультивации уже нарушенных территорий. Более того, даже если некая территория будет обладать научно доказанным уникальным и ценным составом биологических видов и экосистем и при этом содержать значительные запасы по-

[1] Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 20-44-420008.

лезных ископаемых, вопрос решается в пользу разработки месторождений (Манаков, 2018), что приводит к уменьшению биологического разнообразия, а перед уязвимыми видами встает угроза полного исчезновения из биоценозов региона.

Две трети угля в Кузбассе добывается открытым способом, при котором естественные природные ландшафты полностью уничтожаются, также идет массированное загрязнение прилегающих участков. Считается, что при добыче 1 млн т угля нарушается от 6 до 36 га почвенного покрова. С учетом роста объемов угледобычи ожидается, что к уже нарушенным 100 тыс. га земной поверхности ежегодно будет добавляться минимум по 1800–2500 га. При этом в настоящее время рекультивировано не более 1/5 нарушенных территорий (Климова, 2013; Уфимцев, 2017; Копытов, Куприянов, 2019).

Отчасти проблема возвращения отработанных участков в лесной фонд решается через рекультивацию, но наиболее распространенные технологии не направлены на восстановление исходных растительных сообществ. Как правило, они основаны на высадке чужеродных для рекультивируемого биотопа растений, способных быстро закрепиться на нарушенных участках, без учета пригодности формирующегося растительного сообщества для обитания коренной флоры и фауны. Так, в Кемеровской области на территории Кузнецкого угольного бассейна (Кузбасса) при добыче угля в зоне черневой тайги или лесостепной и степной зонах на местах уничтоженных кедрово-осиново-пихтовых лесов, березовых колков, разнотравно-злаковых лугов или ковыльных степей в процессе рекультивации почти всегда высаживают наиболее неприхотливую древесную породу – сосну обыкновенную *Pinus sylvestris* L. Из 15 тыс. га рекультивированных земель посадки сосны обыкновенной занимают 11 тыс. га; чистые насаждения облепихи крушиновидной *Hippophae rhamnoides* L. – 3 тыс. га; общая площадь посадок березы повислой *Betula pendula* Roth. составляет около 500 га. Другие породы деревьев (лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb., сосна сибирская (кедр сибирский) *Pinus sibirica* Du Tour, ель сибирская *Picea obovata* Ledeb.) в совокупности занимают менее 3% общей площади рекультивации. На некоторых участках в советские годы совместно с основными породами деревьев высаживали растения, формирующие кустарниковый ярус, – лох смешиваемый (серебристый) *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb., рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl., рябинник рябинолистный *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun (Баранник, Уфимцев, 2009; Уфимцев и др, 2017; Трефилова и др., 2021).

Под пологом перегущенных сосновых посадок на рекультивированных отвалах из-за недостаточного темпа разложения хвойного опада не создаются условия для поселения других видов растений (Воронина, 2009). Даже через 40 лет максимальное флористическое разнообразие едва достигает 30–40% от ненарушенных фитоценозов (Стрельникова и др., 2016; Копытов, Куприянов, 2019). В результате подобной биологической рекультивации формируются сообщества, крайне бедные как во флористическом, так и фаунистическом аспектах, что противоречит парадигме сохранения биологического разнообразия. Для его сохранения и увеличения необходимо формировать устойчивые растительные сообщества, максимально соответствующие природной зоне с широким спектром деревьев и кустарников из зональной растительности (Manakov, Kupriyanov, 2018). Тем не менее, исторически сложилось так, что рекультивация отвалов горных пород направлена на быстрое восстановление растительного покрова, но при этом совершенно не учитываются факторы, необходимые для восстановления фаунистического разнообразия.

Так как именно растения выступают в роли средообразующих компонентов экосистемы для абсолютного большинства животных, целью настоящей работы является обобщение многолетнего опыта лесной рекультивации с позиции восстановления фаунистического разнообразия.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

На основании собственных исследований и литературных источников нами был проведен комплексный анализ видового состава голосеменных и древесных покрытосеменных растений, используемых для биологической рекультивации. Представители аборигенной флоры оценивались с позиции их способности приживаться и закрепляться на нарушенных землях в жестких экологических условиях, с учетом роли в создании кормовых стаций и убежищ для животных.

При анализе перечня аборигенных растений для рекультивации горных отвалов угольных предприятий использованы работы Л.П. Баранника и А.М. Калинина (1976), И.М. Красноборова с соавт. (2001), Е.А. Ворончихиной (2010), А.Н. Куприянова с соавт. (2011), а также собственные материалы.

Краткий обзор по посещаемости животными локаций с различными типами рекультивации основан на изучении рекультивированных в 1980-х годах отвалов угольных предприятий в окрестностях д. Андреевка Кемеровской области (55°29′ с.ш., 86°11′ в.д.). Исследования проводились на площадках, рекультивированных с разной степенью успешности: сосной обыкновенной с примесью сосны сибирской; березой повислой; облепихой крушиновидной; ивой козьей

Salix caprea L. и ивой пепельной *S. cinerea* L., с добавлением березы повислой. В качестве контроля использованы учетные данные, собранные на примыкающих участках относительно ненарушенного осиново-березово-пихтового с примесью ели сибирской и сосны сибирской крупнотравно-кислицево-снытиевого леса (коренные сообщества).

Видовой состав охотничье-промысловых животных оценивался методом зимних маршрутных учетов (ЗМУ) в феврале 2020 г. (Методические указания ..., 2012; Кузякин, 2017). Оценка численности и видового состава птиц проводились при помощи маршрутных учетов (Равкин, Ливанов, 2008) в июне 2020 г. Видовой состав и численность мелких млекопитающих оценивались методом 50-метровых ловчих канавок (Равкин, Ливанов, 2008) в июне–начале июля 2020 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Создаваемые в процессе угледобычи техногенные ландшафты характеризуются целым рядом негативных факторов, которые существенно ограничивают видовой состав древесных пород. Одним из важных факторов, ограничивающих рост древесных растений, является структура грунта, используемого для рекультивации. В Кузбассе большинство отвалов вскрышных горных пород отличаются высокой каменистостью и, как следствие, низкой влагоудерживающей способностью. Содержание скелетного материала в свежеотсыпанных отвалах достигает 95%, из-за чего субстраты отвалов обладают высокой водопроницаемостью (Баранник, Калинин, 1976; Баранник, 1992; Уфимцев, 2017).

Разравнивание отвалов создает более однородные лесорастительные условия, но вместе с тем приводит к уплотнению грунта, из-за чего снижается аэрация, водопроницаемость, влагоемкость, усиливаются эрозионные процессы на склонах. В результате рост и развитие деревьев (что показано на примере сосны обыкновенной) на невыровненных рыхлых участках значительно лучше, чем на выровненных уплотненных (Баранник, 1992; Климова, 2013). Таким образом, по мнению Л.П. Баранника (1992), наиболее оптимальным и компромиссным решением является частичное разравнивание – срезка вершин и гребней, выполаживание крутых откосов, особенно южной экспозиции. При этом уплотнение грунта происходит в меньшей мере, чем при полном разравнивании.

Помимо неблагоприятного водного режима возникает проблема дефицита элементов минерального питания. Грунт отвалов характеризуется практически полным отсутствием азота, недостатком калия и, в некоторых случаях, фосфора (Уфимцев, Манаков, 2011).

Оценивая характер естественного лесовозобновления на отвалах, следует отметить, что несмотря на относительно равномерное обсеменение всех экспозиций, численность появляющегося самосева довольно низкая и он сосредоточен преимущественно в межотвальных котловинах и на террасах с выраженным микрорельефом. Наименьшее число подроста отмечается на южных склонах и выровненных вершинах отвалов (Баранник, 1992; Климова, 2013). Ветроударные экспозиции зимой, как правило, лишены снега. На южных хорошо освещенных склонах температура поверхности летом может достигать 60–65°С. Таким образом, естественное восстановление растительности на отвалах начинается в неблагоприятных условиях техногенного экотопа, и несмотря на то, что сукцессионный процесс идет в направлении формирования зональных сообществ, из-за ограниченных условий часто образуются более ксерофильные паразональные сообщества (Куприянов, Морсакова, 2006; Манаков, Куприянов, 2009а, б; Куприянов, Манаков, 2016).

В структуре отвалов нами в соответствии с рекомендациями (Манаков, Куприянов, 2009б) выделяются три зоны:

1. Вершина отвала – участок с наименее благоприятными условиями для растений. Характеризуется наиболее жестким гидрорежимом и подвержен максимальной ветроударной нагрузке. Дополнительно склоны южной и юго-западной экспозиций подвергаются мощной инсоляции в летний период.

2. Склоны – на них происходит смещение мелких частиц породы к подножию отвала, из-за чего они плохо подходят для высадки деревьев. При этом здесь, как правило, формируются более благоприятные условия, нежели на вершине отвала или южных экспозициях.

3. Межотвальные впадины – здесь формируются наиболее благоприятные условия, так как в них аккумулируются вещества, смытые с вершин отвалов.

Учитывая неблагоприятные условия техногенного экотопа, проектные организации выбирают для рекультивации неприхотливую и экологически пластичную культуру сосны обыкновенной в монопосадках. Однако горнодобывающие компании и в этом случае часто не проводят полноценную техническую рекультивацию и высаживают ее прямо в каменистый грунт, из-за чего даже это растение не приживается и гибнет. Во избежание гибели растений и для формирования полноценных стаций, включающих в себя более требовательные к условиям существования растения, следует проводить отсыпку отвалов материалом с высоким содержанием глинистой фракции слоем не менее 50–100 см, что значительно улуч-

шит свойства корнеобитаемого горизонта (Уфимцев и др., 2017).

В то же время современные представления о сохранении биоразнообразия предполагают, что восстановление растительных сообществ должно проходить в русле экологической реставрации с использованием аборигенных видов деревьев и кустарников. Но в реальных условиях отсутствие ухода за растениями после посадки, дефицит или полное отсутствие почвы на отвалах, измененный химический и механический состав субстрата, сложный рельеф, "жесткий" водный режим участков подходит не для всех видов растений, ранее произраставших на рекультивируемой территории. Например, поселение коренных темнохвойных пород деревьев в первые годы отсыпки отвалов – единично. Лишь через несколько десятилетий, после смыкания древесного яруса из лиственных пород, появляются условия для возобновления коренных лесообразователей – пихты сибирской *Abies sibirica* Lebed., ели сибирской и сосны сибирской. Именно поэтому, по словам Л.П. Баранника и А.М. Калинина (1976): "Облесение отвалов – это не разовый акт, а многолетняя кропотливая работа".

Дендрофлора Кемеровской области представлена 123 видами (Красноборов и др., 2001; Флора Сибири, 1988–2003), из них аборигенных видов – 103, видов-интродуцентов, которые произрастают в естественных насаждениях, – 10. Среди аборигенных видов 16 деревьев, 70 кустарников (11 из них могут быть как деревьями, так и кустарниками), 17 – кустарничков. Однако в научных работах, которые удалось найти, анализируется менее 50% аборигенной арборифлоры региона (табл. 1).

Л.П. Баранник и А.М. Калинин (1976) относят к безусловно пригодным для рекультивации деревья – сосну обыкновенную, березу повислую, лиственницу сибирскую, кустарники – жимолость татарскую *Lonicera tatarica* L., карагану древовидную *Caragana arborescens* Lam., а также различные виды ив *Salix*. По данным Е.А. Ворончихиной (2010) наиболее высокие показатели пригодности имеют лиственница сибирская, сосна обыкновенная, березы повислая и пушистая, тополь белый, осина, ивы козья и белая. У березы повислой, сосны обыкновенной, осины, ивы пепельной и малины обыкновенной также высоко оценивается способность натурализоваться на нарушенных землях и выступать в качестве эдификаторов растительных сообществ (Куприянов и др., 2011) (табл. 1). Также для комплексной рекультивации необходимо вводить в состав лесных культур до 50% кустарников (Воронина, 2009), даже если они не являются эдификаторами растительных сообществ. Степень натурализации растений на отвалах включает и такой показатель, как успешность размножения семенами (Куприянов и др., 2011). Однако надо учитывать, что у многих кустарников и в естественных ценозах характерно преобладание вегетативного размножения. Так, калина обыкновенная обычно не плодоносит в условиях затенения под пологом леса, черемуха образует корневую поросль и редко размножается семенами (Губанов и др., 1976).

Рацион основных промысловых птиц и зверей включает в себя плоды, семена, почки, ветви, зеленые части древесных растений (табл. 2), поэтому при проведении рекультивации нарушенных земель необходимо вводить большой спектр различных растений, способных выполнять кормовую функцию. Неурожаи одного из видов растений в отдельные годы могут компенсироваться другими, что способствует поддержанию высокой численности животных и разнообразия фауны, и это также является аргументом для увеличения спектра видов растений, используемых для рекультивации отвалов.

Сопоставив табл. 1 и 2, можно увидеть, что приоритетные виды растений с позиций быстрой и экономичной рекультивации и позиций сохранения и восстановления животного мира практически не совпадают. Тем не менее можно выделить ряд деревьев и кустарников, отвечающих требованиям обоих подходов. Это сосна обыкновенная, береза повислая, осина, кизильник черноплодный, различные виды ив, лиственница сибирская, рябина сибирская, шиповник иглистый, бузина сибирская. За счет внедрения на рекультивируемые территории этих видов можно создать более подходящие условия для обитания представителей животного мира.

Нами была предпринята попытка оценить привлекательность территорий, рекультивированных с использованием различных древесно-кустарниковых растений, для охотничье-промысловых видов животных (табл. 3).

Малонарушенные участки осиново-пихтовых лесов (коренные сообщества) характеризуются населением промысловой фауны, типичным для равнинной черневой тайги. Из тетеревиных здесь встречается рябчик *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758), из зверей – заяц-беляк *Lepus timidus* (Linnaeus, 1758), косуля сибирская *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771), лисица обыкновенная *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), колонок *Mustela sibirica* (Pallas, 1773). Погрызы на стволах деревьев указывают на обитание речного бобра *Castor fiber* (Linnaeus, 1758).

Проведенные нами в посадках облепихи крушиновидной маршрутные учеты свидетельствуют, что ее заросли являются местом кормежки и зимовки тетерева *Lyrurus tetrix* (L., 1758), и только после объедания всех запасов ягод он откочевывает в прилегающие смешанные леса. Помимо те-

Таблица 1. Оценка успешности использования аборигенных древесных и кустарниковых растений Кемеровской области

№	Вид	Жизненная форма*	Степень пригодности вида для лесной рекультивации**	Пригодность к рекультивации, баллы***	Степень натурализации на отвалах****
1.	Береза повислая, б. бородавчатая *Betula pendula* Roth. (*B. verrucosa* Ehrh.)	д	а)	25	6
2.	Береза пушистая, б. белая *Betula pubescens* Ehrh. (*B. alba* L.)	д	б)	24	4
3.	Боярышник кроваво-красный *Crataegus sanguinea* Pall.	к	–*****	–	5
4.	Бузина сибирская *Sambucus sibirica* Nakai	к	б)	–	5
5.	Волчеягодник обыкновенный *Daphne mezereum* L.	к	–	–	4
6.	Ежевика сизая *Rubus caesius* L.	к	–	–	5
7.	Ель сибирская *Picea obovata* Ledeb.	д	в)	16	5
8.	Жимолость обыкновенная *Lonicera xylosteum* L.	к	–	–	4
9.	Жимолость татарская *Lonicera tatarica* L.	к	а)	–	5
10.	Ива Бебба *Salix bebbiana* Sarg.	д	а)	–	4
11.	Ива белая *Salix alba* L.	д	а)	22	5
12.	Ива грушанколистная *Salix pyrolifolia* Ledeb.	к, д	а)	–	4
13.	Ива козья *Salix caprea* L.	д	а)	22	5
14.	Ива корзиночная *Salix viminalis* L.	к, д	а)	–	5
15.	Ива пепельная *Salix cinerea* L.	к	а)	–	6
16.	Ива пятитычинковая *Salix pentandra* L.	к, д	а)	–	5
17.	Ива росистая *Salix rorida* Laksch.	к, д	а)	–	5
18.	Ива трехтычинковая *Salix triandra* L.	к, д	а)	–	5
19.	Ива шерстистопобеговая *Salix dasyclados* Wimm.	к, д	–	–	5
20.	Калина обыкновенная *Viburnum opulus* L.	к	–	–	4
21.	Карагана древовидная *Caragana arborescens* Lam.	к	а)	–	4
22.	Кизильник черноплодный *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt	к	б)	–	–
23.	Крушина ольховидная, ломкая *Frangula alnus* Mill	к	–	–	4
24.	Крыжовник игольчатый *Grossularia acicularis* (Smith) Spach	к	–	–	5
25.	Липа сибирская *Tilia sibirica* Bayer	д	в)	–	–
26.	Лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb.	д	а)	27	5
27.	Малина обыкновенная *Rubus idaeus* L.	к	–	–	6
28.	Ольховник кустарниковый, ольха кустарниковая *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar (*Alnus fruticosa* Rupr.)	к	–	–	4
29.	Пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb.	д	–	14	5
30.	Рябина сибирская *Sorbus sibirica* Hedl.	д, к	б)	–	5
31.	Свидина белая, дерен белый *Swida alba* (L.) Opiz	к	б)	–	4
32.	Смородина колосистая *Ribes spicatum* Robson. (*R. hispidulum*)	к	–	–	4
33.	Смородина темно-пурпуровая *Ribes atropurpureum* C.A. Mey.	к	–	–	4
34.	Смородина черная *Ribes nigrum* L.	к	–	–	4

Таблица 1. Окончание

№	Вид	Жизненная форма*	Степень пригодности вида для лесной рекультивации**	Пригодность к рекультивации, баллы***	Степень натурализации на отвалах****
35.	Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L.	д	а)	25	6
36.	Сосна сибирская *Pinus sibirica* De Tour	д	–	16	5
37.	Таволга дубравколистная *Spiraea chamaedrifolia* L.	к	–	–	5
38.	Таволга средняя *Spiraea media* Franz Schmidt	к	б)	19	5
39.	Тополь белый *Populus alba* L.	д	–	23	–
40.	Тополь дрожащий, осина *Populus tremula* L.	д	–	22	6
41.	Тополь лавролистный *Populus laurifolia* Ledeb.	д	–	–	4
42.	Тополь черный, осокорь *Populus nigra* L.	д	–	–	5
43.	Черемуха обыкновенная *Padus avium* Mill.	д, к	в)	–	5
44.	Шиповник иглистый *Rosa acicularis* Lindl.	к	б)	20	5
45.	Шиповник майский *Rosa majalis* Herrm.	к	–	18	5

* Жизненная форма (по И.М Красноборову с соавт., 2001): д – дерево; к – кустарник, к, д – вид может иметь и форму дерева, и форму кустарника.

** Степень пригодности вида для лесной рекультивации (по Л.П. Бараннику, А.М. Калинину, 1976): а) безусловно пригодные – хорошо приживаются и дают прирост в большинстве местоположений на отвалах; б) ограниченно пригодные – требующие определенных условий; в) мало или сомнительно пригодные – имеющие низкий прирост или плохо приживающиеся.

*** Пригодность к рекультивации, баллы (по Е.А. Ворончихиной, 2010). Учитывались такие параметры, как мелиоративные свойства вида, скорость роста, устойчивость к вредителям и болезням, показатели устойчивости к эдафическим факторам, морозо-, свето-, засухо-, пожаро-, ветроустойчивость, требовательность к качеству почвенного плодородия и атмосферного воздуха. Чем больше сумма баллов, тем перспективнее вид для использования его в рекультивации нарушенных ландшафтов. Для аборигенных растений Кемеровской области значения колеблются от 14 (пихта сибирская) до 25 (береза повислая) баллов.

**** Степень натурализации (по А.Н. Куприянову с соавт., 2011): 1–3 степень – в разной степени ненатурализовавшиеся на отвалах виды; 4 – виды, натурализовавшиеся, но не образующие самосев или поддерживающие свою численность вегетативным способом; 5 – виды, натурализовавшиеся, образующие самосев, но не являющиеся эдификаторами растительных сообществ на отвалах; 6 – виды, полностью натурализовавшиеся, являющиеся эдификаторами сообществ на отвалах.

***** Информация об этом виде растения отсутствует в соответствующей монографии.

терева, этими ягодами питаются различные, кочующие зимой, воробинообразные птицы (рябинник *Turdus pilaris* (L., 1758), свиристель *Bombycilla garrulus* (L., 1758), щур *Pinicola enucleator* (L., 1758) и др.), а если ягода полностью не выедается, то тетерев может всю зиму провести в зарослях облепихи. С первых дней жизни тетеревиные выкармливаются насекомыми, затем в их рационе начинает преобладать растительная пища: сначала это почки, листья, бутоны; в конце лета в рационе существенную часть составляют сочные плоды (рябина сибирская, шиповник, брусника, голубика, малина обыкновенная, боярышник кровавокрасный). Зимой, по мере объедания сочных плодов, птицы переходят на питание грубой пищей (тонкие побеги и почки различных кустарников, преимущественно ив, хвоя пихты, сосны обыкновенной, сосны сибирской, почки и сережки различных берез, кедровые орехи и т.д.). В районе исследований тетерева избегали сосновых массивов и черневой тайги, предпочитая заросли облепихи и смешанные осиново-березовые леса на участках самозарастания. Несмотря на то, что облепиха крушиновидная является адвентивным видом, со временем выпадающим из сформированных сообществ, следует отметить ее положительную роль в восстановлении фаунистического разнообразия. Кроме того, в летний период она становится привлекательной для гнездования многих воробьинообразных птиц.

Облепиховые заросли привлекательны также для зайца-беляка и обыкновенной лисицы. Разбор следов показал, что плотное переплетение кустов, перемежающихся открытыми и хорошо просматриваемыми пространствами, создает хорошие условия для укрытий зайца-беляка, так как преследование его лисицей сквозь густой кустарник затруднено. Численность зайца здесь практически не отличается от контрольного участка, лисицы – несколько ниже. Колонок также встречается в облепиховых зарослях, хотя численность его вдовое ниже, чем в тайге.

Косуля сибирская, обычная для исходных сообществ, в облепиховые заросли почти не заходит. В летний период она питается различными травянистыми растениями. Зимой, помимо трав, добываемых из-под снега, косуля переходит на рацион из молодых побегов сосны обыкновен-

Таблица 2. Древесные растения, являющиеся кормовыми для основных промысловых птиц и млекопитающих*

Растения	Птицы	Травоядные млекопитающие	Число видов птиц	Число видов зверей	Всего
Ива (29 видов)	Рябчик, глухарь, белая куропатка, тундряная куропатка, заяц-беляк	Косуля, лось, заяц-беляк, бобр	5	4	9
Береза (5 видов)	Рябчик, глухарь, белая куропатка, тундряная куропатка, тетерев	Лось, заяц-беляк, бобр	5	3	8
Рябина сибирская	Рябчик, глухарь, белая куропатка, рябинник	Косуля, лось, заяц-беляк	4	3	7
Осина	Рябчик, глухарь	Косуля, лось, заяц-беляк, бобр	2	4	6
Брусника	Рябчик, глухарь, белая куропатка, тетерев	Косуля, лось	4	2	6
Голубика	Глухарь, белая куропатка, тетерев	Косуля, лось	3	2	5
Сосна сибирская	Ррябчик, глухарь, тетерев	Косуля, лось	3	2	5
Шиповник (2 вида)	Рябчик, глухарь, белая куропатка, тетерев	–	4	0	4
Лиственница сибирская	Глухарь, белая куропатка	Косуля, заяц-беляк	2	2	4
Ольха кустарниковая	Рябчик, тундряная куропатка, тетерев	Лось	3	1	4
Малина обыкновенная	Рябчик, тетерев	Лось	2	1	3
Смородина (5 видов)	Рябчик, тетерев	Лось	2	1	3
Сосна обыкновенная	Глухарь	Косуля, лось	1	2	3
Черемуха обыкновенная	Рябчик	Лось, заяц-беляк	1	2	3
Калина обыкновенная	Рябчик, тетерев	Лось	2	1	3
Боярышник (2 вида)	Рябчик, рябинник	–	2	0	2
Ель сибирская	Глухарь	Лось	1	1	2
Жимолость (4 вида)	Тетерев	Косуля	1	1	2
Клюква (2 вида)	Рябчик, глухарь	–	2	0	2
Пихта сибирская	Рябчик	Косуля	1	1	2
Тополь белый	–	Косуля, бобр	0	2	2
Тополь лавролистный	–	Косуля, бобр	0	2	2
Тополь черный, осокорь	–	Косуля, бобр	0	2	2
Кизильник черноплодный	–	Косуля	0	1	1
Крушина ольховидная, ломкая	–	Лось	0	1	1
Липа сибирская	–	Лось	0	1	1
Можжевельник обыкновенный	–	Лось	0	1	1
Можжевельник сибирский	–	Лось	0	1	1
Спирея (6 видов)	–	Косуля	0	1	1

* По данным: Банников, Успенский, 1973; Макридин и др., 1978; Филонов, 1983; Савченко И., Савченко, А., 2009; Фетисов, 2010; Савченко и др., 2011а, б; Борщевский, Куприянов, 2010; Борщевский, 2011; Алексеев, 2013; Косыгин, 2013; Феоктистова и др., 2013; Валуев, Загорская, 2014; Савин, 2017; Шмитов, Николаев, 2018; Коколова, 2019; Павлов, 2020.

Таблица 3. Численность промысловых зверей на различных участках рекультивации, особей/1000 га

Вид	Рекультивация		Самозарастание	Контроль
	облепихой крушиновидной	сосной обыкновенной		
Колонок	12.8	1.4	0	25.6
Лисица обыкновенная	11.6	12.7	3.3	15.6
Заяц-беляк	25.3	33.7	19.3	25.8
Косуля сибирская	0	0	5.1	9.3

ной, сосны сибирской, лиственницы и пихты. Из лиственных деревьев и кустарников косули отдают предпочтение осине, различным ивам, рябине сибирской, голубике и жимолости.

Молодые сосняки, сформировавшиеся на рекультивированных отвалах, создают благоприятные средообразующие условия для зайца-беляка, численность которого здесь оказалась значительно выше, чем на примыкающих нетронутых участках черневой тайги. Численность лисицы здесь также достаточно высока. Колонок и рябчик встречаются единично, косуля и тетерев не обнаружены. Тем не менее зрелые перегущенные сосновые леса никакими животными практически не посещаются, их следы обнаруживаются в основном по опушечной линии.

Самозарастающие отвалы в целом оказались не слишком благоприятными для проживания промысловых животных. Здесь были отмечены рябчик, заяц-беляк, лисица и сибирская косуля, но численность этих видов существенно ниже, чем на таежных участках.

Условия в сосновых лесах и облепиховых зарослях непригодны для обитания бобра, в то время как на самозарастающем участке благодаря наличию осины и ручьев сформировались условия, благоприятные для поселения животных этого вида. Об этом свидетельствуют многочисленные погрызы на стволах и плотины на ручье.

Результаты ЗМУ в районе исследования не выявили обитания европейского лося *Alces alces* (L., 1758), поэтому привлекательность тех или иных древесных растений мы можем оценивать только исходя из литературных источников. В его рационе питания основным кормом являются: молодые побеги пихты сибирской, сосны обыкновенной, сосны сибирской, ели сибирской, осины, различные ивы, причем у пихты и осины помимо побегов лось объедает и кору дерева. В случае дефицита этих пород деревьев лось может переходить на питание побегами берез (Филонов, 1983; Савин, 2017; собственные данные).

Для мелких млекопитающих немаловажным аспектом является мощность насыпного плодородного слоя. На территориях, при рекультивации которых не был нанесен почвенный слой, даже спустя 40 лет обилие мелких млекопитающих остается катастрофически низким. В нашем случае на рекультивированном участке без нанесения плодородного слоя с 8 июня по 11 июля 2020 г. в ловчую канавку было отловлено всего 9 особей пяти видов. На площадке, где был нанесен почвенный слой мощностью 70–100 см, за этот же период было отловлено 53 особи 12 видов. На контрольном участке черневой тайги число отловленных животных составило 157 особей 13 видов (Ilyashenko et al., 2020).

Наиболее оптимальные условия для обитания большего числа видов животных формируются лишь при высоком разнообразии растительного покрова и сложном строении фитоценозов, чему способствует мозаичность пространства.

Многим представителям животного мира для нормальной жизнедеятельности необходимо три зоны: размножения, отдыха и питания, при этом все они в идеале должны входить в границы индивидуального участка. Поэтому формируемый в процессе рекультивации лес должен выполнять две основные функции – кормовую и защитную для успешного размножения и отдыха. Таким образом, широкое введение монокультур, практикуемое в настоящее время при проведении рекультивации отвалов, нежелательно как с позиции формирования устойчивых растительных сообществ, так и с позиции сохранения фаунистического разнообразия. В условиях отвалов смешанные многовидовые растительные сообщества более устойчивы, чем монокультуры, за счет более полного использования среды и разнокачественного фитомелиоративного эффекта (Воронина, 2009).

Рекультивируемая территория должна не просто включать в себя как можно большее число древесных пород, посаженных с определенным интервалом, но и предполагать создание мозаики

жизненно важных стаций. Посадку растений необходимо осуществлять небольшими массивами, группами, куртинами, с засевом расстояний между ними смесями многолетних трав с обязательным включением представителей бобовых для фиксации азота. Группы и куртины могут состоять как из деревьев, так и кустарников (Ковалевский и др., 2020).

Для создания благоприятных кормовых и защитных условий для травоядных животных на отдельных площадках размером 2 × 1 м необходимо проводить загущение насаждений на уровне 10–15 тыс. саженцев на 1 га, причем на одном гектаре необходимо закладывать 300–600 таких площадок, равноудаленных друг от друга. Помимо этого, в случае повышения численности парнокопытных, которые зимой переходят на питание веточным кормом и корой различных деревьев, загущенные посадки способствуют защите части деревьев от объедания. Введение большого числа кустарников создаст защитные условия для гнездования воробьинообразных птиц. Осенью и зимой плодоносящие кустарники смогут выполнять функцию кормовой стации (Лучникова и др., 2020). Основываясь на биологии большинства травоядных млекопитающих (Юргенсон, 1968, 1973; Ильинский, Ладова, 1976), ожидается, что подобные загущенные насаждения, чередующиеся с разреженными пространствами, будут способствовать формированию мозаичности растительного сообщества, так необходимой для удовлетворения различных потребностей животных.

Абсолютное большинство крупных зверей и птиц характеризуется относительно низкой плодовитостью, проявляет гнездовой консерватизм и не склонно к немедленному заселению молодых и незрелых лесов. Поэтому по мере развития фитоценотического сообщества, примерно через 30–40 лет после посадки деревьев и кустарников, необходимо провести мероприятия по обеспечению расселения объектов животного мира.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях техногенного экотопа экологическая реставрация в полном понимании этого слова, к сожалению, становится крайне затратной. Однако даже в сложившейся ситуации необходимо приложить все возможные усилия для восстановления природных сообществ наиболее приближенных к коренным, а не проводить формирование монокультурных насаждений.

Результаты ЗМУ показали, что даже успешные 40-летние моновидовые посадки сосны обыкновенной на рекультивированных участках в отношении численности животных значительно беднее, чем коренные сообщества.

Облепиха крушиновидная в сочетании с прилегающими смешанными лесами создает благоприятные условия для целого спектра видов животных, но она оказалась не способна к самовосстановлению и по мере старения постепенно выпадает из растительного сообщества. Поэтому наиболее оптимальным будет использование аборигенных плодоносящих кустарников.

Самозарастающие березой, осиной и пихтой участки, примыкающие к массивам черневой тайги, в фаунистическом отношении схожи с ними по видовому составу, но отличаются более низкими показателями численности промысловых видов.

С целью создания наиболее благоприятных условий для сохранения фаунистического разнообразия, рекультивируемая территория должна не просто включать в себя как можно большее число древесных пород, однородно посаженных с определенным интервалом, но и предполагать создание жизненно важных стаций для животных. Она должна представлять собой мозаичный ландшафт, составленный из различных пород древесных растений, посаженных группами и куртинами. Если вершины и южные экспозиции отвалов из-за жестких условий возможно рекультивировать только ксерофитными растениями, что также способствует повышению мозаичности ландшафта, то в межотвальных впадинах и на северных и северо-восточных экспозициях необходимо мозаичное высаживание различных групп растений в соответствии с природной зоной, с обязательным включением плодово-ягодных деревьев и кустарников. Из-за недостатка азота в техногенных грунтах в посадочный материал необходимо обязательно включать представителей семейства Бобовые и другие растения, способные фиксировать атмосферный азот.

Так как создание мозаичных ландшафтов требует большого спектра высаживаемых древесных пород, многие из которых более чувствительны к условиям окружающей среды, необходимо предусмотреть мероприятия по уходу, учету и контролю в течение первых 3–5 лет. Для привлечения различных видов животных, в том числе промысловых, необходимо создать чередующиеся участки хвойных, лиственных и смешанных насаждений и предусмотреть создание так называемых “кормовых полян”, представленных большим числом ценных кормовых деревьев и кустарников с загущенными посадками на отдельных участках.

Так как наибольшая плотность животных отмечается на экотонных участках, при рекультивации необходимо предусмотреть формирование протяженной опушечной линии с закладкой лесных полян.

Следует отметить, что естественное расселение животных на рекультивированных участках,

зачастую расположенных на значительном удалении от естественных сообществ, маловероятно. Исходя из этого, рекомендуем по мере развития фитоценотического сообщества и формирования благоприятных условий проводить мероприятия по расселению объектов животного мира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Н. Питание глухаря *Tetrao urogallus* на Южном Урале // Русский орнитологический журн. 2013. Т. 22. № 917. С. 2447–2449.

Банников А.Г., Успенский С.М. Охотничье-промысловые звери и птицы СССР. М.: Лесн. пром-ность, 1973. 166 с.

Баранник Л.П. Эколого-биологические основы лесной рекультивации техногенных земель Кузбасса: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук (по специальностям: 03.00.05 – ботаника; 03.00.16 – экология). Новосибирск, 1992. 33 с.

Баранник Л.П., Калинин А.М. Лес на “промышленных пустынях”. Кемерово: Кемеровское книжное изд-во, 1976. 64 с.

Баранник Л.П., Уфимцев В.И. Естественное лесовозобновление на отвалах вскрышных пород угольных разрезов Кузбасса // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса: Матер. Всеросс-й конф. с участием иностранных ученых. Красноярск, 23–25 сентября 2009 г. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2009. С. 31–34.

Борщевский В.Г. Материалы по питанию рябчика *Tetrastes bonasia* в Московской области // Русский орнитологический журн. 2011. Т. 20. № 679. С. 1567–1591.

Борщевский В.Г., Купрянов А.Г. Осенне-зимнее питание глухаря *Tetrao urogallus* на севере Западной Сибири // Русский орнитологический журн. 2010. Т. 19. № 557. С. 478–486.

Валуев К.В., Загорская В.В. К рациону питания тетерева *Lyrurus tetrix* в Башкирии // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2014. № 5. С. 26–27.

Воронина Л.А. Мелиоративная роль древесных пород при лесной рекультивации отвалов Южного Кузбасса: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук (по специальностям: 03.00.16 – экология; 06.01.02 – мелиорация, рекультивация и охрана земель). Барнаул, 2009. 19 с.

Ворончихина Е.А. Рекультивация нарушенных ландшафтов: теория, технологии, региональные аспекты: монография. Пермь: Изд-во ПГУ, 2010. 165 с.

Губанов И.А., Крылова И.Л., Тихонова В.Л. Дикорастущие полезные растения СССР. М.: Мысль, 1976. 360 с.

Ильинский В.О., Ладова Л.А. Опыт комплексного ведения лесного и охотничьего хозяйства. М.: Лесн. пром-ность, 1976. 120 с.

Климова О.А. Естественное лесосвозобновление на отвалах Кедровского угольного разреза // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 1(39). С. 8–9.

Ковалевский А.В., Тарасова И.В, Лучникова Е.М., Филиппова А.В., Воронина Л.А., Гашков С.И., Ильяшенко В.Б., Зубко К.С., Ефимов Д.А. Биологическая рекультивация горных отвалов угольных предприятий с позиции сохранения фаунистического разнообразия // Углехимия и экология Кузбасса. Кемерово: ФИЦ УУХ СО РАН, 2020. С. 17.

Коколова Л.М. Тетерев (*Lyrurus tetrix*) в Якутии, среда обитания и питание // Астраханский вестник экологического образования. 2019. № 6(54). С. 183–187.

Копытов А.И., Куприянов А.Н. Новая стратегия развития угольной отрасли Кузбасса и решение экологических проблем // Уголь. М., 2019. № 11(1124). С. 89–93.

Косыгин Г.М. Особенности зимнего питания тетерева *Lyrurus tetrix* и ворона *Corvus corax* в Ленском районе Якутии // Русский орнитологический журн. 2013. Т. 22. № 886. С. 1532–1533.

Красноборов И.М., Крапивкина И.Д., Ломоносова М.Н., Будникова Г.П., Шауло Д.Н., Волобаев П.А., Мальцева А.Т., Яковлева Г.И., Красников А.А., Вибе Е.И., Доронькин В.М., Байков К.С., Тупицына Н Н., Герман Д.А., Вылцан Н.Ф., Гуреева И.И. Определитель растений Кемеровской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 477 с.

Кузякин В.А. Учет численности охотничьих животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 320 с.

Куприянов А.Н., Манаков Ю.А. Закономерности восстановления растительного покрова на отвалах Кузбасса // Сибирский лесной журн. 2016. № 2. С. 51–58.

Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Лазарев К.С. Натурализация древесных растений на отвалах горных пород Кузбасса // Вестник Красноярского гос. аграрного университета. 2011. № 9(60). С. 130–133.

Куприянов А.Н., Морсакова Ю.В. Естественное зарастание отвалов Кузбасса // Вестник Кузбасского гос. технического университета. 2006. № 3(54). С. 48–51.

Лучникова Е.М., Ковалевский А.В., Тарасова И В., Филиппова А.В., Гашков С.И., Ильяшенко В.Б., Сметанин А.А., Ефимов Д.А., Зубко К.С., Андреев Б.Г., Теплова Н.С. Рекультивация с использованием облепихи как фактор привлечения охотничье-промысловых птиц // Орнитологические исследования в странах Северной Евразии: Тезисы XV Междунар. орнитолог. конф. Северной Евразии, посвященной памяти акад. М.А. Мензбира (165-летию со дня рождения и 85-летию со дня смерти). Минск: Беларуская навука, 2020. С. 286–287.

Макридин В.П., Верещагин Н.К, Тарянников В.И., Калецкий А.А., Свиридов Н.С., Баскин Л.М., Лавов М.А., Размахнин В.Е., Устинов С.К., Фадеев Е.В. Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесн. пром-ность, 1978. 295 с.

Манаков Ю.А. Сохранение биологического разнообразия при угледобыче в России // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Сбор. матер. докл. V Междунар. конф. (Кемерово, 2–3 октября 2018 г.). Кемерово: ФИЦ УУХ СО РАН, 2018. С. 16–19.

Манаков Ю.А., Куприянов А.Н. Диагностические критерии сингенетических сукцессий на отвалах Кузбасса //

Экология урбанизированных территорий. 2009а. № 2. С. 82–85.

Манаков Ю.А., Куприянов А.Н. Критерии для диагностики первичных стадий сукцессий на отвалах Кузбасса // Горный информационно-аналитический бюллетень. М., 2009б. Вып. 7. № 12. С. 186–193.

Методические указания по осуществлению органами исполнительной власти субъектов Российской Федерации переданного полномочия Российской Федерации по осуществлению государственного мониторинга охотничьих ресурсов и среды их обитания методом зимнего маршрутного учета. Приложение к приказу Минприроды России от 11 января 2012 г. № 1.

Павлов Б.М. О питании белой *Lagopus lagopus* и тундряной *L. mutus* куропаток на Таймыре в снежный период // Русский орнитологический журн. 2020. Т. 29. № 1874. С. 162–164.

Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.

Савин В.В. Специфика питания лосей в зимний период // Вестник биотехнологии. 2017. № 2(12). С. 14.

Савченко И.А., Литвиненко Н.А., Савченко А.П. Об особенностях летне-осеннего питания рябчика *Tetrastes bonasia* (L.) Обь-Енисейского междуречья // Вестник Красноярского гос. аграрного университета. 2011а. № 1(52). С. 93–97.

Савченко И.А., Литвиненко Н.А., Савченко А.П., Степанов Н.В. Осеннее питание обыкновенного глухаря (*Tetrao urogallus* L.) Центральной Сибири // Там же. 2011б. № 9(60). С. 140–144.

Савченко И.А., Савченко А.П. К особенностям предзимнего питания рябчика (*Tetrastes bonasia* (L.) в подтайге Центральной Сибири // Там же. 2009. № 12(39). С. 85–90.

Состояние окружающей природной среды Кемеровской области в 1998 г.: Доклад государственного комитета по охране окружающей среды Кемеровской области. Кемерово, 1999. 182 с.

Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Куприянов О.А. Влияние угледобычи на разнообразие и экологическую структуру растительного покрова низкогорий Кузнецкого Алатау // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2016. № 22. С. 90–99.

Трефилова О.В., Беланов И.П., Уфимцев В.И., Ефимов Д.Ю. Эффекты фитогенного поля сосны в различных климатических условиях // Лесоведение. 2021. № 2. С. 156–172.

Уфимцев В.И. Опыт и современное состояние лесной рекультивации в Кузбассе // Сибирский лесной журн. 2017. № 4. С. 12–27.

Уфимцев В.И., Манаков Ю.А. Условия произрастания сосны обыкновенной на эмбриоземах Кузбасса // Вестник Алтайского гос. аграрного университета. 2011. № 3(77). С. 64–67.

Уфимцев В.И., Манаков Ю.А., Куприянов А.Н. Методические рекомендации по лесной рекультивации нарушенных земель на предприятиях угольной промышленности в Кузбассе. Кемерово: КРЭОО “Ирбис”, 2017. 44 с.

Феоктистова Я.А., Загорская В.В., Валуев В.А., Книсс В.А. Особенности осеннего питания рябчика *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758) в республике Башкортостан // Башкирский орнитологический вестник. 2013. № 11. С. 24–29.

Фетисов А.С. Материалы по питанию тетерева *Lyrurus tetrix* в юго-восточной части Прибайкалья // Русский орнитологический журн. 2010. Т. 19. № 579. С. 1087–1121.

Филонов К.П. Лось. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 246 с.

Флора Сибири: в 14 т. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae / Под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.

Флора Сибири: в 14 т. Rosaceae / Под ред. А.В. Положего, Л.И Малашевой. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.

Флора Сибири: в 14 т. Salicaceae – Amaranthaceae / Под ред. И.М. Красноборова, Л. И. Малашевой. Новосибирск: Наука, 1992. Т. 5. 312 с.

Флора Сибири: в 14 т. Berberidaceae – Grossulariaceae / Под ред. Л.И Малашевой Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 7. 312 с.

Флора Сибири: в 14 т. Fabaceae (Leguminosae) / Под ред. А.В. Положего, Л.И Малашевой. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 9. 280 с.

Флора Сибири: в 14 т. Geraniaceae – Cornaceae / Под ред. Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 10. 254 с.

Флора Сибири: в 14 т. Solanaceae – Lobeliaceae / Под ред. А.В. Положего, Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 12. 208 с.

Флора Сибири: в 14 т. Дополнения и исправления / Под ред. Л.И Малашевой, Г.А. Пешковой, К.С. Байкова. Новосибирск: Наука, 2003. Т. 14. 188 с.

Шмитов А.Ю., Николаев В.И. О некоторых особенностях питания глухаря *Tetrao urogallus* на болотах Тверской области // Русский орнитологический журн. 2018. Т. 27. № 1667. С. 4524–4526.

Юргенсон П.Б. Охотничьи звери и птицы. М.: Лесн. пром-сть, 1968. 308 с.

Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 176 с.

Ilyashenko V.B., Luchnikova E.M., Danilov V.N., Kovalevsky A.V., Zubko K.S. // Dynamics of mouse-like rodent communities in anthropogenically disturbed territories of the southeast of Western Siberia (Kemerovo region, Russia) Zoodiversity. 2020. V. 54(6). P. 487–492.

Manakov Y., Kupriyanov A. The Best Available Techniques for Disturbed Lands Reclamation in Kuzbass // IIIrd International innovative mining symposium. Paris: EDP Sciences, 2018. P. 1–4.

Forest Reclamation of the Coal Dumps from the Perspective of Preserving the Fauna Diversity on the Example of the Kuznetsk Coal Basin

A. V. Kovalevskiy[1, 2, *], I. V. Tarasova[1], Ye. M. Luchnikova[1], A. V. Filippova[1], L. A. Voronina[3], S. I. Gashkov[3], V. B. Il'yashenko[1], K. S. Zubko[1], A. V. Smetanin[1, 4], and D. A. Yefimov[1]

[1]*Kemerovo State University, Krasnaya st., 6, Kemerovo, 650000 Russia*

[2]*Kemerovo State Agricultural Institute, Markovtseva st., 5, Kemerovo, 650056 Russia*

[3]*Tomsk State University, Lenin ave., 36, Tomsk, 634050 Russia*

[4]*Kemerovo Regional Society of Hunters and Fishermen, Tushinskaya st., 19, Kemerovo, 650021 Russia*

**E-mail: passer125@yandex.ru*

As a result of active development of coal seams, up to several thousand hectares of natural landscapes are destroyed annually on the of the Kuznetsk Basin. Biological reclamation of lands disturbed by mining operations is aimed at preventing erosion and at rapid restoration of plant communities. This approach does not take into account the biological needs of the fauna component of the biocenosis at all. Scots pine, widely used in Siberia for reclamation, forms thickened dead-cover communities with few species involved, where even after 40 years the diversity of plants and animals does not reach even half of the species composition of natural biotopes. Modern concepts of the biological diversity conservation call for reclamation in line with ecological restoration. In order to preserve biological diversity, native plants of the corresponding natural zone should be used for reclamation. As an additional burden comes the formation of a favourable habitat for the animals. For a comfortable existence, animals need breeding, feeding and resting zones, each of which must meet certain environmental conditions. Ideally, they should be all situated within the boundaries of the animal's individual area. Therefore, when restoring disturbed landscapes, it is necessary to use as many species of trees and shrubs as possible, planted in a mosaic pattern by biogroups and clumps. The proportion of shrubs should be about 50%. Since the greatest abundance of animals is observed in ecotone areas, it is necessary to provide for the formation of an extended forest edge line, the presence of "forest glades" and the planting of fruit bushes and trees that perform forage functions. It is the formation of mosaic plantations that will create protective and forage conditions necessary for animals to live in reclaimed territories.

Keywords: coal mining, environmental crisis, biodiversity, dendroflora, fauna.

Acknowledgements: The study has been carried out with the financial support from RFBR № 20-44-420008.

REFERENCES

Alekseev V.N., Pitanie glukharya *Tetrao urogallus* na Yuzhnom Urale (Food of the capercaillie *Tetrao urogallus* in the Southern Urals), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2013, Vol. 22, No. 917, pp. 2447–2449.

Bannikov A.G., Uspenskii S.M., *Okhotnich'e-promyslovye zveri i ptitsy SSSR* (Hunting animals and birds of the USSR), Moscow: Lesn. prom-nost', 1973, 166 p.

Barannik L.P., *Ekologo-biologicheskie osnovy lesnoi rekul'tivatsii tekhnogennykh zemel' Kuzbassa. Avtoref. diss. d-ra biol. nauk* (Ecological and biological foundations of forest reclamation of technogenic lands in Kuzbass. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Novosibirsk: 1992, 33 p.

Barannik L.P., Kalinin A.M., *Les na "promyshlennykh pustynyakh"* (Forest in "industrial deserts"), Kemerovo: Kemerovskoe knizhnoe izd-vo, 1976, 64 p.

Barannik L.P., Ufimtsev V.I., Estestvennoe lesovozobnovlenie na otvalakh vskryshnykh porod ugol'nykh razrezov Kuzbassa (Natural reforestation on overburden earthboards of Kuzbass coal mines), *Ekologo-geograficheskie aspekty lesoobrazovatel'nogo protsessa* (Ecological and geographical aspects of the forest formation process), Proc. of All-Russian Conf. with Int. Partisipation, Krasnoyarsk, 23–25 September, 2009, Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2009, pp. 31–34.

Borshchevskii V.G., Kupryanov A.G., Osenne-zimnee pitanie glukharya *Tetrao urogallus* na severe Zapadnoi Sibiri (Autumn and winter diet of the capercaillie *Tetrao urogallus* in northern part of Western Siberia), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 19, No. 557, pp. 478–486.

Borshchevskii V.G., Materialy po pitaniyu ryabchika Tetrastes bonasia v Moskovskoi oblasti (Materials on feeding of the hazel grouse *Tetrastes bonasia* in Moscow region), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2011, Vol. 20, No. 679, pp. 1567–1591.

Feoktistova Ya.A., Zagorskaya V.V., Valuev V.A., Kniss V.A., Osobennosti osennego pitaniya ryabchika *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758) v respublike Bashkortostan (Peculiarities of autumn feeding of hazel grouse *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758) in the Republic of Bashkortostan), *Bashkirskii ornitologicheskii vestnik*, 2013, No. 11, pp. 24–29.

Fetisov A.S., Materialy po pitaniyu tetereva *Lyrurus tetrix* v yugo-vostochnoi chasti Pribaikal'ya (Materials on food of the black grouse *Lyrurus tetrix* in South-eastern Pribaikalie), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 19, No. 579, pp. 1087–1121.

Filonov K.P., *Los'* (Moose), Moscow: Lesn. prom-st', 1983, 246 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Berberidaceae – Grossulariaceae (Flora of Siberia: in 14 volumes. Berberidaceae – Grossulariaceae), Novosibirsk: Nauka, 1994, Vol. 7, 312 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Dopolneniya i ispravleniya (Flora of Siberia: in 14 volumes. Additions and Corrections), Novosibirsk: Nauka, 2003, Vol. 14, 188 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Fabaceae (Leguminosae) (Flora of Siberia: in 14 volumes. Fabaceae (Leguminosae)), Novosibirsk: Nauka, 1994, Vol. 9, 280 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Geraniaceae – Cornaceae (Flora of Siberia: in 14 volumes. Geraniaceae – Cornaceae), Novosibirsk: Nauka, 1996, Vol. 10, 254 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae (Flora of Siberia: in 14 volumes. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae), Novosibirsk: Nauka, 1988, 200 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Rosaceae (Flora of Siberia: in 14 volumes. Rosaceae), Novosibirsk: Nauka, 1988, 200 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Salicaceae – Amaranthaceae (Flora of Siberia: in 14 volumes. Salicaceae – Amaranthaceae), Novosibirsk: Nauka, 1992, Vol. 5, 312 p.

Flora Sibiri: v 14 t. Solanaceae – Lobeliaceae (Flora of Siberia: in 14 volumes. Solanaceae – Lobeliaceae), Novosibirsk: Nauka, 1996, Vol. 12, 208 p.

Gubanov I.A., Krylova I.L., Tikhonova V.L., *Dikorastushchie poleznye rasteniya SSSR* (Wild useful plants of the USSR), Moscow: Mysl', 1976, 360 p.

Il'inskii V.O., Ladova L.A., *Opyt kompleksnogo vedeniya lesnogo i okhotnich'ego khozyaistva* (Experience in integrated forestry and hunting), Moscow: Lesn. prom-nost', 1976, 120 p.

Ilyashenko V.B., Luchnikova E.M., Danilov V.N., Kovalevsky A.V., Zubko K.S., Dynamics of mouse-like rodent communities in anthropogenically disturbed territories of the southeast of Western Siberia (Kemerovo region, Russia), *Zoodiversity*, 2020, Vol. 54(6), pp. 487–492.

Klimova O.A., Estestvennoe lesosvozobnovlenie na otvalakh Kedrovskogo ugol'nogo razreza (Natural forest regeneration on the waste dumps of Kedrovsky coal mine), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 1(39), pp. 8–9.

Kokolova L.M., Teterev (*Lyrurus tetrix*) v Yakutii, sreda obitanie i pitanie (Grouse (*Lyrurus tetrix*) in Yakutia, environment habitation and feed), *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniya*, 2019, No. 6(54), pp. 183–187.

Kopytov A.I., Kupriyanov A.N., Novaya strategiya razvitiya ugol'noi otrasli Kuzbassa i reshenie ekologicheskikh problem (A new strategy for the development of the coal industry of Kuzbass and solving environmental problems), *Ugol'*, 2019, No. 11(1124), pp. 89–93.

Kosygin G.M., Osobennosti zimnego pitaniya tetereva *Lyrurus tetrix* i vorona *Corvus corax* v Lenskom raione Yakutii (Features of the winter food of the black grouse *Lyrurus tetrix* and raven *Corvus corax* in the Lena Raion of Yakutia), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2013, Vol. 22, No. 886, pp. 1532–1533.

Kovalevskii A.V., Tarasova I.V., Luchnikova E.M., Filippova A.V., Voronina L.A., Gashkov S.I., Il'yashenko V.B., Zubko K.S., Efimov D.A., Biologicheskaya rekul'tivatsiya gornykh otvalov ugol'nykh predpriyatii s pozitsii sokhraneniya faunisticheskogo raznoobraziya (Biological land restoration of mining dumps of coal enterprises from the standpoint of preserving faunistic diversity), In: *Uglekhimiya i ekologiya Kuzbassa* (Coal Chemistry and Ecology of Kuzbass), Kemerovo: FITs UUKh SO RAN, 2020, pp. 17.

Krasnoborov I.M., Krapivkina I.D., Lomonosova M.N., Budnikova G.P., Shaulo D.N., Volobaev P.A., Mal'tseva A.T., Yakovleva G.I., Krasnikov A.A., Vibe E.I., Doron'kin V.M., Baikov K.S., Tupitsyna N.N., German D.A., Vyltsan N.F., Gureeva I.I., *Opredelitel' rastenii Kemerovskoi oblasti* (Key to plants of Kemerovo Oblast), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2001, 477 p.

Kupriyanov A.N., Manakov Y.A., Lazarev K.S., Naturalizatsiya drevesnykh rastenii na otvalakh gornykh porod Kuzbassa (Wood plant naturalization on the rock dumps in Kuzbass), *Vestnik Krasnoyarskogo gos. agrarnogo unversiteta*, 2011, No. 9(60), pp. 130–133.

Kupriyanov A.N., Manakov Y.A., Zakonomernosti vosstanovleniya rastitel'nogo pokrova na otvalakh Kuzbassa (Regularities of restoration of plant cover on the dumps of the Kuznetsk basin), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 2, pp. 51–58.

Kupriyanov A.N., Morsakova Y.V., Estestvennoe zarastanie otvalov Kuzbassa (Natural overgrowth of Kuzbass dumps), *Vestnik Kuzbasskogo gos. tekhnicheskogo universiteta*, 2006, No. 3(54), pp. 48–51.

Kuzyakin V.A., *Uchet chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh* (Census the number of hunting animals), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2017, 320 p.

Luchnikova E.M., Kovalevskii A.V., Tarasova I.V., Filippova A.V., Gashkov S.I., Il'yashenko V.B., Smetanin A.A., Efimov D.A., Zubko K.S., Andreev B.G., Teplova N.S., Rekul'tivatsiya s ispol'zovaniem oblepikhi kak faktor privlecheniya okhotnich'e-promyslovykh ptits (Reclamation using sea buckthorn as a factor in attracting game birds), *Ornitologicheskie issledovaniya v stranakh Severnoi Evrazii* (Ornithological research in the countries of Northern Eurasia), Proc. of XV International Ornit. Conference of Northern Eurasia, Minsk: Belaruskaya navuka, pp. 286–287.

Makridin V.P., Vereshchagin N.K., Taryannikov V.I., Kaletskii A.A., Sviridov N.S., Baskin L.M., Lavov M.A., Razmakhnin V.E., Ustinov S.K., Fadeev E.V., *Krupnye khishchniki i kopytnye zveri* (Large predators and ungulates), Moscow: Lesn. prom-nost', 1978, 295 p.

Manakov Y., Kupriyanov A., The Best Available Techniques for Disturbed Lands Reclamation in Kuzbass, *IIIrd International innovative mining symposium,* Paris: EDP Sciences, 2018, pp. 1–4.

Manakov Y.A., Kupriyanov A.N., Diagnosticheskie kriterii singeneticheskikh suktsessii na otvalakh Kuzbassa (The diagnostic criteria of the syngenesis successions at the Kuzbass rock dumps), *Ekologiya urbanizirovannykh territorii*, 2009a, No. 2, pp. 82–85.

Manakov Y.A., Kupriyanov A.N., Kriterii dlya diagnostiki pervichnykh stadii suktsessii na otvalakh Kuzbassa (Criteria for diagnostics of primary succussion stages on the rock-dumps of Kuzbass), *Gornyi informatsionno-analiticheskii byulleten'*, 2009б, No. S7, pp. 186–193.

Manakov Y.A., Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya pri ugledobyche v Rossii (The biodiversity conservation in Russian coal mining industry), *Problems of industrial botany in advanced industrial regions*, Proc. of the V International Conference, Kemerovo, 2–3 October, 2018, Kemerovo: FITs UUKh SO RAN, pp. 16–19.

Metodicheskie ukazaniya po osushchestvleniyu organami ispolnitel'noi vlasti sub'ektov Prilozhenie k prikazu Minprirody Rossii ot 11 yanvarya 2012 g. № 1 (Appendix to the order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated January 11, 2012 No. 1).

Pavlov B.M., O pitanii beloi *Lagopus lagopus* i tundryanoi *L. mutus* kuropatok na Taimyre v snezhnyi period (Food of

the willow *Lagopus lagopus* and rock *L. mutus* ptarmigans in Taimyr during the snowy season), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2020, Vol. 29, No. 1874, pp. 162–164.

Ravkin Yu.S., Livanov S.G., *Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya* (Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations), Novosibirsk: Nauka, 2008, 205 p.

Savchenko I.A., Litvinenko N.A., Savchenko A.P., Ob osobennostyakh letne-osennego pitaniya ryabchika *Tetrastes bonasia* (L.) Ob'-Eniseiskogo mezhdurech'ya (About the peculiarities of summer-autumn *Tetrastes bonasia* (L.) hazel grouse nutrition in the Ob-Yenisei interfluve), *Vestnik Krasnoyarskogo gos. agrarnogo universiteta*, 2011a, No. 1(52), pp. 93–97.

Savchenko I.A., Litvinenko N.A., Savchenko A.P., Stepanov N.V., Osennee pitanie obyknovennogo glukharya (*Tetrao urogallus* L.) Tsentral'noi Sibiri (Capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) autumn food in central Siberia), *Vestnik Krasnoyarskogo gos. agrarnogo universiteta,* 2011б, No. 9(60), pp. 140–144.

Savchenko I.A., Savchenko A.P., K osobennostyam predzimnego pitaniya ryabchika (*Tetrastes bonasia* (L.) v podtaige Tsentral'noi Sibiri (To the peculiarities of prewinter hazel grouse (*Tetrastes bonasia* (L.) food in the Central Siberia subtaiga), *Vestnik Krasnoyarskogo gos. agrarnogo universiteta*, 2009, No. 12(39), pp. 85–90.

Savin V.V., Spetsifika pitaniya losei v zimnii period (The specific food of moose during winter), *Vestnik biotekhnologii*, 2017, No. 2, Article 14.

Shmitov A.Yu., Nikolaev V.I., O nekotorykh osobennostyakh pitaniya glukharya Tetrao urogallus na bolotakh Tverskoi oblasti (Some features of the food of the capercaillie *Tetrao urogallus* in moss bogs of the Tver Oblast), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 27, No. 1667, pp. 4524–4526.

Sostoyanie okruzhayushchei prirodnoi sredy Kemerovskoi oblasti v 1998 godu: Doklad gosudarstvennogo komiteta po okhrane okruzhayushchei sredy Kemerovskoi oblasti (The state of the environment in the Kemerovo Region in 1998: Report of the State Committee for Environmental Protection of the Kemerovo Region), Kemerovo, 1999, 182 p.

Strel'nikova T.O., Kupriyanov A.N., Manakov Yu.A., Kupriyanov O.A., Vliyanie ugledobychi na raznoobrazie i ekologicheskuyu strukturu rastitel'nogo pokrova nizkogorii Kuznetskogo Alatau (Influence of coal mining on diversity and ecological structure of vegetation cover of low mountains Kuznetsk Alatau), *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana*, 2016, No. 22, pp. 90–99.

Trefilova O.V., Belanov I.P., Ufimtsev V.I., Efimov D.Yu., Effekty fitogennogo polya sosny v razlichnykh klimaticheskikh usloviyakh (Pine's phytogenic field's effects in different climate condiotions), *Lesovedenie*, 2021, No. 2, pp. 156–172.

Ufimtsev V.I., Manakov Yu.A., Kupriyanov A.N., *Metodicheskie rekomendatsii po lesnoi rekul'tivatsii narushennykh zemel' na predpriyatiyakh ugol'noi promyshlennosti v Kuzbasse* (Methodical recommendations for forest reclamation of disturbed lands at coal industry enterprises in Kuzbass), Kemerovo: KREOO "Irbis", 2017, 44 p.

Ufimtsev V.I., Manakov Yu.A., Usloviya proizrastaniya sosny obyknovennoi na embriozemakh Kuzbassa (Growing conditions of Scots pine on the embryozems of Kuzbass), *Vestnik Altaiskogo gos. agrarnogo universiteta*, 2011, No. 3(77), pp. 64–67.

Ufimtsev V.I., Opyt i sovremennoe sostoyanie lesnoi rekul'tivatsii v Kuzbasse (An experience and contemporary status of forest recultivation in Kuzbass), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 4, pp. 12–27.

Valuev K.V., Zagorskaya V.V., K ratsionu pitaniya tetereva *Lyrurus tetrikh* v Bashkirii (To the diet of the black grouse *Lyrurus tetrix* in Bashkiria), *Materialy po flore i faune Respubliki Bashkortostan*, 2014, No. 5, pp. 26–27.

Voronchikhina E.A., *Rekul'tivatsiya narushennykh landshaftov: teoriya, tekhnologii, regional'nye aspekty* (Reclamation of disturbed landscapes: theory, technologies, regional aspects), Perm: Izd-vo PGU, 2010, 165 p.

Voronina L.A., *Meliorativnaya rol' drevesnykh porod pri lesnoi rekul'tivatsii otvalov Yuzhnogo Kuzbassa. Avtoref. diss. kand. s.-kh. nauk* (Meliorative role of tree species in forest reclamation of dumps of the Southern Kuzbass. Extended abstract of Cand. agric. sci. thesis), Barnaul, 2009, 19 p.

Yurgenson P.B., *Biologicheskie osnovy okhotnich'ego khozyaistva v lesakh* (Biological bases of hunting in forests), Moscow: Lesn. prom-st', 1973, 176 p

Yurgenson P.B., *Okhotnich'i zveri i ptitsy* (Hunting animals and birds), Moscow: Lesn. prom-st', 1968, 308 p.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 523–530

МЕТОДИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 630+582.632

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ВИДОВ БЕРЕЗЫ ПО ФОРМЕ ЛИСТЬЕВ: СРАВНЕНИЕ ДИСКРИМИНАНТНЫХ МЕТОДОВ

© 2021 г. А. А. Маслов*

Институт лесоведения РАН, ул. Советская, 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия

**E-mail: amaslov@ilan.ras.ru*

Поступила в редакцию 20.10.2020 г.
После доработки 28.02.2021 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

Таксономический статус деревьев березы (*Betula pendula, B. pubescens*) определен по листовым параметрам с применением двух дискриминантных функций – *Z* Русанович–Скворцова и *ADF* Atkinson–Colding. Путем сравнения результатов с “эталонными” значениями таксономического статуса (полученными на основании молекулярно-генетического анализа плоидности) установлены процент ошибок в определении таксона по форме листьев, корректность граничных значений функций и наличие гибридов. Результаты расчета функции *Z* Русанович–Скворцова подтвердили возможность разграничения *B. pendula* и *B. pubescens* по форме листьев с измерением четырех линейных параметров. Распределение образцов по результатам молекулярно-генетического анализа плоидности и значениям *Z* с граничным значением 4.1 полностью совпадают. Несмотря на плавное изменение величины *Z* в объединенной выборке из всех образцов, обнаружен разрыв в ряду значений *Z* между двумя видами; в этот разрыв попали только гибридные особи. Для целей разграничения видов березы дискриминантная функция *Z* Русанович–Скворцова обладает явными преимуществами перед дискриминантной функцией *ADF* Atkinson–Colding. Сюда относятся: меньший размер необходимой повторности, однозначность параметров и меньший процент ошибок. Обнаружено, что по критерию *Z* и критерию *ADF* большинство гибридных особей попадает в группу “*B. pubescens*”, что завышает реальный процент березы пушистой в смешанных популяциях за счет гибридных особей.

Ключевые слова: Betula pendula, B. pubescens, гибриды, SSR-маркеры, плоидность, форма листовой пластинки, дискриминантная функция Z Русанович–Скворцова, дискриминантная функция ADF Atkinson–Colding.

DOI: 10.31857/S0024114821050089

Возможности разделения деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth), пушистой (*B. pubescens* Ehrh.) и гибридов между ними на основе молекулярно-генетической оценки уровня плоидности по SSR-маркерам, а также их встречаемость в различных типах леса были рассмотрены нами ранее (Маслов и др., 2019). Показано, что гибриды *B. pendula* × *B. pubescens* являются неотъемлемым компонентом природных сообществ, а определение видов березы по ключам из определителей флоры часто приводит к ошибочным результатам, так как значения признаков встречаются в разных комбинациях. В этой связи большое значение приобретает вопрос возможности разделения видов березы по результатам анализа формы листьев.

Успешные результаты по разделению видов березы по форме листа были получены ранее путем применения дискриминантных методов (Русанович, Скворцов, 1981; Atkinson, Colding, 1986). При этом в работе И.И. Русанович и А.К. Скворцова отсутствуют указания на то, каким образом эталонные образцы относились к тому или иному виду березы. Вероятно, выделение эталонов проводили по совокупности морфологических признаков дерева, что априори закладывает возможность ошибки. В работе M.D. Atkinson и A.N. Codling эталонный таксон определяли путем подсчета числа хромосом. Однако ни в той, ни в другой работе ничего не сказано о гибридах.

В последнее десятилетие разработка различных молекулярно-генетических методов определения видовой принадлежности березы сопровождается изучением морфологических показателей, причем преимущественно по Atkinson–Colding (Wang et al., 2014; Jadwiszczak et al., 2020). В этой связи представляется актуальным провести сравнение дискриминантных методов разделения видов по форме листьев с привлечением объективных данных. Для эталонного разделения видов в данной работе проводилось определение плоидности образцов на основе анализа микроса-

Таблица 1. Число аллельных вариантов SSR-локусов, выявленных в генотипах образцов березы, и соответствующий им таксономический статус (по: Кирьянов и др., 2019, с изменениями)

Тип леса и номер дерева	Локус							Таксономический статус
	L2.2	L5.4	L7.8	L3.1	L7.3	L022	L1.10	
Сф, 221	1	2	2	2	1	1	2	*B. pendula*
Сф, 545	2	2	1	2	2	2	1	*B. pendula*
Сф, 581	4	4	3	4	3	4	1	*B. pubescens*
Чер, 115	2	3	3	3	1	2	3	*B. pendula*×*pubescens*
Чол, 1	3	2	3	3	1	3	2	*B. pendula*× *pubescens*
Чол, 2	4	4	4	4	2	3	4	*B. pubescens*

Примечание. Обозначения типов леса: Сф – сфагновый, Чер – черничный, Чол – черноольшаник.

теллитных спектров (Кирьянов и др., 2019). Цель работы – анализ возможностей разграничения двух видов березы и их гибридов по параметрам формы листьев путем сравнения дискриминантных функций *Z* Русанович–Скворцова и *ADF* Atkinson–Colding. В задачи исследования входили: проверка граничных значений дискриминантных функций, определение процента ошибок, а также анализ вопроса о том, какому таксону, по результатам дискриминантного анализа, более соответствуют гибриды.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на постоянных пробных площадях Института лесоведения РАН в заповедных лесных участках и на объектах мониторинга торфяных болот на западе и севере Московской области. Подробная характеристика объектов исследований опубликована нами ранее (Маслов и др., 2019).

Модельные деревья березы в каждом типе леса (зеленомошник, черничник, долгомошник, сфагновое болото и черноольшаник) отбирали регулярным способом по общему списку пронумерованных деревьев. Для каждой модели проводили: измерение высоты и диаметра ствола на высоте 1.3 м, фотографирование кроны, отбор одного двухлетнего побега (по возможности – из средней части кроны). У деревьев с очень высокой кроной в качестве образцов отбирали водяные побеги, весьма характерные для березы в изученных типах леса. После взятия высечки листьев для молекулярно-генетического анализа побеги закладывали в гербарную сетку и высушивали для последующего сканирования. Всего для анализа были отобраны образцы с 47 деревьев.

Методика молекулярно-генетического анализа была описана ранее (Кирьянов и др., 2019; Маслов и др., 2019). Разделение образцов по плоидности на три группы генотипов – *Betula pendula* (2n), *B. pubescens* (4n) и *B. pendula* × *pubescens* (3n)[1] основано на учете максимального числа выявляемых аллельных вариантов по совокупности анализа семи микросателлитных локусов. Наличие не более двух вариантов аллелей в локусе одновременно (x, y) соответствовало березе повислой, четырех (x, y, z, q) – березе пушистой, трех аллелей (x, y, z) – межвидовым гибридам. Примеры генотипирования для образцов разных типов даны в табл. 1. Еще одним подтверждением видового статуса являлась количественная оценка соотношения высоты пиков в различных типах микросателлитных спектров (Кирьянов и др., 2019).

Для анализа формы листьев и вычисления дискриминантных функций побеги сканировали с разрешением 300 dpi. Обработка изображений проводилась в растровом графическом редакторе Corel Photo-Paint и заключалась в настройке гаммы, яркости и контрастности (для лучшего проявления жилок листа) и дополнительном повороте изображения – так, чтобы центральная жилка располагалась как можно ближе к вертикали.

Для вычисления дискриминантной функции *Z* (Русанович, Скворцов, 1981) на скане листа определяли параметры: *AB*, *FN*, *FP*, *CD*, *EF* и *FG* (рис. 1). Для вычисления дискриминантной функции *ADF* (Atkinson, Colding, 1986) на скане листа определяли параметры – *FN*, *FP*, *CD*, а также *TF* и *LTF*.

Алгоритм работы со сканом листа заключался в следующем. Откорректированое изображение импортировали в векторный графический редактор CorelDRAW. Измерение расстояний между точками осуществляли с помощью инструмента “Свободная форма”. На вкладке “Свойства объекта” для кривой (отрезка или полилинии) отображается длина объекта; это число (округленное до целых мм) заносили в соответствующий столбец таблицы Excel (табл. 2). При построении отрезка *AB* целесообразно использовать инструмент “Линейка”, проведя вспомогательные вертикальные линии через крайне левую и крайне правую точки листа, так как положение линии максимальной ширины при наличии крупных зубцов не всегда является очевидным. Центральная жилка и черешок часто имеют заметную кривизну.

[1] В классическом понимании межвидового гибрида F1.

В таких случаях, чтобы измерить *FN*, *FP* и *EF*, мы строили полилинию из нескольких прямых отрезков, аппроксимирующих кривую.

Всего для расчета показателя *Z* надо сделать шесть измерений длины отрезков: *AB*, *FN*, *FP*, *CD*, *EF* и *FG*. Для расчета показателя *ADF* необходимо измерить длину четырех отрезков (*FN*, *FP*, *CD* и *FT*), а также вычислить число зубцов *LTF*. Как видно, часть измерений для вычисления *Z* и *ADF* совпадает, что сокращает объем работы, если целью является вычисление и того, и другого показателя.

Расчет дискриминантной функции *Z* проводили на основе четырех параметров (Русанович, Скворцов, 1981):

$$Z = \frac{AB}{CD} + 1.5\frac{EF}{FG}. \quad (1)$$

По мнению авторов, граничное значение показателя *Z* равняется 4.1; при $Z \geq 4.1$ образцы относятся к березе повислой; при $Z < 4.1$ – к березе пушистой.

Расчет дискриминантной функции *ADF* (Atkinson, Colding, 1986) проводили на основе трех параметров:

$$ADF = 12LTF + 2FT - 2CD - 23. \quad (2)$$

По мнению авторов, граничное значение показателя *ADF* равняется 0; при $ADF > 0$ образцы относятся к березе повислой; при $ADF < 0$ – к березе пушистой. Повторность (число листьев) для каждого дерева, согласно оригинальным методикам авторов, для функции *Z* составляла 1, для функции *ADF* – 5 (для вычисления значений *LTF*, *FT*, *CD* для каждого дерева брались средние по пяти листьям).

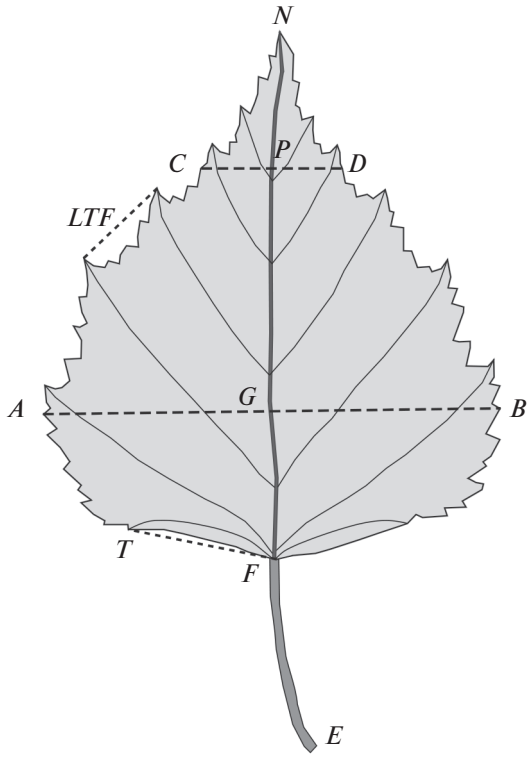

Рис. 1. Лист березы с разметкой для проведения измерений. Обозначения: *AB* – линия максимальной ширины листа; *FN* – длина листовой пластинки от основания до верхушки; *FP* – ¾ от длины листовой пластинки, считая от основания; *CD* – ширина листовой пластинки на уровне ¾ ее длины, считая от основания; *EF* – длина черешка; *FG* – расстояние от основания листовой пластинки до места ее максимальной ширины; *TF* – расстояние от основания листовой пластинки до конца первой жилки в основании листа; *LTF* = *NT1* – *NT2*, где *NT1* – это число зубцов с внутренней стороны линии, соединяющей третью и четвертую боковые жилки, *NT2* – число зубцов с внешней стороны той же линии; зубцы, соответствующие собственно третьей и четвертой жилкам в расчет не включаются (в показанном случае *NT1* = 3, *NT2* = 0, *LTF* = 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 2 на примере нескольких образцов показаны результаты измерений параметров листа и расчета функций *Z*, *ADF*. Колонка “Вид” отражает таксономический статус деревьев, установленный по результатам молекулярно-генетического анализа. Из таблицы видно, что значения *Z* для трех деревьев *B. pendula* действительно больше 4.1, тогда как значение *ADF* у березы 545 – меньше 0, что означает ошибку в идентификации таксона. Один из гибридов (береза 465) по значениям *Z* и *ADF* относится к *B. pendula*, другой (береза 541) – к *B. pubescens*.

Разграничение таксонов на основе функции Z

Распределение всех деревьев по величине *Z* в пределах таксонов по результатам молекулярно-генетического анализа плоидности показано на рис. 2. Как следует из рисунка, значения *Z* в объединенной выборке меняются плавно – от минимальной величины 3.0 до максимальной 7.2. Однако значения *Z* у видовых таксонов *B. pendula* и *B. pubescens* не пересекаются. Более того, в изученной выборке имеется явный разрыв в ряду значений между видовыми таксонами: максимальное значение *Z* у *B. pubescens* – 3.3, а минимальное значение *Z* у *B. pendula* – 4.1. Таким образом, подтверждается граничное значение $Z = 4.1$, указанное в работе И.И. Русанович и А.К. Скворцова (1981). Распределение образцов между таксонами *B. pendula* и *B. pubescens* по значениям *Z* с граничным значением 4.1 полностью соответствует результатам молекулярно-генетического анализа плоидности.

Гибриды, существование которых не рассматривалось в работе И.И. Русанович и А.К. Сквор-

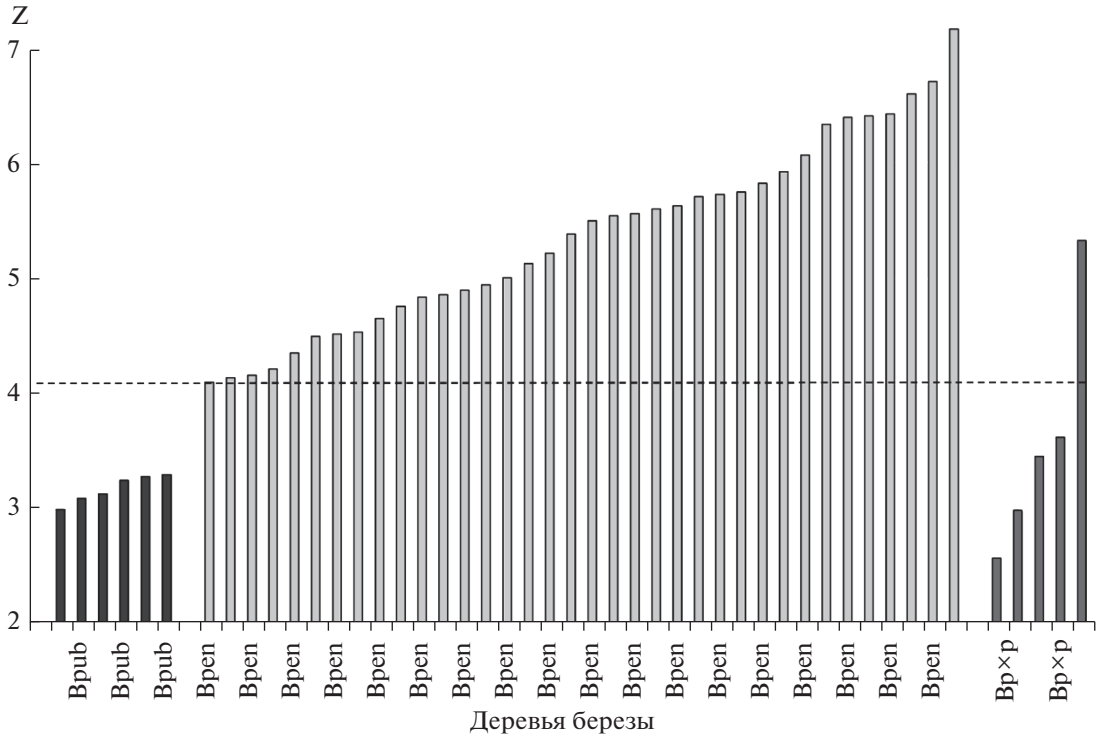

Рис. 2. Распределение деревьев березы по величине *Z* в пределах таксонов по плоидности. Таксоны по плоидности: Bpen – *B. pendula* (светлая заливка), Bpub – *B. pubescens* (темная заливка), Bp × p – *B. pendula* × *pubescens* (умеренно темная заливка). Горизонтальной пунктирной линией показано граничное значение *Z* = 4.1.

цова, по критерию *Z* почти полностью попадают в группу "*B. pubescens*". Это соответствует данным по характеру роста этих особей в высоту (Маслов и др., 2019) и выводам I.R. Brown с соавт. (1982) о том, что гибридные особи по морфологическим признакам больше напоминают *B. pubescens*. Одно из возможных объяснений данного факта заключается в том, что семена гибридов, где материнской особью выступает *B. pubescens*, обладают большей выживаемостью (Ермаков, 1986), а в морфологии самих гибридных особей явно преобладают признаки материнского растения (Isidorov et al., 2019).

Две гибридные особи из пяти имеют значение *Z* не более 3.3 (как и деревья *B. pubescens*). Еще два гибрида имеют значение $Z < 4.1$, но больше 3.3 (рис. 2). Эти деревья попадают в переходную зону между *B. pendula и B. pubescens*. И лишь один из гибридов по критерию *Z* относится к группе "*B. pendula*". Можно предположить, что границы между двумя видовыми таксонами по критерию *Z* являются более резкими, и при $Z \geq 4.1$ особи следует относить к *B. pendula*, при $Z \leq 3.3$ – к *B. pubescens*, а особи со значением $3.3 < Z < 4.1$ относятся только к гибридам (хотя часть гибридов, очевидно, выходит за данный диапазон). Проверку данной гипотезы (как и установление точных граничных значений по критерию *Z*) следует провести на массовом материале.

Результаты расчетов функции *Z* отдельно по трем таксонам позволяют увидеть, насколько сильно варьирует форма листа в пределах таксо-

Таблица 2. Структура таблицы MS Excel для проведения измерений и расчета показателей *Z* и *ADF*

Номер дерева	Вид	*AB*	*FN*	*FP*	*CD*	*EF*	*FG*	*Z*	*LTF*	*TF*	*ADF*
504	Bpen	34	42	32	10	17	10	6.0	2	13	7
543	Bpen	36	49	37	11	15	9	5.8	3	14	19
545	Bpen	37	43	32	11	18	9	6.4	1	14	–5
581	Bpub	46	63	47	24	22	28	3.1	2	21	–5
465	Hyb	31	37	28	10	12	8	5.4	4	9	23
541	Hyb	31	51	38	17	12	24	2.6	1	17	–11

Примечание. Обозначения: Bpen – *Betula pendula*, Bpub – *B. pubescens* (4n), Hyb – *B. pendula* × *pubescens* (3n); остальные обозначения – в тексте и на рис. 1.

Таксон	(а)	(б)	(в)
Betula pendula	$Z = 4.11$	$Z = 5.41$	$Z = 7.20$
B. pubescens	$Z = 3.00$	$Z = 3.13$	$Z = 3.30$
B. pendula × *B. pubescens*	$Z = 2.57$	$Z = 3.63$	$Z = 5.35$

Рис. 3. Минимальные (а), средние (б) и максимальные (в) значения величины *Z* при разной форме листа у двух видов березы и гибрида.

нов и между таксонами. На рисунке 3 показана форма листьев двух видов березы и гибрида у деревьев с минимальной, средней и максимальной величиной *Z* в пределах таксона. Читатель вправе самостоятельно сделать вывод, возможно ли разделить таксоны по форме листа “на глаз”, не проводя расчеты дискриминантной функции. По мнению автора, визуально разделить таксоны по форме листа (например, если речь идет о гербарных образцах) не представляется возможным. Это связано с высокой полиморфностью *Betula pendula* и *B. pubescens* (Махнев, 1987; Данченко, 1990; Atkinson, 1992; Howland et al., 1995; Ветчинникова, 2004; Maliouchenko et al., 2007; Коропачинский, 2013).

Сравнение показателей Z и ADF

Надежность полученных результатов по разграничению видов березы, а также объем работ и удобство вычислений существенно отличаются для показателя *Z* и показателя *ADF*. Процент ошибок при разграничении *Betula pendula* и *B. pubescens* (без учета гибридов) для показателя *Z* был

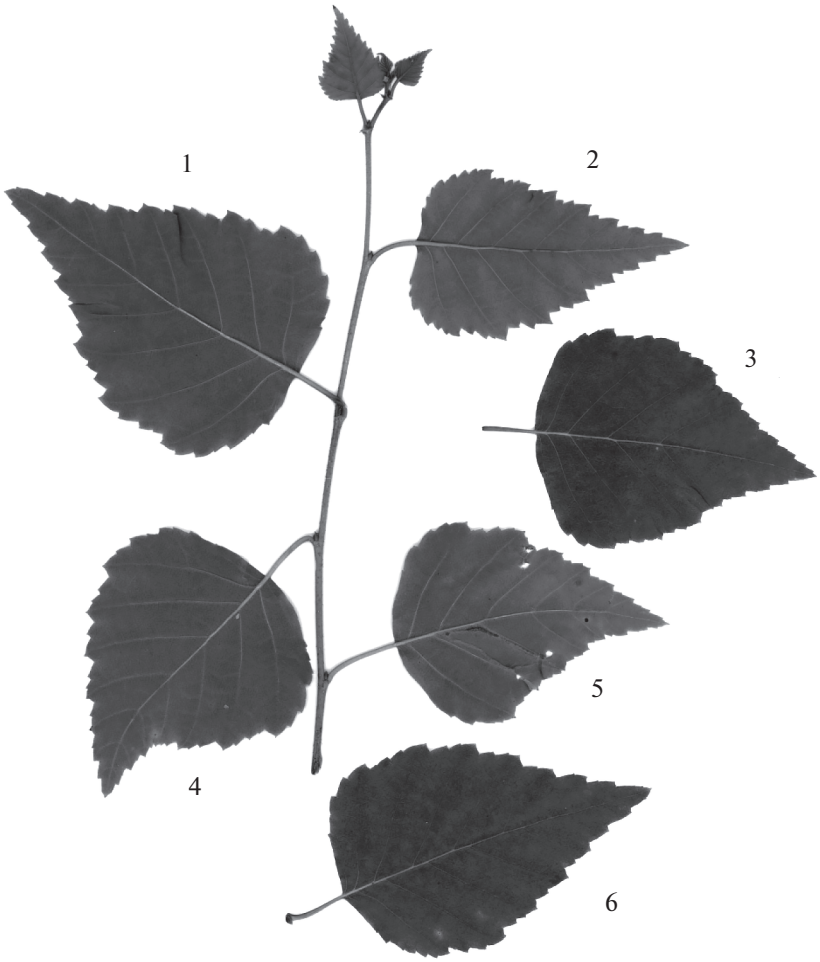

Рис. 4. Разнообразие формы листа в пределах одного побега *B. pendula* (дерево № 80) в черничном типе леса. Примечание: 1–6 номера листьев в табл. 3.

равен нулю. Для показателя *ADF* процент ошибок был равен 7.1% – три дерева из сорока двух были отнесены к *B. pubescens* вместо *B. pendula*. В работе N. Wang соавт. (2014) граничное значение показателя *ADF* предлагается сдвинуть с нуля на –2, но даже в этом случае процент ошибочно отнесенных деревьев составит 4.8%.

Одна из причин высокой доли ошибок у показателя *ADF* по сравнению с показателем *Z* связана с тем, что значения *ADF* сильно варьируют от листа к листу. На рисунке 4 показан пример полиморфизма листьев в пределах одного побега *B. pendula*, а в табл. 3 – результаты расчетов *Z* и *ADF* для каждого из этих листьев. Значения *Z* у разных листьев варьируют от 3.47 до 5.13, и лишь один лист из шести (с минимальным значением *Z*) ошибочно отнесен к другому таксону[2]. Значения *ADF* у разных листьев варьируют от –15 до 21, и из шести листьев четыре идентифицированы ошибочно. Усреднение показателей по всем шести листьям дает значение *ADF* = –1 также с ошибочным отнесением образца к *B. pubescens*.

Проведение измерений для вычисления показателя *Z* на практике не встречает затруднений. Каждый из показателей определен однозначно. Напротив, при проведении измерений для вы-

Таблица 3. Значения *Z* и *ADF* для шести листьев одного побега *Betula pendula* в сосняке-черничнике (рис. 4) и соответствие эталону определения таксона

Лист №	*Z*	Правильность определения таксона	*ADF*	Правильность определения таксона
1	4.44	Да	–7	Нет
2	4.93	Да	–15	Нет
3	4.15	Да	–1	Нет
4	4.65	Да	7	Да
5	5.13	Да	21	Да
6	3.47	Нет	–9	Нет

[2] В связи с выявлением факта возможных ошибок, при значениях *Z* от 3 до 5 повторность желательно увеличить.

числения показателя *ADF* мы столкнулись с рядом проблем. У некоторых листьев трудно определить на скане, какая жилка от основания является первой, третьей, четвертой. А при подсчете числа зубцов LTF не всегда очевидно, какие выступы на краю листа считать зубцом, а какие – нет. Указанные проблемы делают показатель *ADF* более субъективным по сравнению с показателем *Z*. Наконец, согласно оригинальным методикам повторность для определения *Z* равна 1, тогда как для определения *ADF* необходимо измерить 5 листьев и усреднить значения по каждому показателю.

Несмотря на существенные различия в разграничении таксонов с использованием показателей *Z* и *ADF*, в отношении пяти гибридных деревьев результаты разграничения совпали полностью: четыре дерева были отнесены к "*B. pubescens*" и одно – к "*B. pendula*". Это показывает, что независимо от используемой дискриминантной функции разграничение деревьев из природных популяций будет, как правило, завышать долю березы пушистой за счет гибридов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты расчета дискриминантной функции *Z* на основе параметров формы листа (Русанович, Скворцов, 1981) подтвердили возможность и эффективность таксономического разграничения *B. pendula* и *B. pubescens* по форме листа с измерением четырех линейных параметров. Распределение образцов *B. pendula* и *B. pubescens* по результатам молекулярно-генетического анализа плоидности и по значениям *Z* с граничным значением 4.1 полностью совпадают; ошибка составила 0%. Несмотря на плавное изменение величины *Z* в объединенной выборке из природных популяций, обнаружен разрыв в ряду значений *Z* между двумя видами ($3.3 < Z < 4.1$), и в этот разрыв попали только гибридные особи.

Для целей разграничения видов березы дискриминантная функция *Z* Русанович– Скворцова обладает явными преимуществами перед дискриминантной функцией *ADF* (Atkinson, Colding, 1986). Сюда относятся: меньший размер необходимой повторности, однозначность параметров и, главное, – меньший процент ошибок разграничения.

Обнаружено, что по критерию *Z* и по критерию *ADF* большинство гибридных особей попадает в группу "*B. pubescens*", что завышает реальный процент березы пушистой в смешанных популяциях за счет гибридных особей.

* * *

Автор признателен А.А. Сирину, О.Ю. Баранову, Н.Г. Улановой и Л.В. Ветчинниковой за помощь и ценные советы в процессе работы над публикацией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.

Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 205 с.

Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Молекулярная и прикладная генетика. 2019. Т. 26. С. 45–55.

Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сибирский экологический журн. 2013. Т. 20. № 4. С. 459–479.

Маслов А.А., Баранов О.Ю., Сирин А.А. Идентификация видов берез в заболоченных лесах Центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187.

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции Albae и Nanae. М.: Наука, 1987. 129 с.

Русанович И.И., Скворцов А.К. Использование дискриминантного анализа для нахождения разграничительных видовых характеристик формы листа берез // Журн. общей биологии. 1981. Т. 42. № 5. С. 762–770.

Atkinson M.D. Biological flora of the British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. // J. Ecology. 1992. V. 80. № 4. P. 837–870.

Atkinson M.D., Colding A.N. A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* // Watsonia. 1986. V. 16. № 1. P. 75–76.

Brown I.R., Kennedy D., Williams D.A. The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. // Watsonia. 1982. V. 14. P. 133–145.

Howland D., Oliver R., Davy A. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New Phytologist. 1995. V. 130. P. 117–124.

Isidorov V.A., Stocki M., Vetchinikova L. Inheritance of specific secondary volatile metabolites in buds of white birch *Betula pendula* and *Betula pubescens* hybrids // Trees. 2019. V. 33. № 5. P. 1329–1344.

Jadwiszczak K., Vetchinnikova L., Bona A., Tyburski L., Kuznetsova T., Isidorov V. Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica* // Annals of Forest Research. 2020. V. 63. № 2. P. 121–137.

Maliouchenko O., Palme A.E., Buonamici A., Vendramin G.G., Lascoux M. Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens* // J. Biogeography. 2007. V. 34. № 9. P. 1601–1610.

Wang N., Borrell J., Buggs R. Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)? // New J. Botany. 2014. V. 4. P. 90–94.

Distinguishing between Birch Species by Leaf Shape: a Comparison of Two Discriminant Functions

A. A. Maslov*

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, Sovetskaya, 21, Uspenskoe, Moscow region, 143030 Russia
**E-mail: amaslov@ilan.ras.ru*

The taxonomic status of birch trees (*Betula pendula*, *B. pubescens*) was determined by leaf shape using two discriminant functions – *Z* (Rusanovich–Skvortsov) and *ADF* (Atkinson–Colding). The number of misidentifications (error rate), correct value of boundary score, and hybrids status was determined by comparing of *Z* and *ADF* scores with species allocation as determined by molecular genetic evaluation of the ploidy level. The tests of Rusanovich–Skvortsov discriminant function *Z* confirmed the possibility of *B. pendula* and *B. pubescens* differentiation by leaf shape features with the measurement of four linear parameters. Distribution of samples according to molecular genetic evaluation of the ploidy level and according *Z* scores with boundary value of 4.1 fully coincide. Despite a gradual change in *Z* scores in the combined sample of all specimens, a gap was found between the two species; and only hybrid specimens were found within this gap. Rusanovich–Skvortsov *Z* function was found to have several advantages over the *ADF* Atkinson–Colding function. This includes: a smaller number of leaves per tree for measurements, unambiguousness of measures characters and smaller error rate. It was found that most hybrid specimens fall into the "*B. pubescens*" group using both *Z* and *ADF* score. This overstates the real percentage of *B. pubescens* in mixed populations due to hybrid specimens.

Keywords: Betula pendula, Betula pubescens, hybrids, SSR markers, ploidy level, leaves shape, Rusanovich–Skvortsov discriminant function, Atkinson–Colding discriminant function.

REFERENCES

Atkinson M.D., Biological flora of the British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh., *J. Ecology*, 1992, Vol. 80, No. 4, pp. 837–870.

Atkinson M.D., Codling A.N., A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens*, *Watsonia*, 1986, Vol. 16, No. 1, pp. 75–76.

Brown I.R., Kennedy D., Williams D.A., The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh., *Watsonia*, 1982, Vol. 14, pp. 133–145.

Danchenko A.M., *Populyatsionnaya izmenchivost' berezy* (Population variability of birch), Novosibirsk: Nauka, 1990, 205 p.

Ermakov V.I., *Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa* (The mechanisms of birch adaptation in the north). Leningrad: Nauka, 1986, 144 p.

Howland D.E., Oliver R.P., Davy A.J., Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula*, *New Phytologist*, 1995, Vol. 130, No. 1, pp. 117–124.

Isidorov V.A., Stocki M., Vetchinikova L., Inheritance of specific secondary volatile metabolites in buds of white birch *Betula pendula* and *Betula pubescens* hybrids, *Trees*, 2019, Vol. 33, No 5, pp. 1329–1344.

Jadwiszczak K., Vetchinnikova L., Bona A., Tyburski L., Kuznetsova T., Isidorov V., Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica*, *Annals of Forest Research*, 2020, Vol. 63, No.2, pp. 121–137.

Kiryanov P.S., Baranov O.Yu., Maslov A.A., Padutov A.V., Molekulyarno-geneticheskiye podkhody k identifikatsii mezhvidovykh i vnutrividovykh gibridov berez Vostochno-Yevropeyskogo regiona (Molecular genetic approaches to the identification of inter-specific and intra-species birch hybrids of the Eastern European region), *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika*, 2019, Vol. 26, pp. 45–55.

Koropachinskii I.Yu., Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 4, pp. 350–369.

Makhnev A.K., *Vnutrividovaya izmenchivost' i populyatsionnaya struktura berez: Sektsii Albae i Nanae* (Intraspecific variability and population structure of birches: Sect. Albae and Nanae), Moscow: Nauka, 1987, 129 p.

Maliouchenko O., Palmé A.E., Buonamici A., Vendramin G.G., Lascoux M., Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*, *J. Biogeography*, 2007, Vol. 34, No. 9, pp. 1601–1610.

Maslov A.A., Baranov O.Yu., Sirin A.A., Molecular genetics study of silver and downy birches in peatland and paludified forest types in the Center of the East European Plain, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 703–710.

Rusanovich I.I., Skvortsov A.K., Ispol'zovanie diskriminantnogo analiza dlya nakhozhdeniya razgranichitel'nykh vidovykh kharakteristik formy lista berez (Application of discriminant analysis as means to distinguish birch species on the leaf form), *Zhurnal obshchei biologii*, 1981, Vol. 42, No. 5, pp. 762–770.

Vetchinnikova L.V., *Bereza. Voprosy izmenchivosti: morfofiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty* (Birch: Variability problems (morpho-physiological and biochemical aspects), Moscow: Nauka, 2004, 183 p.

Wang N., Borrell J.S., Buggs R.J.A., Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)?, *New J. Botany*, 2014, Vol. 4, No. 2, pp. 90–94.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 531–546

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 551.58+630*111

РОЛЬ ЛЕСОВ В АДАПТАЦИИ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ К ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА[1]

© 2021 г. О. Н. Липка[a, *], М. Д. Корзухин[a], Д. Г. Замолодчиков[a, b], Н. Ю. Добролюбов[a], С. В. Крыленко[a], А. Ю. Богданович[a], С. М. Семенов[a]

[a] Институт глобального климата и экологии им. академика Ю.А. Израэля, ул. Глебовская, д. 20Б, Москва, 107258 Россия

[b] Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32, Москва, 117997 Россия

*E-mail: olipka@mail.ru

Поступила в редакцию 13.04.2021 г.
После доработки 05.05.2021 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

Проведен обзор литературы по проблемам воздействия изменений климата на леса России и адаптации лесов к этим воздействиям. Изменения климата существенно влияют на лесные экосистемы на территории России. Преобладают негативные эффекты, хотя отмечаются и положительные. В статье проанализирована необходимость адаптации лесов исходя из воздействий характерных гидрометеорологических явлений и их комплексов, а также потенциала естественной адаптации и возможности применения различных мер на практике. Характер воздействий (отрицательный, положительный, нейтральный) оценен на основе приоритетов сохранения биоразнообразия, эффективности функционирования лесов и сохранения лесных ресурсов. Основная цель адаптационных мер – предотвратить гибель или снижение продуктивности лесов в России на значительных территориях. Одновременно леса могут использоваться для адаптации к изменениям климата иных объектов, выполняя защитные и регулирующие функции при неблагоприятных погодно-климатических воздействиях. Выделены типы применения адаптации, направленные на предотвращение ущерба; снижение ущерба; готовность к ликвидации последствий; использование новых благоприятных возможностей; использование естественной адаптации экосистем. Леса эффективны для поддержания гидрологического режима, защиты от наводнений, снижения скорости ветра, защиты эрозии, пыльных бурь и последствий воздействия волн жары. Для эффективного использования лесов в качестве меры адаптации необходимо заботиться об их способности оказывать необходимые экосистемные услуги, т.е. адаптировать сами леса. В Лесном кодексе Российской Федерации адаптация к изменениям климата не отражена, но ряд категорий защитных лесов оказывают соответствующие экосистемные услуги. Целесообразно выделить новую категорию защитных лесов – “адаптационные леса”. Устойчивое лесоуправление может способствовать одновременному усилению экосистемных функций лесов по смягчению изменений климата и адаптации к ним.

Ключевые слова: изменение климата, лесные экосистемы, лесное хозяйство, адаптация лесов, адаптационные леса.

DOI: 10.31857/S0024114821050077

Глобальные изменения климата приводят к значительным трансформациям ландшафтов во временном масштабе сотен и тысяч лет. Живая природа всегда стремится подстраиваться к абиотическим условиям. Например, на протяжении плейстоцена и голоцена территория Европы то покрывалась практически полностью лесами, то становилась преимущественно безлесной, что соответствовало периодам потепления и похолодания, а также более гумидного или аридного климатов (Боуэн, 1981). При этом трансформация лесных ландшафтов за последние тысячелетия была обусловлена не только климатическими факторами. История освоения и использования человеком ландшафтов также насчитывает тысячи лет, что привело к значительным изменениям в структуре и функционировании экосистем, прежде всего лесных, как преобладающих по площади (Романова, 1998). Данные палеореконструкции свидетельствуют об обширной рубке лесов в Европейской России уже до 1700 г. и еще

[1] Работа выполнена при поддержке темы госзадания № АААА-А20-120070990079-6 ФГБУ “ИГКЭ” и АААА-А18-118052590019-7 ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН.

большей рубке лесов в XVIII и XIX вв. В XX в. тенденции значительно различаются по регионам и в разные периоды времени (Kuemmerle et al., 2015).

Современные изменения климата идут с беспрецедентной скоростью. В конце 2019 г. средняя глобальная температура превысила расчетный доиндустриальный уровень на 1.1°C, а пять лет, с 2015 по 2019 гг., и десять лет, с 2010 по 2019 гг., стали самыми теплыми за всю историю наблюдений (Доклад об особенностях климата ..., 2020). Изменения климата на территории России имеют свои особенности. Темпы потепления на территории России с середины 1970-х гг. примерно в 2.5 раза превосходят среднеглобальные. На большей части нашей страны прослеживается тенденция к увеличению годовых сумм осадков со скоростью 2.2%/10 лет (в среднем за период 1976–2019 гг.), хотя в отдельных районах (центр Европейской территории России, север Чукотки) зафиксировано их сокращение. Динамика осадков по сезонам в различных регионах России еще более вариативна. Кроме того, изменение климата проявляется в нарастании его "нервозности", т.е. увеличении числа экстремальных (аномальных) погодных явлений и их последствий, таких как волны тепла, засухи, паводки, стихийные пожары и др. в 1.5–2 раза по сравнению с концом прошлого века (Доклад об особенностях климата ..., 2020).

На территории России опасные гидрометеорологические явления отмечаются фактически ежесуточно, причем, согласно статистике, наиболее разрушительными являются в том числе экстремальные ветры, осадки, наводнения. По данным Росгидромета, опасные погодные явления стали более интенсивными и разрушительными, чем ранее, и зачастую влекут за собой техногенные чрезвычайные ситуации. В России ущерб от воздействия опасных и неблагоприятных климатообусловленных явлений составляет не менее 30–60 млрд рублей в год (Доклад о научно-методических основах ..., 2020).

Природные системы, в том числе леса, ныне не имеют времени плавно эволюционировать, как это происходило на протяжении предшествующих геологических эпох. Мы наблюдаем глобальный природно-антропогенный эксперимент, не имеющий аналогов в прошлом. Изменение продуктивности, сдвиг ареалов видов, сдвиг природных зон и высотных поясов растительности, вспышки численности насекомых-вредителей, гибель лесов на значительных площадях в результате стихийных бедствий – последствия изменений климата указывают на необходимость усиления адаптации лесных экосистем и лесного хозяйства.

Цель настоящей обзорной статьи – анализ того, насколько при современных изменениях климата и трансформации ландшафтов: а) леса нуждаются в адаптации к наблюдаемым и ожидаемым изменениям климата; б) экосистемные функции лесов могут быть использованы для адаптации иных природных и хозяйственных объектов к изменениям климата; в) какие меры в лесном хозяйстве могут использоваться для адаптации к изменению климата. Для достижения поставленных целей следовало решить следующие задачи: а) охарактеризовать совокупности факторов, существенно влияющих на леса; б) выделить совокупность объектов, на которые существенно влияют леса; в) распределить научные публикации мировой литературы по выявленным градациям. По существу, это мета-анализ проблемы. Как результат рассмотрения, авторы предлагают направления деятельности для адаптации лесов к выбранным факторам и варианты использования экосистемных функций лесов для адаптации к изменениям климата.

ОСНОВНЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ ИСТОЧНИКИ

В статье 5 Лесного Кодекса Российской Федерации (2006) говорится, что "использование, охрана, защита, воспроизводство лесов осуществляются исходя из понятия о лесе как об экологической системе или как о природном ресурсе". В нашей работе лес трактуется как экосистема, обладающая определенным набором функций, в том числе важных для предотвращения изменения климата или адаптации к нему ("климатические экосистемные услуги"). Набор экосистемных услуг, их количество и качество зависят от конкретных природных условий и состояния лесного массива, степени его нарушенности.

Для общей классификации лесных экосистем, учитывающей климатические особенности территорий, использовалась легенда карты "Биомы России" (2018): от лесотундровых до лесостепных и субтропических, включая интразональные и лесные пояса биомов гор.

В качестве основной информации об изменении климата на территории России использовались доклады Росгидромета и его научных институтов, в первую очередь "Оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации" (2008, 2014) и ежегодный "Доклад Росгидромета об особенностях климата на территории Российской Федерации" (2019). Более общая информация о трендах и прогнозах была взята из публикаций Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC, 2014, 2019).

Определение адаптации к изменению климата применяется в трактовке IPCC (2001): ***адаптация к изменению климата*** означает "приспособление природных и антропогенных систем в ответ на фактическое или ожидаемое воздействие измене-

ний климата или его последствий, которое позволяет снизить вред и использовать благоприятные возможности". В более поздних публикациях IPCC термин уточняется и рассматривается как "***процесс приспособления*** к фактическому или ожидаемому климату и его последствиям. В человеческих системах адаптация направлена на смягчение или предотвращение ущерба, или использование полезных возможностей. В некоторых природных системах вмешательство человека может способствовать адаптации к ожидаемому климату и его последствиям" (IPCC, 2014).

В данной статье анализируются адаптационные меры, которые может предпринять человек для приспособления к изменению климата, включая использование экосистемных услуг. При этом естественная адаптация лесных экосистем интегрируется в планирование адаптации.

Выделяют четыре группы экосистемных услуг леса (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Букварева и др., 2018; Зиновьева, 2020): 1) обеспечивающие (волокна – древесина, недревесные продукты леса, пищевые лесные ресурсы, генетические ресурсы, пресная вода); 2) регулирующие (водорегулирующие функции, регулирование качества воздуха – депонирование углерода, опыление, биологический контроль, сохранение местообитаний и условий для воспроизводства редких и хозяйственно-ценных видов диких животных, регулирование климата, почвозащитные функции); 3) культурные (этнические, духовные, образовательные, эстетические, рекреационные, научные, оздоровительные эффекты); 4) поддерживающие (почвообразование, фотосинтез и образование первичной продукции, круговорот питательных веществ, круговорот воды, регулирование потоков энергии).

Климатические экосистемные услуги лесов относятся, главным образом, к двум группам услуг – к регулирующим и поддерживающим, реже – к обеспечивающим (Хоссейн, 2017; Логинов и др., 2018; Leskinen et al., 2020).

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЭКОСИСТЕМНЫЕ УСЛУГИ ЛЕСОВ

Прежде всего, в контексте изменений климата, лес воспринимается как поглотитель и хранитель углерода. Это – регулирующая экосистемная функция. В процессе фотосинтеза углерод поглощается из атмосферы в виде CO_2 и переходит в биомассу растений. Одновременно в экосистемах идут процессы, возвращающие углерод в атмосферу, например, дыхание, разложения отпада или лесной подстилки грибами и бактериями, т.е. лес не только поглощает, но и выделяет углекислый газ. С точки зрения регулирования климатической системы, молодые леса важны как активный поглотитель CO_2, а малонарушенные старовозрастные леса, баланс углерода в которых близок к нулю (т.е. поглощается примерно столько же, сколько и выделяется), важны как хранилище больших запасов углерода, причем не только в наземной фитомассе, но также в подземной фитомассе и в почве (Замолодчиков, 2011а; Коротенко и др., 2014).

Сведение лесов привело к значительному изменению альбедо (т.е. отражательной способности земной поверхности). При устойчивом снежном покрове альбедо хвойного леса колеблется от 35% до 50%, а при сухом и чистом снеге достигает 60% (Неелова, 2007). Альбедо лиственного леса летом составляет 16–20% и близко по значению к альбедо почвенно-земельного покрова, тогда как альбедо травяного покрова несколько выше: 21–25% (Исаков, 2013). Изменение альбедо на 10% приводит к изменению приземной температуры более чем на 2°С (Неелова, 2007). В результате сведения лесов и изменения в землепользовании альбедо в разные сезоны может как увеличиваться, так и уменьшаться.

В некоторых публикациях анализируется связь между лесными пожарами и изменением альбедо в Арктике. Микроскопические частички сажи поднимаются достаточно высоко и держатся в атмосфере достаточно долго для того, чтобы быть перенесенными и выпасть потом на покрытые льдом и снегом поверхности, снижая их альбедо (Смирнов и др., 2015; Гинзбург и др., 2020).

Перечисленные климатические экосистемные услуги лесов относятся к регулирующим, оказывающим воздействие на глобальную климатическую систему. Поглощение и хранение CO_2 относится к экосистемных услугам, помогающим ***предотвратить*** или ***смягчить*** сами изменения климата. В настоящее время сложилась ситуация, когда их уже недостаточно для ограничения рисков, и необходимо усиливать и использовать экосистемные услуги лесов другого типа – ***адаптационные***.

ВОЗДЕЙСТВИЕ СОВРЕМЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА ЛЕСА

Как и любая другая природная система, леса подвергаются воздействиям изменения климата. Можно выделить спектр погодно-климатических явлений и их последствий, которые воздействуют на лесные экосистемы, приводя к их трансформации. Сочетание повышения приземной температуры воздуха и уменьшения количества осадков или режима их выпадения в некоторых регионах страны (например, на юге Европейской территории России), приводит к увеличению частоты и количества засух (Второй оценочный доклад ..., 2014). Как следствие – отмечается увеличение ко-

личества случаев лесных пожаров и площади, пройденной огнем. Кроме того, немаловажным фактором уязвимости лесов в результате климатических изменений является процесс расширения ареалов вредителей и болезней леса (Второй оценочный доклад ..., 2014).

Во многих регионах отмечается продвижение границы леса на север и вверх по склонам гор, увеличение продуктивности низкобонитеных северотаежных лесов (Кравцова, Лошкарева, 2010; Kharuk et al., 2010, 2018; Frost, Epstein, 2014; Zhu et al., 2016; Тишков и др., 2018; Боровичев и др., 2020; Им и др., 2020). Кроме того, отмечаются направленные изменения разнообразия древесных пород, многие из которых с большой вероятностью вызваны потеплением климата. Климатические причины сокращения площадей установлены для ели и дуба, вероятны для ольхи черной и тополя (Замолодчиков, 2011б), вероятны также для сосны кедровой и пихты (Kharuk et al., 2021). Климатогенность увеличения площадей вероятна для каменной березы и древовидных ив (Замолодчиков, 2011б).

Традиционно за северную границу распространения сплошных лесов принимается изотерма июля +10°С. Можно ожидать, что лесная растительность со временем придет в равновесное состояние с климатом, и новое положение данной границы реализуется (Румянцев и др., 2013). Прогнозируется неравномерное изменение продуктивности на Европейской территории России в первой половине XXI в. при повышении среднегодовой температуры на 1°С: до 65% в среднетаежных темнохвойных, 48% в южнотаежных темнохвойных и 37% в смешанных лесах, тогда как для северотаежных и лесотундровых экосистем изменение продуктивности будет незначительно (Голубятников, Денисенко, 2009).

С точки зрения сохранения биологического разнообразия, эффективного функционирования лесов и использования лесных ресурсов некоторые явления могут носить положительный характер, некоторые – отрицательный, некоторые будут амбивалентны, а для некоторых знак пока трудно определить.

Пожары относятся к явлениям, обусловленным климатическим фактором лишь отчасти, за счет увеличения длительности пожароопасного сезона, а также числа и продолжительности засух. Сухие грозы относятся к опасным гидрометеорологическим явлениям, которых становится все больше в связи с нарастающей экстремальностью климата. Но в 70–90% случаев причина возгорания – результат прямого воздействия человека, несоблюдения правил пожарной безопасности (Второй оценочный доклад ..., 2014). Несоблюдение правил пожарной безопасности влечет различающиеся последствия в более холодном с равномерными осадками климате прошлого и более теплом, с неравномерно выпадающими осадками, климате последних десятилетий.

В последние десятилетия отличительной чертой пожарных режимов лесной зоны стало наличие катастрофических (мега) пожаров (Швиденко и др., 2011). Такие многоочаговые и многодневные пожары охватывают территорию во многие десятки и сотни тысяч гектаров, характеризуются высокой интенсивностью, включают горение почвы и распространение пожаров на осушенные торфяники и болота в период засух. Средняя площадь природных пожаров в России в XXI в. независимыми системами дистанционного мониторинга оценивается в 2–12 млн га год$^{-1}$ (Швиденко и др., 2011; Giglio et al., 2013; Барталев и др., 2015; Ponomarev et al., 2015) – в среднем около 1% площади лесов, из которых примерно 2/3 приходится на лесные, а половина – на покрытые лесом земли. Сценарные оценки изменения пожарных режимов (Malevsky-Malevich et al., 2008; Швиденко, Щепащенко, 2013) предполагают двух-трехкратное увеличение территории с повышенным риском лесных пожаров к концу XXI в. (Швиденко и др., 2017).

Хотя над континентальной частью России отмечается уменьшение как средней скорости ветра, так и максимальных скоростей ветра и скоростей ветра более 15 м с$^{-1}$, наблюдается и ожидается в дальнейшем увеличение числа таких опасных гидрометеорологических явлений, как грозы, шквалы, смерчи (Второй оценочный доклад ..., 2014). Повреждение лесов ураганными ветрами остается одной из главных причин их гибели (Каткова, 2010).

Леса, ослабленные в результате экстремальных погодных явлений и направленных климатических трендов, становятся объектом нападения насекомых-вредителей, а также становятся в большей степени подверженными воздействию корневых патогенов и болезней. Отмечено продвижение северной и высотной границ очагового распространения сибирского шелкопряда в Центральной Сибири (Kharuk et al., 2017; Kharuk et al., 2020).

Деградация многолетней мерзлоты ведет к необратимому изменению гидрологического режима больших территорий и перестройке ландшафтов (Швиденко и др., 2017).

В исследовании сотрудников СПбНИИЛХ (Торжков и др., 2017) факторы уязвимости лесов к изменениям климата были объединены в четыре группы: лесные пожары, болезни леса, насекомые-вредители и экстремальные явления. В Канаде исследователи отнесли к основным последствиям изменений климата для лесов их гибель в результате катастрофических вспышек насекомых-вредителей, засухи и повышение риска пожаров, а также усыхание лесов на границе с пре-

рией (Шматков и др., 2019). Для северной и средней тайги европейского севера России к основным климатообусловленным рискам были отнесены следующие: возникновение лесных пожаров, массовое размножение вредителей и распространения болезней леса, проявления экстремальных погодных явлений (Тараканов и др., 2017) (до миллионов га лесов в год, повреждаемых ветровалом в Европейской части России (Крылов и др., 2012). Совокупность этих фактов и говорит о необходимости принимать срочные меры по адаптации лесов к изменениям климата.

Каждая древесная порода имеет свой адаптивный потенциал, который может быть определен как ее способность компенсаторно реагировать на изменение внешней среды путем модификации ее собственной генетической структуры и/или ее фенотипической представленности (Швиденко и др., 2017). Так как изменения температуры идут сейчас в России с беспрецедентной скоростью в 0.43°С за 10 лет, то отсутствует возможность сопоставить последствия с аналогичными событиями в прошлом. Недостаточная изученность многих видов, их толерантности и способности к адаптации также является препятствием для моделирования возможных ситуаций и построения долгосрочных планов адаптации.

АДАПТАЦИЯ ЛЕСОВ К ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА

При современном уровне развития науки, технологий и при ограниченности ресурсов невозможно адаптироваться ко всем неблагоприятным воздействиям и на всей территории России. Всегда приходится выбирать наиболее ценные и уязвимые объекты, планировать очередность и этапность действий.

Зачастую адаптацию воспринимают как набор конкретных действий, исключительно ориентированных на реакцию на изменение климата, не применяющихся более ни для чего. Между тем адаптация представляет собой процесс. Он начинается с изучения климатических факторов воздействия и их последствий. Затем оценивается уязвимость объектов, находящихся в зоне действия климатических факторов, а также их способность к адаптации (естественная адаптация). Производится подсчет возможных ущербов или выгод. На следующем этапе происходит планирование конкретных мер, которые мы считаем приоритетными, выделяются ресурсы, и только затем проводятся непосредственные мероприятия. Иногда адаптационный эффект может быть отложенным, например, он начнет проявляться, только когда посаженный нами лес поднимется и начнет в достаточной степени затенять почву. Поэтому планирование должно быть заблаговременным. И завершает процесс адаптации оценка эффективности, на основе которой могут вноситься изменения в первоначальный адаптационный план и планироваться новые мероприятия на следующем этапе (рис. 1).

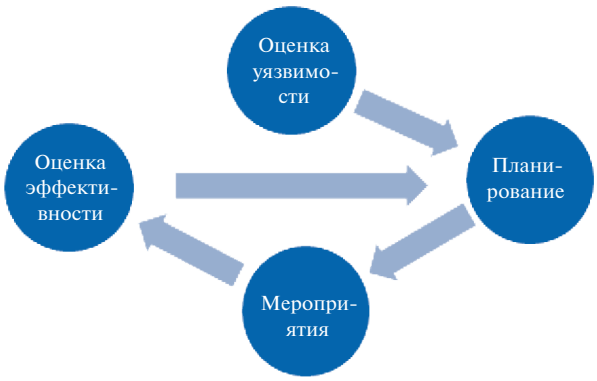

Рис. 1. Стадии процесса адаптации к изменениям климата.

В таблице 1 приводится базовый список климатических факторов, оказывающих существенное влияние на лесные экосистемы, подготовленный на основе отчетов и докладов Росгидромета (2008, 2014, 2020): температура, осадки, ветер, их сочетания. Затем они детализируются до уровня конкретных проявлений. Характер воздействий (отрицательный, положительный, нейтральный) оценен, исходя из сохранения биоразнообразия, эффективности функционирования лесов и сохранения лесных ресурсов. Далее нами была качественно оценена принципиальная возможность применения различных типов мер для адаптации лесов к изменениям климата.

Многие меры, которые будут эффективны для снижения ущерба от перечисленных явлений, разработаны уже десятки лет назад. Их описание можно найти в классических учебниках по лесоведению и лесоводству (Высоцкий, 1930; Нестеров, 1954; Мелехов, 1980; Белов, 1983; Луганский и др., 1996, 2010). В настоящее время подчеркивается важность сохранения биологического разнообразия лесов для их успешной естественной адаптации к изменениям климата (Vinceti et al., 2020).

Устойчивое управление лесами включает также меры адаптации к изменениям климата, чтобы обеспечить долгосрочные позитивные эффекты. В данной работе под ***устойчивым управлением лесами*** понимается “управление и использование лесов и лесных земель таким образом и на таком уровне, которые обеспечивают сохранение их биоразнообразия, продуктивности, регенерационных способностей, жизнеспособности и потенциала обеспечивать в настоящее время и в будущем соответствующие экологические, экономические и социальные функции на местном, национальном и

Таблица 1. Направления адаптации лесов к изменениям климата

Фактор воздействия	Проявление	Характер воздействия	Типы применения адаптации
Температура	Волна жары	Отрицательный	b, c
	Повышение среднегодовой температуры	Положительный на большей части территории	b, d, e
	Волна холода	Отрицательный	b, c
Осадки	Увеличение среднегодового количества	Положительный на большей части территории	d, e
	Уменьшение среднегодового количества	Отрицательный или нейтральный	b
	Уменьшение количества осадков в теплый сезон	Отрицательный	b, c
	Засуха	Отрицательный	b, c, e
	Экстремальные ливни	Отрицательный	b, c
	Экстремальные снегопады	Отрицательный	b, c
	Град	Отрицательный	b, c
	Ледяной дождь	Отрицательный	b, c
Сочетание волн тепла и засух	Масштабные пожары	Отрицательный	a, b, c
Ветер	Ветровалы и ветроломы	Отрицательный	a, b, c, e
	Суховеи	Отрицательный	b, c

Типы применения адаптации: a – предотвращение ущерба; b – снижение ущерба; c – предотвратить или снизить ущерб невозможно, адаптация сводится к готовности ликвидировать последствия; d – использование новых благоприятных возможностей; e – естественная адаптация лесов.

глобальном уровнях, причем это управление и использование не должно наносить ущерба другим экосистемам” (Основы устойчивого ..., 2014).

Понятие адаптации к изменениям климата включено в Приложение 21 к Типовой форме лесного плана для Субъекта Российской Федерации “Планируемые мероприятия по сохранению экологического потенциала лесов, адаптации к изменениям климата и повышению устойчивости лесов” (Приказ ..., 2017). Однако анализ фактического заполнения лесных планов показывает недооценку серьезности последствий изменений климата, необходимости безотлагательной адаптации, а также масштаб и особенности лесов России (Leskinen et al., 2020).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛЕСОВ ДЛЯ АДАПТАЦИИ ИНЫХ ОБЪЕКТОВ

Адаптация к изменениям климата на основе экосистем (*ecosystem-based adaptation – EbA*, реже – адаптация с позиций экосистем) – это “использование биоразнообразия и экосистемных функций и услуг в рамках общей стратегии адаптации для улучшения благосостояния общества, в том числе коренных народов и местных общин, а также для того, чтобы помочь людям адаптироваться к неблагоприятным последствиям изменения климата” (Конвенция о биологическом разнообразии, 2018).

Для адаптации к изменениям климата используются две группы экосистемных функций, предоставляемых лесами: защитные (для защиты от неблагоприятных погодно-климатических явлений и их последствий, включая наводнения, почвенную эрозию и др.) и регулирующие (для создания комфортного микроклимата, поддержания гидрологического режима и др.) (табл. 2). Увеличение количества пресной воды в водоемах в межень можно отнести также к производящим.

Имеется много публикаций, устанавливающих положительное влияние лесистости на выпадение осадков. В европейской части Российской Федерации на каждые 10% лесистости увеличение осадков составляет 8–9 мм (Рахманов, 1971, 1981, 1984), а в Западной Сибири благодаря более интенсивной задержке снега лесами – в 12–13 мм (Воронков, 1988). В горных районах увеличение осадков при росте лесистости на 10% может достигать 30% (Крестовский, 1986). В более современных работах отмечается, что в зависимости от климатических и географических факторов гидрологической роли лесов свойственна неопределенность (Онучин, 2015). Там не менее, при удачном сочетании этих факторов гидрологическая роль лесов позитивна.

Таблица 2. Экосистемные функции лесов, используемые для адаптации иных объектов к изменениям климата

Фактор воздействия	Защитная функция	Положительный эффект
Температура	Защита от волн жары	Понижение температуры летом
		Сглаживание хода суточных температур
	Защита от волн холода	Повышение температуры зимой
Ветер	Защита от сильных ветров	Снижение скорости ветра
	Защита от пыльных бурь	Закрепление почвы и предотвращение выдувания
Деградация ландшафтов в результате климатических явлений	Защита от эрозии	Закрепление почвы и предотвращение размывания
	Защита от селей	Закрепление почвы и предотвращение размывания
Обильные осадки	Защита от паводков и наводнений	Перевод поверхностного стока в подземный
Быстрое таяние снега	Защита от наводнений	Замедление процесса таяния в тени деревьев
Засуха	Поддержание гидрологического режима	Предотвращение пересыхания почвы, сохранение грунтовых вод

Способность лесных насаждений благоприятно влиять на гидрологический режим и температурные условия уже длительное время используется в аридных регионах, в первую очередь при создании защитных лесных полос. Еще в конце XIX в. устройство лесных полос, а также проведение иных агролесомелиоративных мероприятий осуществлялось выдающимися исследователями В.В. Докучаевым и Н.К. Генко (Розенберг и др., 2018). В 1930-е гг. на землях колхозов началось устройство полезащитных полос, прерванное в военный период (Колданов, 1967). В 1948 г. было принято постановление “О плане полезащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов для обеспечения высоких устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР”, получившая народное название “Сталинский план преобразования природы”. Общая протяженность созданных крупных государственных полезащитных полос превысила 5.3 тыс. км, в этих полосах было посажено 2.3 млн. га леса (Розенберг и др., 2018). Значительная часть этих насаждений сохранилась до нынешнего времени. Особо отметим, что в плане речь шла не только о типовых узкорядных полезащитных полосах, но и более массивных вариантах лесных насаждений. Таким образом, план можно рассматривать как крупномасштабную попытку адаптации к засушливому климату с помощью лесомелиорации. Не исключено, что при отсутствии достаточных успехов в сокращении антропогенных выбросов парниковых газов, а также развитии механизмов финансирования крупномасштабной деятельности в области землепользования лесомелиорация аридных территорий юга Европейской части России снова может стать актуальной.

Лес способен изменять микроклимат под своим пологом, значительно смягчая его: создаются более влажные и прохладные условия летом, с меньшей амплитудой суточной и годовой температуры (Zellweger et al., 2020). Защита от волн жары, особенно в условиях городских “островов тепла”, является актуальной задачей на большей части территории России. Хотя лесной покров не может прекратить или предотвратить волну жары как опасное метеорологическое явление, и ее последствия для леса как экосистемы также являются тяжелыми, свойство лесов создавать свой микроклимат под пологом уменьшает негативные последствия для находящихся рядом объектов. Отмечено, что температура воздуха в жилой зоне города на 2.4–2.6°C выше, чем на территории лесопарков. Городские парки смягчают излишнюю сухость воздуха (относительная влажность воздуха на территориях парков на 1.9–3.7% выше). Также, наименьшая скорость ветра наблюдается именно в парковой зоне города (Алябышева, 2019).

В городах рекомендуется высаживать полосы вечнозеленых насаждений для защиты объектов с западной, северо-западной, северной и северо-восточной сторон, а с восточной, юго-восточной, южной и юго-западной сторон – листопадные породы деревьев, которые в летнее время дополнительно защищают от действия прямых солнечных лучей и перегрева, а зимой не препятствуют инсоляции жилых помещений (Попова и др., 2019).

Лесные массивы способны эффективно поддерживать собственный микроклимат начиная с определенного размера участка: его ширина должна быть не менее 30 м (Oldén et al., 2019).

Влияние леса на гидрологический режим рек проявляется в трех аспектах: воздействие на величину испарения воды, на поверхностный и внутренний стоки, на водный баланс в целом (Гидрологическая роль ..., 1989). Лесные почвы отличаются большой водопроницаемостью, что способствует переводу осадков во внутрипочвенный и грунто-

вый сток. Важной особенностью лесной подстилки является способность накапливать запасы воды (Лоскутов и др., 2013). Лесистость водосборов оказывает решающее влияние и на внутригодовую зарегулированность речного стока. Наибольший месячный сток рек Среднего Урала Илыча, Лозьвы и др., залесенность водосборов которых достигает 80–90%, превышает наименьший месячный сток в 20–25 раз, реки же лесостепного Зауралья Увелька, Уй и др., бассейны которых почти безлесны, имеют максимальный месячный сток в 50–100 раз больше минимального (Луганский, 2010). Согласно А.В. Побединскому (1979), доля стока рек в половодье с бассейнами, обладающими высокой лесистостью, составляет 1/3 годового объема, а с малолесных и безлесных бассейнов – 2/3 и даже до 90%.

На безлесных площадях в центре Восточно-Европейской равнины до 65% от годовой суммы остатков поступает в реки с поверхностным стоком. 20%-я залесенность территории позволяет уменьшить поверхностный сток до 14%, полная залесенность территории снижает поверхностный сток до 5%. (Лихоманов, 2012). По данным П.Ф. Идзона (1980), снижение лесистости в европейской части Российской Федерации к началу 20-х гг. XX в. по сравнению с X1X в. привело к снижению стока на 5–50% в бассейнах рек Днепра, Верхней Волги и Вятки.

Снижение стока рек сопровождается усыханием болот, как накопителей и хранителей влаги, сокращением числа ручьев, родников (Луганский, 2010).

Выступая в роли почвозащитного фактора, леса препятствуют смыву и размыву почвы и грунтов талыми и дождевыми водами, защищают почвы от дефляции, закрепляют подвижные пески. Сведение лесов сопровождается резким усилением процессов почвенного смыва, обостряется заиливание рек, водохранилищ, прудов (Лихоманов, 2012).

В горных районах с обильными и интенсивными осадками основным средством предупреждения или ослабления последствий селей является посадка леса на горных склонах для закрепления почвогрунтов и оптимизации микроклимата в зонах повышенной угрозы опасных природных явлений (Вагапова, 2019).

В сельскохозяйственной мелиорации многие годы используются лесополосы для снижения скорости ветра и увеличения снегозапасов на полях (Обидин, 2012; Парамонов, 2013).

В условиях современных изменений климата значимость адаптационных экосистемных функций лесов возрастает многократно, т.к. вносит вклад в минимизацию ущерба от стихийных бедствий, обеспечение продовольственной и экологической безопасности значительных территорий.

ЗАЩИТНЫЕ ЛЕСА И ОПИСАНИЕ АДАПТАЦИИ В ЛЕСНОМ КОДЕКСЕ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Важность лесов как защитного механизма от неблагоприятных природных явлений была осознана достаточно давно. В России законодательно для поддержания гидрологического режима рек запрет на сведение лесов был наложен уже в 1701 г., а в 1888 г. “Положением о сбережении лесов” была учреждена категория защитных лесов, к которым относились водоохранные и противоэрозионные леса (Кобяков и др., 2013).

В соответствии с Лесным кодексом Российской Федерации (Лесной кодекс ..., 2006): “к защитным лесам относятся леса, которые являются природными объектами, имеющими особо ценное значение, и в отношении которых устанавливается особый правовой режим использования, охраны, защиты, воспроизводства лесов”. Выделяется пять категорий защитных лесов: 1) леса, расположенные на особо охраняемых природных территориях; 2) леса, расположенные в водоохранных зонах; 3) леса, выполняющие функции защиты природных и иных объектов; 4) ценные леса; 5) городские леса. Кроме того, в Лесном кодексе Российской Федерации говорится о возможности выделения особо защитных участков лесов в пределах территории защитных, эксплуатационных и резервных.

Напрямую выделение защитных лесов или особо защитных участков лесов для адаптации к изменениям климата в Лесном кодексе Российской Федерации не указано, упоминание климаторегулирующей функции лесов есть только в лесотундровых лесах и ленточных борах. Частично могут рассматриваться как адаптационные из защитных лесов: леса, расположенные в водоохранных зонах (поддержание гидрологического режима и защита от наводнений); леса, выполняющие функции защиты природных и иных объектов (защита от сильных ветров, наводнений и т.д.); городские леса (защита от волн жары, создание комфортного микроклимата); ценные леса (ряд климаторегулирующих и защитных функций). Следует также упомянуть: 1) государственные защитные лесные полосы; 2) противоэрозионные леса; 3) пустынные, полупустынные леса; 4) лесостепные леса; 5) лесотундровые леса; 6) горные леса; 10) ленточные боры; 11) запретные полосы лесов, расположенные вдоль водных объектов (Лесной кодекс ..., 2006).

К особо защитным участкам лесов относятся: берегозащитные, почвозащитные участки лесов, расположенные вдоль водных объектов, склоны оврагов (защита от эрозии, наводнений, поддержание гидрологического режима), а также опушки лесов, граничащие с безлесными пространствами (поддержание микроклимата для сохране-

ния лесных экосистем на границе произрастания, защита от сильных ветров).

Сохранение, восстановление и адаптация лесов к изменениям климата сейчас рассматривается как метод адаптации и снижения ущерба от стихийных бедствий для крупных районов: ландшафтов, бассейнов рек и т.д. При этом леса составляют каркас их экологической устойчивости (Spathelf et al., 2018).

Назрела необходимость введения новой категории защитных лесов и особо защитных участков: адаптационные леса – леса, выполняющие роль защиты от неблагоприятных погодно-климатических явлений и их последствий. Необходимо регулирующих и защитных расстояния, необходимые для защиты объектов. Стратегия развития лесного хозяйства должна учитывать необходимость в лесах для адаптации.

Авторы полностью разделяют мнение: "Разработка стратегии адаптации лесного хозяйства к изменению климата становится насущной необходимостью, а не данью международным обязательствам России по РКИК ООН" (Замолодчиков, Краев, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лес не только является ценным ресурсом страны, но также играет значительную роль в системе действий по ограничению неблагоприятных изменений климата. Помимо экосистемных функций по поглощению углерода для смягчения изменений климата, леса предоставляют множество экосистемных регулирующих и защитных функций, важных с точки зрения адаптации к изменениям климата. Как природная система, лес сам подвержен изменениям климата и нуждается в адаптации. В адаптации лесов и лесного хозяйства к изменениям климата большинство методов уже разработаны и известны. Меняется условие их применения: при планировании используются сценарные оценки будущих изменений климата для данного региона. Учитывая важность защитных лесов для адаптации к изменениям климата, особенно для предотвращения и снижения риска стихийных бедствий, необходимо пересмотреть категории защитных лесов, дополнить их адаптационными лесами и увеличить занимаемые ими территории. Одновременно леса могут использоваться для адаптации иных объектов к изменениям климата. Существуют методики ведения лесного хозяйства, которые позволяют получать не только устойчивую прибыль, но также усиливать потенциал лесов по смягчению изменений климата и адаптационные экосистемные услуги. Стратегия развития лесного хозяйства должна учитывать необходимость в лесах как объекта адаптации и средства адаптации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алябышева Е.А. Анализ параметров микроклимата в различных функциональных зонах г. Йошкар-Олы // Современные проблемы медицины и естественных наук. Сб. ст. Междунар. науч. конф. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2019. С. 264–265.

Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О., Лупян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А. Состояние и перспективы развития методов спутникового картографирования растительного покрова России // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2015. Т. 12. № 5. С. 203–221.

Белов С.В. Лесоводство: учебное пособие для вузов по специальности "Лесное хозяйство". М.: Лесная промышленность, 1983. 351 с.

Биомы России. Карта. М.: 1 : 7500000 / Под ред. Огуреевой Г.Н. М.: WWF России, 2018.

Боровичёв Е.А., Королёва Н.Е., Кожин М.Н., Зацаринный И.В., Химич Ю.Р., Петрова О.В., Сенников А.Н., Костина В.А. Наземные экосистемы Мурманской области под воздействием человеческой деятельности и изменений климата // Природа и коренное население Арктики под влиянием изменения климата и индустриального освоения: Мурманская область. М.: ИД "Графит", 2020. С. 18–41.

Боуэн Д. Четвертичная геология. Стратиграфическая основа междисциплинарных исследований: пер. с англ. М.: Мир, 1981. 272 с.

Букварева Е., Замолодчиков Д., Грюневальд К. Экосистемные услуги ландшафтов России // Новые методы и результаты исследований ландшафтов в Европе, Центральной Азии и Сибири (в 5 томах). Том 1. Ландшафты в XXI в.: анализ состояния, основные процессы и концепции исследований. М.: ВНИИ агрохимии им. Д.Н. Прянишникова, 2018. С. 57–61.

Вагапова А.Б. Влияние стихийных природных процессов на структуру и функционирование ландшафта // Актуальные проблемы природопользования и природообустройства. Сб. статей II Междунар. науч.-пр. конф. Пенза: Пензенский гос. аграрный ун-т, 2019. С. 71–74.

Воронков Н.А. Роль лесов в охране вод. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 285 с.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 1006 с.

Высоцкий Г.Н. Учение о лесной пертиненции: курс лесоведения. Л.: Лесное хоз-во и лесная пром-сть, 1930. 131 с.

Гидрологическая роль лесных экосистем / Отв. ред. Снытко В.А. Новосибирск: Наука, 1989. 166 с.

Гинзбург В.А., Кострыкин С.В., Ревокатова А.П., Рябошапко А.Г., Пастухова А.С., Коротков В.Н., Полумиева П.Д. Короткоживущие климатообразующие аэрозоли от лесных пожаров на территории России: модельные оценки вероятности переноса в Арктику и возможное влияние на климат региона // Фундаментальная и прикладная климатология. 2020. Т. 1. С. 21–41.

Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. Влияние климатических изменений на растительный покров Европей-

ской России // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2009. № 2. С. 57–68.

Доклад о научно-методических основах для разработки стратегий адаптации к изменениям климата в Российской Федерации (в области компетенции Росгидромета). Санкт-Петербург; Саратов: Амирит, 2020. 120 с.

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2020. 79 с.

Замолодчиков Д.Г. Системы оценки и прогноза запасов углерода в лесных экосистемах // Устойчивое лесопользование. 2011а. № 4. С. 15–22.

Замолодчиков Д.Г. Оценка климатогенных изменений разнообразия древесных пород по данным учетов лесного фонда // Успехи современной биологии. 2011б. Т. 131. № 4. С. 382–392.

Замолодчиков Д., Краев Г. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки // Устойчивое лесопользование. 2016. № 4(48). С. 23–31.

Зиновьева А.Е. К вопросу классификации экосистемных услуг // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. 2020. Т. 56. № 1. С. 5–13.

Идзон П.Ф. Лес и водные ресурсы. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 153 с.

Им С.Т., Харук В.И., Ли В.Г. Миграция северной границы вечнозеленых хвойных древостоев в Сибири в XXI столетии // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2020. Т. 17. № 1. С. 176–187.

Исаков С.В. Определение динамики изменения дифференциального альбедо территории // Геоинформационное обеспечение пространственного развития Пермского края: Сб. науч. тр. Пермь, 2013. Вып. 6. С. 72–77.

Кобяков К., Лепешкин Е., Титова С. Защитные леса: получится ли их сохранить? // Устойчивое лесопользование. 2013. № 1(34). С. 34–44.

Колданов В.Я. Степное лесоразведение. М.: Лесная пром-сть, 1967. 222 с.

Конвенция о биологическом разнообращии (КБР). Рекомендация, принятая вспомогательным органом по научным, техническим и технологическим консультациям. П. 22/7. Биоразнообразие и изменение климата: подходы с позиций экосистем к адаптации к изменению климата и уменьшению опасности стихийных бедствий. Двадцать второе совещание Монреаль, Канада, 2–7 июля 2018 г. Пункт 9 повестки дня. Электронный ресурс. URL: https://www.cbd.int/doc/recommendations/sbstta-22/sbstta-22-rec-07-ru.pdf (дата обращения 27 августа 2020 г.).

Коротенко В., Бердин В., Грачёва Е., Добролюбова Ю., Замолодчиков Д., Константинов П., Рыжова Н., Смирнова Е., Кириленко А., Насырова А. Климатическая шкатулка: Пособие для школьников по теме “Изменение климата”. М.: Программа развития ООН в России, 2014. 254 с.

Кравцова В.И., Лошкарева А.Р. Исследование северной границы леса по космическим снимкам разного разрешения // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2010. № 6. С. 49–57.

Крестовский О.И. Влияние вырубок и восстановление лесов на водность рек. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 118 с.

Крылов А.М., Малахова Е.Г., Владимирова Н.А. Выявление и оценка площадей катастрофических ветровалов 2009–2010 гг. по данным космической съемки // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. № 200. С. 197–207.

Лесной кодекс Российской Федерации. Утвержден 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 24.04.2020 г.).

Лихоманов О.В., Бубнов Д.В. Денежная оценка средозащитных функций леса (на примере лесов и лесных насаждений Волгоградской области) // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 3: Экономика. Экология. 2012. № 2. С. 214–220.

Логинов А.А., Лыков И.Н., Васильева М.А. Укрупненная оценка стоимости экосистемных услуг леса // Проблемы региональной экологии. 2018. № 3. С. 120–124

Лоскутов С.Р., Шапченкова О.А., Ведрова Э.Ф., Аниськина А.А., Мухортова Л.В. Гигроскопические свойства подстилки хвойных и лиственных насаждений Средней Сибири // Сибирский экологический журн. 2013. Т. 20. № 5. С. 695–702.

Луганский Н.А., Залесов С.В., Щавровский В.А. Лесоведение. Екатеринбург: Уральская гос. лесотехн. академия, 1996. 373 с.

Луганский Н.А., Залесов С.В., Луганский В.Н. Лесоведение: учебн. пособие. Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун-т., 2010. 432 с.

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 460 с.

Неелова Л.О. Параметризация альбедо подстилающей поверхности в гидродинамических моделях атмосферной циркуляции // Математика. Компьютер. Образование. Сб. трудов XIV Междунар. конф. Ижевск: Научно-издательский центр “Регулярная и хаотическая динамика”, 2007. Т. 2. С. 249–253.

Нестеров В.Г. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. 656 с.

Обидин А.А. Текущий прирост сосновых лесополос и снегонакопление // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2012. Т. 96. № 10. С. 59–61.

Онучин А.А. Причины концептуальных противоречий в оценке гидрологической роли бореальных лесов // Сибирский лесной журн. 2015. № 2. С. 41–54.

Основы устойчивого лесоуправления / М.Л. Карпачевский, В.К. Тепляков, Т.О. Яницкая, А.Ю. Ярошенко. М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2014. 266 с.

Оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2008. 515 с.

Парамонов Е.Г. Лесополосы и увлажнение межполосных полей // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013. № 11(109). С. 52–54.

Побединский А.В. Водоохранная и почвозащитная роль лесов. М.: Лесная промышленность, 1979. 176 с.

Попова И.В., Бурак Е.Э., Воробьева Ю.А. Оценка роли зеленых насаждений в формировании комфортных

микроклиматических условий в летний период // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. 2019. № 2. С. 47–55.

Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 20 декабря 2017 г. № 692 "Об утверждении типовой формы и состава лесного плана субъекта Российской Федерации, порядка его подготовки и внесения в него изменений". Приложение 1. Типовая форма лесного плана субъекта Российской Федерации. Приложение 21. Планируемые мероприятия по сохранению экологического потенциала лесов, адаптации к изменениям климата и повышению устойчивости лесов.

Рахманов В.В. Влияние лесов на водность в бассейне верхней Волги // Труды Гидрометцентра СССР. 1971. № 88. 175 с.

Рахманов В.В. Гидроклиматическая роль лесов. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 240 с.

Рахманов В.В. Лесная гидрология // Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНИТИ, 1981. Т. 3. 182 с.

Розенберг Г.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А. Запоздалый опыт экологических экспертиз глобальных планов преобразования природы в России // Вопросы степеведения. 2018. № 14. С. 15–35.

Романова Э.П. Антропогенная трансформация ландшафтов Европы (вне СНГ). Дис. ... д-ра географ. наук в форме науч. докл.: 11.00.01. М., 1998. 74 с.

Румянцев В.Ю., Малхазова С.М., Леонова Н.Б., Солдатов М.С. Прогноз возможных изменений зональных границ растительности Европейской России и Западной Сибири в связи с глобальным потеплением // Сибирский экологический журн. 2013. Т. 4. С. 449–458.

Смирнов Н.С., Коротков В.Н., Романовская А.А. Выбросы черного углерода от природных пожаров на землях лесного фонда Российской Федерации в 2007–2012 гг. // Метеорология и гидрология. 2015. № 7. С. 5–17.

Тараканов А.М., Сурина Е.А., Сеньков А.О. Лесохозяйственные мероприятия по адаптации растительности к изменению климата // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2017. № 47. С. 67–71.

Тишков А.А., Белоновская Е.А., Вайсфельд М.А., Глазов П.М., Кренке А.Н., Тертицкий Г.М. "Позеленение" тундры как драйвер современной динамики Арктической биоты // Арктика: экология и экономика. 2018. № 2(30). С. 31–44.

Торжков И.О., Королева Т.С., Константинов А.В., Кушнир Е.А. Анализ комплекса адаптационных мер к ожидаемым изменениям климата в лесном секторе Российской Федерации // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2017. № 4. С. 64–77.

Хоссейн А. Стоимостная оценка средообразующих функций лесов // Труды БГТУ. 2017. Серия 5. № 1. С. 329–332.

Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г., Ваганов Е.А., Сухинин А.И., Максютов Ш.Ш., МкКаллум И., Лакида И.П. Влияние природных пожаров в России 1998–2010 гг. на экосистемы и глобальный углеродный бюджет // Доклады Академии Наук. 2011. Т. 441. № 4. С. 544–548.

Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г. Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение. 2013. № 5. С. 50–61.

Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г., Кракснер Ф., Онучин А.А. Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки // Сибирский лесной журн. 2017. № 6. С. 3–25.

Шматков Н., Григорьев А., Луговая Д. Лесной сектор Канады // ЛесПромИнформ. 2019. № 4(142). https://lesprominform.ru/jarticles.html?id=5361

Frost G.V., Epstein H.E. Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s // Global change biology, 2014. V. 20. № 4. P. 1264–1277.

Giglio L., Randerson J.T., van der Werf G.R. Analysis of daily, monthly, and annual burned area using the fourth-generation global fire emissions database (GFED4) // J. Geophysical Research. Biogeosciences. 2013. V. 118. P. 317–328.

IPCC 2001. Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1032 p.

IPCC 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri, L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.

IPCC 2019. Climate Change, Land: An IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. URL: https://www.ipcc.ch/srccl-report-download-page/

Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Shushpanov A.S., Golyukov A.S. Climate-driven conifer mortality in Siberia // Global Ecology and Biogeography. 2021. V. 30. № 2. P. 543–556.

Kharuk V.I., Im S.T., Ranson K.J., Yagunov M.N. Climate-induced northerly expansion of Siberian Silkmoth Range // Forests. 2017. V. 8. № 8. Article 301.

Kharuk V.I., Im S.T., Soldatov V.V. Siberian silkmoth outbreaks surpassed geoclimatic barrier in Siberian Mountains // J. Mountain Science. 2020. V. 17. № 8. P. 1891–1900.

Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Vdovin A.S. Spatial distribution and temporal dynamics of high elevation forest stands in southern Siberia // Global Ecology and Biogeography J. 2010. V. 19. P. 822–830.

Kharuk V.I., Ranson K.J., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Im S.T., Golyukov A.S. Larch (*Larix dahurica* Turcz) growth response to climate change in the Siberian permafrost zone // Regional Environmental Change. 2019. V. 19. № 1. P. 233–243.

Kuemmerle T., Kaplan J.O., Prishchepov A.V., Rylsky I., Chaskovskyy O., Tikunov V.S., Müller D. Forest transitions in Eastern Europe and their effects on carbon budgets // Global Change Biology. 2015. V. 21. № 8. P. 3049–3061.

Leskinen P., Lindner M., Verkerk P.J., Nabuurs G.J., Van Brusselen J., Kulikova E., Hassegawa M., Lerink B. (eds.). Russian Forests and Climate Change. What Science Can Tell Us 11. Joensuu: European Forest Institute, 2020. 140 p.

Malevsky-Malevich S.P., Molkentin E.K., Nadyozhina E.D., Shklyarevich O.B. An assessment of potential change in wildfire activity in the Russian boreal forest zone induced by climate warming during the twenty-first century // Climatic Change. 2008. V. 86. P. 463–474. https://doi.org/10.1007/s10584-007-9295-7

Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being / Reid W.V., Mooney H.A., Cropper A., Capistrano D., Carpenter S.R., Chopra K. // Synthesis Report. Washington DC: Island Press, 2005. 160 p.

Oldén A., Peura M., Saine S., Kotiaho J.S., Halme P. The effect of buffer strip width and selective logging on riparian forest microclimate // Forest Ecology and Management. 2019. V. 453. Paper № 117623. 10 p. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117623

Ponomarev E.I., Ivanov V., Korshunov N. Chapter 10 – System of Wildfires Monitoring in Russia // Wildfire Hazards, Risks and Disasters. Elsevier, 2015. P. 187–205. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-410434-1.00010

Spathelf P., Stanturf J., Kleine M., Jandl R., Chiatante D., Bolte A. Adaptive measures: integrating adaptive forest management and forest landscape restoration // Annals of Forest Science. 2018. V. 75. № 2. 6 p.

Vinceti B., Manica M., Lauridsen N., Verkerk P. J., Lindner M., Fady B. Managing forest genetic resources as a strategy to adapt forests to climate change: perceptions of European forest owners and managers // European J. Forest Research. 2020. V. 139. № 6. P. 1107–1119.

Zellweger F., De Frenne P., Lenoir J., Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédl R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Marek M., Naaf T., Nagel T.A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M., Coomes D. Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming // Science. 2020. V. 368(6492). P. 772–775.

Zhu Z., Piao S., Myneni R.B., Huang M., Zeng Z., Canadell J.G., Ciais P., Sitch S., Friedlingstein P., Arneth A., Cao C., Cheng L., Kato E., Koven C., Li Y., Lian. X., Liu Y., Liu R., Mao J., Pan Y., Peng S., Peñuelas J., Poulter B., Pugh T.A.M., Stocker B.D., Viovy N., Wang X., Wang Y., Xiao Z., Yang H., Zaehle S., Zeng N. Greening of the Earth and its drivers // Nature Climate Change. 2016. V. 6. № 8. P. 791–795.

A Role of Forests in Natural Systems Adaptation to Climate Change

O. N. Lipka[1, *], M. D. Korzukhin[1], D. G. Zamolodchikov[1, 2], N. Yu. Dobrolyubov[1], S. V. Krylenko [1], A. Yu. Bogdanovich[1], and S. M. Semenov[1]

[1]*Izrael Institute of Global Climate and Ecology, Glebovskaya str., 20B, Moscow, 107258 Russia*

[2]*Center for Ecology and Productivity of Forests of the Russian Academy of Sciences, Profsouznaya Str., 84/32, Moscow, 117997 Russia*

**E-mail: olipka@mail.ru*

A literature review was conducted on the impacts of climate change on Russian forests and their adaptation. It is well documented that climate change significantly affects forest ecosystems in Russia. Negative effects prevail, although positive ones have also been noted. The article analyzes practical opportunity for adaptation of forests using the categories of impacts of typical hydrometeorological phenomena and their complexes, as well as the potential for natural adaptation. The character of impacts (i.e., negative, positive, or neutral) is assessed based on the priorities of biodiversity conservation, efficiency of forest functioning and conservation of forest resources. The main aim of adaptation measures is to prevent degradation of forest stands and decrease in forest productivity in Russia over significant areas. At the same time, forests can be used for the adaptation of other objects to climate change, since their protective and regulatory features may help offset adverse weather and climate impacts. The types of adaptation could be categorized as follows: prevention of damage; reduction of losses; preparedness for recovery; using new opportunities; involvement of natural ecosystem adaptation (forest self-adaptation). Forests are effective for maintaining the hydrological regime, protecting against floods, reducing wind speed, as well as protecting against heat waves, erosion and dust storms. Effective use of forests as an adaptation measure requires certain care on their ability to provide the necessary ecosystem services, that is an element of forest adaptation *per se*. The Forest Code does not provide any direct references on issues of adaptation to climate change. However, some categories of protective forests can provide respective ecosystem services. It is expedient to constitute a new category of protective forests, namely 'adaptation forests'. Sustainable forest management can contribute to both increasing the mitigation and adaptation capacity of forest ecosystems.

Keywords: Climate change, forest ecosystems, forest management, adaptation of forests, adaptation forests.

Acknowledgements: The study was carried out within the framework of the State contract with the Institute of Global Climate and Ecology № AAAA-A20-120070990079-6 and with the Center for Ecology and Productivity of Forests № AAAA-A18-118052590019-7.

REFERENCES

Alyabysheva E.A. Analiz parametrov mikroklimata v razlichnykh funktsional'nykh zonakh g. Ioshkar-Oly (Analysis of microclimate parameters in various functional zones of Yoshkar-Ola), *Sovremennye problemy meditsiny i estestvennykh nauk* (Modern problems of medicine and natural sciences), Book of abstracts of International Scientific Conference, Yoshkar-Ola: Mariiskii gosudarstvennyi universitet, 2019, pp. 264–265.

Bartalev S.A., Egorov V.A., Zharko V.O., Lupyan E.A., Plotnikov D.E., Khvostikov S.A. Sostoyanie i perspektivy razvitiya metodov sputnikovogo kartografirovaniya rastitel'nogo pokrova Rossii (Current state and development prospects of satellite mapping methods of Russia's vegetation cover), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2015, Vol. 12, No. 5, pp. 203–221.

Belov S.V., *Lesovodstvo* (Silviculture), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1983, 351 p.

Biomy Rossii. Karta. M.: 1 : 7 500 000 (Biomes of Russia. Map. M.: 1 : 7500000), Moscow: WWF Rossii, 2018.

Borovichev E.A., Koroleva N.E., Kozhin M.N., Zatsarinnyi I.V., Khimich Yu.R., Petrova O.V., Sennikov A.N., Kostina V.A., Nazemnye ekosistemy Murmanskoi oblasti pod vozdeistviem chelovecheskoi deyatel'nosti i izmenenii klimata (Terrestrial ecosystems of the Murmansk region under the influence of human activity and climate change), In: Priroda i korennoe naselenie Arktiki pod vliyaniem izmeneniya klimata i industrial'nogo osvoeniya: Murmanskaya oblast' (Nature and indigenous population of the Arctic under the influence of climate change and industrial development: Murmansk region), Moscow: ID "Grafit", 2020, pp. 18–41.

Bouen D., *Chetvertichnaya geologiya. Stratigraficheskaya osnova mezhdistsiplinarnykh issledovanii* (Quaternary geology. A stratigraphic framework for multidisciplinary work), Moscow: Mir, 1981, 272 p.

Bukvareva E., Zamolodchikov D., Gryuneval'd K., Ekosistemnye uslugi landshaftov Rossii (Ecosystem services of Russia landscapes), In: *Novye metody i rezul'taty issledovanii landshaftov v Evrope, Tsentral'noi Azii i Sibiri* (New methods and results of landscape studies in Europe, Central Asia and Siberia), Moscow: VNII agrokhimii imeni D.N. Pryanishnikova, 2018, Vol. 1, pp. 57–61.

Doklad o nauchno-metodicheskikh osnovakh dlya razrabotki strategii adaptatsii k izmeneniyam klimata v Rossiiskoi Federatsii (v oblasti kompetentsii Rosgidrometa), (Report on the scientific and methodological bases for the development of strategies for adaptation to climate change in the Russian Federation (in the field of competence of Roshydromet)), Saint Petersburg, Saratov: Amirit, 2020, 120 p.

Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii, (A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2020), Moscow: Rosgidromet, 2020, 79 p.

Frost G.V., Epstein, H.E., Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s, *Global change biology*, 2014, Vol. 20, No. 4, pp. 1264–1277.

Gidrologicheskaya rol' lesnykh ekosistem (Hydrological role of forest ecosystems), Novosibirsk: Nauka, 1989, 166 p.

Giglio L., Randerson J.T., van der Werf G.R., Analysis of daily, monthly, and annual burned area using the fourth-generation global fire emissions database (GFED4), *J. Geophysical Research. Biogeosciences*, 2013, Vol. 118, pp. 317–328.

Ginzburg V.A., Kostrykin S.V., Revokatova A.P., Ryaboshapko A.G., Pastukhova A.S., Korotkov V.N., Polumieva P.D., Korotkozhivushchie klimatoobrazuyushchie aerozoli ot lesnykh pozharov na territorii Rossii: model'nye otsenki veroyatnosti perenosa v Arktiku i vozmozhnoe vliyanie na klimat regiona (The probability of transfer to the Arctic of short-lived climate-forming aerosols from model forest fires in Russia and their possible impact on climatel), *Fundamental'naya i prikladnaya klimatologiya*, 2020, Vol. 1, pp. 21–41.

Golubyatnikov L.L., Denisenko E.A., Vliyanie klimaticheskikh izmenenii na rastitel'nyi pokrov Evropeiskoi Rossii (Influence of climate changes on the vegetation of European Russia), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2009, No. 2, pp. 57–68.

Idzon P.F., *Les i vodnye resursy* (The forest and the water resources), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 153 p.

Im S.T., Kharuk V.I., Li V.G., Migratsiya severnoi granitsy vechnozelenykh khvoinykh drevostoev v Sibiri v XXI stoletii (Migration of the northern evergreen needleleaf timberline in Siberia in the 21th century), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2020, Vol. 17, No. 1, pp. 176–187.

IPCC 2001, *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability.* Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge: Cambridge University Press, 1032 p.

IPCC 2014, *Climate Change 2014: Synthesis Report.* Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.

IPCC 2019, Climate Change, Land: An IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. Available at: https://www.ipcc.ch/srccl-report-download-page/

Isakov S.V., Opredelenie dinamiki izmeneniya differentsial'nogo al'bedo territorii (Determination of the dynamics of changes in the differential albedo of the territory), *Geoinformatsionnoe obespechenie prostranstvennogo razvitiya Permskogo kraya* (Geoinformation support of the spatial development of the Perm Territory), Book of abstracts, Perm: Perm. gos. nats. issled. un-t, Vol. 6, pp. 72–77.

Karpachevskii M.L., Teplyakov V.K., Yanitskaya T.O., Yaroshenko A.Y., *Osnovy ustoichivogo lesoupravleniya* (Fundamentals of sustainable management of forests), Moscow: Vsemirnyi fond dikoi prirody (WWF), 2014, 266 p.

Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Shushpanov A.S., Golyukov A.S., Climate-driven conifer mortality in Siberia, *Global Ecology and Biogeography*, 2021, Vol. 30, No. 2, pp. 543–556.

Kharuk V.I., Im S.T., Ranson K.J., Yagunov M.N., Climate-induced northerly expansion of Siberian Silkmoth Range, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 8, Article 301.

Kharuk V.I., Im S.T., Soldatov V.V., Siberian silkmoth outbreaks surpassed geoclimatic barrier in Siberian Mountains, *J. Mountain Science*, 2020, Vol. 17, No. 8, pp. 1891–1900.

Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Vdovin A.S., Spatial distribution and temporal dynamics of high elevation forest stands in southern Siberia, *Global Ecology and Biogeography J.*, 2010, Vol. 19, pp. 822–830.

Kharuk V.I., Ranson K.J., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Im S.T., Golyukov A.S., Larch (*Larix dahurica* Turcz) growth response to climate change in the Siberian permafrost zone, *Regional Environmental Change*, 2019, Vol. 19, No. 1, pp. 233–243.

Khossein A., Stoimostnaya otsenka sredoobrazuyushchikh funktsii lesov (Assessment of ecological functions forest), *Trudy BGTU*, 2017, No. № 1, S. 5, pp. 329–332.

Kobyakov K., Lepeshkin E., Titova S., Zashchitnye lesa: poluchitsya li ikh sokhranit'? (Can we save protective forests?), *Ustoichivoe lesopol'zovanie*, 2013, No. 1(34), pp. 34–44.

Koldanov V.Y., *Stepnoe lesorazvedenie* (Planting of forests in steppe), Moscow: Lesn. prom-st', 1967, 222 p.

Konventsiya o biologicheskom raznoobrashchii (KBR), Rekomendatsiya, prinyataya vspomogatel'nym organom po nauchnym, tekhnicheskim i tekhnologicheskim konsul'tatsiyam (Convention on Biological Diversity, Recommendation adopted by the subsidiary body on scientific, technical and technological advice), Available at: https://www.cbd.int/doc/recommendations/sbstta-22/sbstta-22-rec-07-ru.pdf (August 27, 2020).

Korotenko V., Berdin V., Gracheva E., Dobrolyubova Y., Zamolodchikov D., Konstantinov P., Ryzhova N., Smirnova E., Kirilenko A., Nasyrova A., *Klimaticheskaya shkatulka* (Climate box), Moscow: Programma razvitiya OON v Rossii, 2014, 254 p.

Kravtsova V.I., Loshkareva A.R., Issledovanie severnoi granitsy lesa po kosmicheskim snimkam raznogo razresheniya (Study of the northern forest line using space imagery of different resolutions), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2010, No. 6, pp. 49–57.

Krestovskii O.I., *Vliyanie vyrubok i vosstanovleniya lesov na vodnost' rek* (Effects of cutting and reforestation on water content in rivers), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1986, 118 p.

Krylov A.M., Malakhova E.G., Vladimirova N.A., Vyyavlenie i otsenka ploshchadei katastroficheskikh vetrovalov 2009–2010 gg. po dannym kosmicheskoi s'emki (Identification and assessment of forest areas damaged by windfalls in 2009–2010 by means of remote sensing), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2012, No. 200, pp. 197–207.

Kuemmerle T., Kaplan J.O., Prishchepov A.V., Rylsky I., Chaskovskyy O., Tikunov V.S., Müller D., Forest transitions in Eastern Europe and their effects on carbon budgets, *Global Change Biology*, 2015, Vol. 21, No. 8, pp. 3049–3061.

Leskinen P., Lindner M., Verkerk P.J., Nabuurs G.J., Van Brusselen J., Kulikova E., Hassegawa M., Lerink B. (eds.), *Russian Forests and Climate Change. What Science Can Tell Us 11*, Joensuu: European Forest Institute, 2020, 140 p.

Lesnoi kodeks Rossiiskoi Federatsii ot 04.12.2006 № 200-FZ

Likhomanov O.V., Bubnov D.V., Denezhnaya otsenka sredozashchitnykh funktsii lesa (na primere lesov i lesnykh nasazhdenii Volgogradskoi oblasti) (Monetary valuation of environment protection functions of forests (the case study of forests and forest plantations of the Volgograd region)), *Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 3: Ekonomika. Ekologiya*, 2012, No. 2, pp. 214–220.

Loginov A.A., Lykov I.N., Vasil'eva M.A., Ukrupnennaya otsenka stoimosti ekosistemnykh uslug lesa (The integrated assessment of the value of forest ecosystem services), *Problemy regional'noi ekologii*, 2018, No. 3, pp. 120–124.

Loskutov S.R., Shapchenkova O.A., Vedrova E.F., Aniskina A.A., Mukhortova L.V., Hygroscopic properties of the litter of coniferous and deciduous stands in Central Siberia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 5, pp. 525–531.

Luganskii N.A., Zalesov S.V., Luganskii V.N., *Lesovedenie* (Forest science), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2010, 432 p.

Luganskii N.A., Zalesov S.V., Shavrovskii V.A., *Lesovedenie* (Forest science), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTA, 1996, 373 p.

Malevsky-Malevich S.P., Molkentin E.K., Nadyozhina E.D., Shklyarevich O.B., An assessment of potential change in wildfire activity in the Russian boreal forest zone induced by climate warming during the twenty-first century, *Climatic Change*, 2008, Vol. 86, pp. 463–474, doi 10.1007/s10584-007-9295-7

Melekhov I.S., *Lesovedenie* (Forest science), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 408 p.

Neelova L.O., Parametrizatsiya al'bedo podstilayushchei poverkhnosti v gidrodinamicheskikh modelyakh atmosfernoi tsirkulyatsii (Parametrization of the underlying surface albedo in hydrodinamic models of the atmospheric circulation), *Matematika. Komp'yuter. Obrazovanie* (Mathematics. Computer. Education), Proc. of XIV International Conference, Izhevsk: Nauchno-izdatel'skii tsentr "Regulyarnaya i khaoticheskaya dinamika", Vol. 2, pp. 249–253.

Nesterov V.G., *Obshchee lesovodstvo* (General silviculture), Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat, 1954, 656 p.

Obidin A.A., Tekushchii prirost sosnovykh lesopolos i snegonakoplenie (Current apical growth of forest belts and snow accumulation), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2012, Vol. 96, No. 10, pp. 59–61.

Oldén A., Peura M., Saine S., Kotiaho J.S., Halme P., The effect of buffer strip width and selective logging on riparian forest microclimate, *Forest Ecology and Management*, 2019, Vol. 453, Paper No. 117623, 10 p, https://doi.org/10.1016/ j.foreco.2019.117623

Onuchin A.A., Prichiny kontseptual'nykh protivorechii v otsenke gidrologicheskoi roli boreal'nykh lesov (The reasons for conceptual contradictions in evaluating hydrological role of boreal forests), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 2, pp. 41–54.

Otsenochnyi doklad Rosgidrometa ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiiskoi Federatsii, (Assessment report of Roshydromet on climate changes and their

consequences on the territory of the Russian Federation), Moscow: Rosgidromet, 2008, 515 p.

Paramonov E.G., Lesopolosy i uvlazhnenie mezhpolosnykh polei (Windbreaks and moistening the fields between them), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 11(109), pp. 52–54.

Pobedinskii A.V., *Vodookhrannaya i pochvozashchitnaya rol' lesov* (Water protection and soil-protective role of forests), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1979, 176 p.

Ponomarev E.I., Ivanov V., Korshunov N., Chapter 10 – System of Wildfires Monitoring in Russia, In: *Wildfire Hazards, Risks and Disasters*, Elsevier, 2015, pp. 187–205, https://doi.org/10.1016/B978-0-12-410434-1.00010

Popova I.V., Burak E.E., Vorob'eva Y.A., Otsenka roli zelenykh nasazhdenii v formirovanii komfortnykh mikroklimaticheskikh uslovii v letnii period (An assessment of the role of green belts in creating comfortable microclimatic conditions in summer), *Vestnik Baltiiskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta. Seriya: Estestvennye i meditsinskie nauki*, 2019, No. 2, pp. 47–55.

Prikaz Ministerstva prirodnykh resursov i ekologii RF ot 20 dekabrya 2017 g. № 692 (Order of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation of December 20, 2017 No. 692).

Rakhmanov V.V., *Gidroklimaticheskaya rol' lesov* (Hydroclimatic role of forests), Moscow: Lesnaya prom-t', 1984, 240 p.

Rakhmanov V.V., *Lesnaya gidrologiya* (Forest hydrology), Moscow: Izd-vo VINITI, 1981, Vol. 3, 182 p.

Rakhmanov V.V., Vliyanie lesov na vodnost' v basseine verkhnei Volgi (Influence of forests on water content in the upper Volga basin), *Trudy Gidromettsentra SSSR*, 1971, No. 88, pp. 175.

Reid W.V., Mooney H.A., Cropper A., Capistrano D., Carpenter S.R., Chopra K., *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being*, Synthesis Report. Washington DC: Island Press, 2005, 160 p.

Romanova E.P., *Antropogennaya transformatsiya landshaftov Evropy (vne SNG). Diss. d-ra geograf. nauk v forme nauch. dokl.* (Anthropogenic transformation of landscapes in Europe (outside the CIS). Dissertation of Doctor's geogr. sci. in the form of a scientific report), Moscow: 1998, 74 p.

Rozenberg G.S., Saksonov S.V., Senator S.A., Zapozdalyi opyt ekologicheskikh ekspertiz global'nykh planov preobrazovaniya prirody v Rossii (Belated experience of environmental impact of the global plans for the transformation of nature in Russia), *Voprosy stepevedeniya*, 2018, No. 14, pp. 15–35.

Rumiantsev V.Y., Malkhazova S.M., Leonova N.B., Soldatov M.S., Forecasting possible changes in zonal vegetation boundaries in European Russia and Western Siberia in connection with global warming, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 4, pp. 343–349.

Shmatkov N., Grigor'ev A., Lugovaya D., Available at: https://lesprominform.ru/jarticles.html?id=5361 (August 27, 2020).

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Climate change and wildfires in Russia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 7, pp. 683–692.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Kraksner F., Onuchin A.A., Perekhod k ustoichivomu upravleniyu lesami Rossii: teoretiko-metodicheskie predposylki (Transition to sustainable forest management in Russia: theoretical and methodological backgrounds), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 6, pp. 3–25.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Mccallum I., Lakyda I.P., Vaganov E.A., Sukhinin A.I., Maksyutov S.S., Impact of wildfire in Russia between 1998-2010 on ecosystems and the global carbon budget, *Doklady Earth sciences*, 2011, Vol. 441, No. 2, pp. 1678–1682.

Smirnov N.S., Korotkov V.N., Romanovskaya A.A., Black carbon emissions from wildfires on forest lands of the Russian Federation in 2007–2012, *Russian Meteorology and Hydrology*, 2015, Vol. 40, No. 7, pp. 435–442.

Spathelf P., Stanturf J., Kleine M., Jandl R., Chiatante D., Bolte A., Adaptive measures: integrating adaptive forest management and forest landscape restoration, *Annals of Forest Science*, 2018, Vol. 75, No. 2, 6 p, https://doi.org/10.1007/s13595-018-0736-4

Tarakanov A.M., Surina E.A., Sen'kov A.O., Lesokhozyaistvennye meropriyatiya po adaptatsii rastitel'nosti k izmeneniyu klimata (Forestry measures to adapt vegetation to climate change), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2017, No. 47, pp. 67–71.

Tishkov A.A., Belonovskaya E.A., Vaisfel'd M.A., Glazov P.M., Krenke A.N., Tertitskii G.M., "Pozelenenie" tundry kak draiver sovremennoi dinamiki Arkticheskoi bioty ("The greening" of the tundra as a driver of the modern dynamics of Arctic biota), *Arktika: ekologiya i ekonomika*, 2018, No. 2(30), pp. 31–44.

Torzhkov I.O., Koroleva T.S., Konstantinov A.V., Kushnir E.A., Analiz kompleksa adaptatsionnykh mer k ozhidaemym izmeneniyam klimata v lesnom sektore Rossiiskoi Federatsii (Economic efficiency analysis of the adaptation to climate change in forestry in Russia), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*, 2017, No. 4, pp. 64–77.

Vagapova A.B., Vliyanie stikhiinykh prirodnykh protsessov na strukturu i funktsionirovanie landshafta (Influence of natural natural processes on the structure and functioning of a landscape), *Aktual'nye problemy prirodopol'zovaniya i prirodoobustroistva* (Actual problems of nature management and environmental engineering), Book of Articles of II International Scientific Practical Conference, Penza: Penzenskii gos. agrarnyi un-t, 2019, pp. 71–74.

Vinceti B., Manica M., Lauridsen N., Verkerk P.J., Lindner M., Fady B., Managing forest genetic resources as a strategy to adapt forests to climate change: perceptions of European forest owners and managers, *European J. Forest Research*, 2020, Vol. 139, No. 6, pp. 1107–1119.

Voronkov N.A., *Rol' lesov v okhrane vod* (The role of forests in water protection), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, 285 p.

Vtoroi otsenochnyi doklad Rosgidrometa ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiiskoi Federatsii (Second Roshydromet assessment report on climate change and its consequences in Russian Federation), Moscow: Rosgidromet, 2014, 1006 p.

Vysotskii G.N., *Uchenie o lesnoi pertinentsii: kurs lesovedeniya* (The study of forest pertinence: a course in forestry), Leningrad: Lesnoe khoz-vo i lesnaya prom-st', 1930, 131 p.

Zamolodchikov D., Kraev G., Vliyanie izmenenii klimata na lesa Rossii: zafiksirovannye vozdeistviya i prognoznye otsenki (Impact of Climate Change on Russian Forests: Recorded Impacts and Forecast Estimates), *Ustoichivoe lesopol'zovanie*, 2016, No. 4(48), pp. 23–31.

Zamolodchikov D.G., An estimate of climate related changes in tree species diversity based on the results of forest fund inventory, *Biology bulletin reviews*, 2011б, Vol. 2, No. 2, pp. 154–163.

Zamolodchikov D.G., Sistemy otsenki i prognoza zapasov ugleroda v lesnykh ekosistemakh (Systems of assessment and forecast of carbon storages in forest ecosystems), *Ustoichivoe lesopol'zovanie*, 2011a, No. 4, pp. 15–22.

Zellweger F., De Frenne P., Lenoir J., Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédl R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Marek M., Naaf T., Nagel T. A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M., Coomes D., Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming, *Science*, 2020, Vol. 368(6492), pp. 772–775.

Zhu Z., Piao S., Myneni R.B., Huang M., Zeng Z., Canadell J.G., Ciais P.,, Sitch S., Friedlingstein P., Arneth A., Cao C., Cheng L., Kato E., Koven C., Li Y., Lian. X., Liu Y., Liu R., Mao J., Pan Y., Peng S., Peñuelas J., Poulter B., Pugh T.A.M., Stocker B.D., Viovy N., Wang X., Wang Y., Xiao Z., Yang H., Zaehle S., Zeng N., Greening of the Earth and its drivers, *Nature Climate Change*, 2016, Vol. 6, No. 8, pp. 791–795.

Zinov'eva A.E., K voprosu klassifikatsii ekosistemnykh uslug (On classification of ecosystem services), *Izvestiya Altaiskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva*, 2020, Vol. 56, No. 1, pp. 5–13.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 547–554

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*181;574.4

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАЗНЫХ ВИДОВ ДУБА И ФИЛЛОФАГОВ КАК ОБЪЕКТ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2021 г. И. А. Уткина[1, *], В. В. Рубцов[1]

[1]Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: UtkinaIA@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.05.2021 г.
После доработки 25.05.2021 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

Проведен анализ литературы, посвященной взаимодействиям в системе “кормовое дерево – насекомые” на примере различных видов дуба, растущих в разных частях северного полушария, и насекомых, питающихся их листвой. Показано, что характер реакции деревьев разных видов на отчуждение части листовой поверхности во многом схож: прорастание запасных и спящих почек, отрастание вторичной листвы, способствующее постепенной нормализации физиологических процессов в кронах. Отмечается, что уже накоплено довольно много данных, показывающих влияние современного климата (увеличение или уменьшение количества осадков, неравномерность их распределения, рост температуры воздуха) на изменение роли насекомых разных групп (листогрызущие, минёры, галлообразователи). Это может повлиять на состояние дубовых насаждений и их лесоводственные характеристики.

Ключевые слова: дуб, Quercus, дубравы, филлофаги, листогрызущие насекомые, минёры, галлообразователи.

DOI: 10.31857/S0024114821050090

Род Дуб (*Quercus* L., сем. Fagaceae) объединяет более 600 видов, произрастающих в районах северного полушария Земли, преимущественно в зоне с умеренным климатом.

На территории бывшего СССР это в первую очередь дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), произрастающий в умеренной зоне Европейской России, а в более южных регионах, в Крыму, на Кавказе, в Молдове, Украине, к нему присоединяется дуб скальный (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.).

В России принято выделять две фенологические разновидности, или феноформы, дуба черешчатого – раннюю и позднюю, часто произрастающие вместе и по-разному реагирующие на внешние абиотические и биотические факторы, в том числе повреждения насекомыми. Более подробно различия между феноформами изложены нами ранее (Рубцов, Уткина, 2008; Уткина, Рубцов, 2016, 2017).

Эти же два листопадных вида, дуб черешчатый и дуб скальный, распространены также в Центральной и Западной Европе, а по мере продвижения на юг к ним добавляются листопадный вид дуб австрийский (*Q. cerris* L.) и два вечнозеленых вида: дуб каменный (*Q. ilex* L.) и дуб пробковый (*Q. suber* L.).

Много видов дуба произрастает на территории США и на юге Канады, причем часто в одном и том же насаждении могут расти сразу несколько видов, от четырех и более (Campbell, Valentine, 1972; Wargo, 1978; Valentine et al., 1983; Valentine, Houston, 1984). Наиболее распространены здесь листопадные виды: дуб белый (*Q. alba* L.), дуб красный (*Q. rubra* L.), дуб черный (*Q. velutina* L.), дуб каштановый (*Q. prinus* L.), дуб шарлаховый (*Q. coccinea* Munch.), дуб падуболистный (*Q. ilicifolia* Wangenh.) и другие.

Довольно большое разнообразие видов дуба отмечено на востоке Азии, включая Приморский край России, Китай, Японию: дуб монгольский (*Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb.), дуб зубчатый (*Q. dentata* Thunb.), дуб курчавый (*Q. crispula* Blume), дуб острейший (*Q. acutissima* Carruth.) и другие (Kudo, 1996; Hattory et al., 2004; Sato, 2008; и др.).

Повсюду представители рода *Quercus* относятся к предпочитаемым кормовым породам для большого числа растительноядных насекомых, включая филлофагов – разнообразных листогрызов, минеров, галлообразователей. Цель данной работы – обобщить результаты исследователей взаимодействий основных групп насекомых-филлофагов и их кормовых пород на примере разных видов дуба, произрастающих в разных природных зонах.

Британский исследователь T.R.E. Southwood (1961) провел сравнение числа видов насекомых, обитающих на нескольких древесных и кустарни-

ковых породах в Великобритании и СССР. И там, и там больше всего видов указано для дуба (в первом случае – дуба черешчатого и дуба скального вместе), соответственно 284 и 150. Данные для СССР автор взял из справочника В.И. Гусева и М.Н. Корсакова (1940; цит. MacLean, Clark, 2021 по Southwood, 1961). Однако согласно Д.П. Довнар-Запольскому (1954), изучавшему энтомофауну дуба черешчатого в Черноземной зоне, это число гораздо больше, около 700.

Неудивительно, что именно дуб и питающиеся его листвой насекомые часто становились объектами при изучении разнообразных взаимоотношений в системе "дерево – насекомые": круговорота органических веществ в очаге массового размножения зеленой дубовой листовертки (Carlisle et al., 1966), изменения химических свойств листвы дуба, оставшейся после питания зимней пяденицы (Feeny, 1970; и др.). Примерно в это же время была опубликована одна из наиболее "биогеоценотических" работ этого направления на русском языке, показавшая, какие изменения происходят в других ярусах насаждения, подлеске и напочвенном покрове после сильного повреждения листвы первого яруса непарным шелкопрядом (Воронцов и др., 1967).

Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), один из опаснейших вредителей лиственных пород, способен питаться листвой многих видов деревьев и кустарников. Однако различные виды дуба, произрастающие в Европе, включая дуб черешчатый, – наиболее предпочитаемые им кормовые породы. В средиземноморских регионах он повреждает не только листопадные виды, но и вечнозеленые – дуб каменный и дуб пробковый (Picolo, Terradas, 1989). Сравнение их реакции на дефолиацию непарным шелкопрядом показало, что характеристики их листвы – площадь поверхности листьев, их размеры, удельная листовая масса, число почек – примерно одинаковы, но у дуба пробкового влияние дефолиации было сильнее выражено в верхней части крон, а у дуба каменного – в нижней.

В России изучением динамики численности непарного шелкопряда на протяжении многих лет занимаются Н.И. Лямцев в европейской части (Лямцев, Исаев, 2005; Лямцев, 2019; и др.) и В.И. Пономарев – в азиатской (Пономарев и др., 2012, 2016; и др.). Н.И. Лямцев (2019) справедливо пишет, что до сих пор многие вопросы экологии непарного шелкопряда изучены недостаточно, для их решения необходим системный подход и длительные комплексные наблюдения на стационарных участках для выявления закономерностей его массовых размножений.

После того, как непарный шелкопряд случайно был завезен в 1860-х годах на североамериканский континент, он успешно распространился по большей части территории США и питается листвой практически всех местных видов дуба (Campbell, Valentine, 1972; Schultz, Baldwin, 1982; Valentine et al., 1983; Heichel, Turner, 1983, 1984; Valentine, Houston, 1984; May, Killingbeck, 1995; Muzika, Liebhold, 1999; MacLean, Clark, 2021; и др.).

В последнее время вследствие происходящих изменений климата увеличилось повреждение листвы местных видов дуба в Ливане и сопредельных странах разными группами филлофагов, среди которых наиболее опасный - непарный шелкопряд (Moussa et al., 2021).

Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.) – еще один филлофаг, распространенный в Европе, питается листвой многих древесных и кустарниковых пород, но также предпочитает дуб многим из них. Взаимодействия разных видов дуба и зимней пяденицы изучались в самых разных аспектах. В Великобритании помимо упоминавшегося выше исследования химизма листвы дуба черешчатого после ее повреждения зимней пяденицей (Feeny, 1970) изучали также взаимодействия дуба черешчатого и зимней пяденицы как начальных звеньев пищевой цепи (Buse et al., 1998; Visser, Holleman, 2000; и др.), а в Финляндии изучали адаптацию зимней пяденицы к фенологии различных кормовых пород, среди которых был и дуб черешчатый (Tikkanen, Lyytikäinen, 2002; и др.). Более подробно особенности взаимоотношений зимней пяденицы с кормовыми породами обсуждались нами ранее (Уткина, Рубцов, 2015).

Как и непарный шелкопряд, зимняя пяденица случайно была завезена в США, где постепенно стала повреждать листву местных древесных пород, в том числе дуба красного (Embree, 1967; Simmons et al., 2014; и др.).

Зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) – еще один распространенный филлофаг, питающийся листвой дуба. По нашим данным для востока Воронежской области, в последние годы он практически исчез (Рубцов, Уткина, 2008, 2019). В Румынии этот вид распространен в настоящее время (Tomescu et al., 2014). В Иране зафиксировано повреждение им листвы трех аборигенных видов дуба: дуба ливанского (*Q. lebani* Oliv.), дуба инфекторного (*Q. infectoria* Oliv.) и дуба Бранта (*Q. brantii* Lindl.) (Yazdanfar et al., 2015).

Результаты этих и других исследований в разных регионах показывают, что последствия дефолиации многих видов дуба теми или иными листогрызущими насекомыми зависят в первую очередь от ее интенсивности, кратности и сроков, а также от фенологии в течение вегетации у листопадных видов и возраста листвы у вечнозеленых видов. Большое значение имеют и внешние условия – погода, плодородие почвы, рельеф местности, высота над уровнем моря, расстояние до источников промышленного загрязнения и др.

Важны также состав насаждения и индивидуальные особенности деревьев – возраст, положение в древостое. Взаимодействие всей совокупности одновременно действующих факторов приводит к большой вариации адаптационных реакций растений, отчего затруднительны точные оценки текущего состояния поврежденных насаждений и деревьев.

Данные о распространении и увеличении численности ***минёров,*** другой группы филлофагов, на листьях дуба и его спутников появляются все чаще в разных европейских странах: Беларуси (Евдошенко, 2013; Гляковская, Рыжая, 2018; и др.), Украины (Никитенко и др., 2005; Григорюк и др., 2014; и др.), Хорватии (Matosevic et al., 2008), Польше (Wrzesinska, 2017).

Среди минёров наиболее заметным и вредоносным является дубовая широкоминирующая моль (*Acrocercops brongniardella* F.) (Lepidoptera, Gracillariidae) – филлофаг, давно присутствующий в дубравах европейской части России, странах Центральной и Южной Европы. Все исследователи отмечают возросшую вредоносность этого вида для дуба черешчатого, но иногда делают противоположные выводы о его способности минировать листья дуба красного, интродуцированного из Северной Америки. По мнению одних, листья дуба красного не заселяются дубовой широкоминирующей молью (Евдошенко, 2013), а другие видели мины на его листьях (Гляковская, Рыжая, 2018).

В России сообщается о повреждении дубовой широкоминирующей молью листвы дуба черешчатого на северо-востоке Воронежской области (Голуб и др., 2011; и др.). Согласно нашим многолетним наблюдениям в той же Воронежской области, дубовая широкоминирующая моль на протяжении двух десятилетий массово размножается во всех типах дубрав на листьях ранней, поздней и промежуточных феноформ дуба, повреждая до 70–80% площади листовой поверхности (Уткина, Рубцов, 2019).

Есть свидетельство расширения ареала дубовой широкоминирующей моли на северо-восток: в 2014 г. она впервые была обнаружена на территории Омской области (Чурсина и др., 2016).

В Японии сравнивали видовой состав минёров и листогрызов. Было установлено, что на дубе зубчатом (*Quercus dentata*) разные виды минёров предпочитают разные части крон, листья разных размеров (Sato, 2008), а также подвергаются нападению разных видов паразитов (Nakamura, Kimura, 2009).

Искусственную дефолиацию для имитации естественного потребления листвы листогрызущими насекомыми часто осуществляли для разных видов: дуба черешчатого в Великобритании (Hilton et al., 1987), дуба скального во Франции (Chaar et al., 1997), дуба пробкового в Италии (Magnoler, Cambini, 1970), дуба красного в США (Heichel, Turner, 1976; и др.), дуба монгольского (Kudo, 1996), дуба курчавого и дуба зубчатого (Hattory et al., 2004) в Японии.

Такие опыты показали, что у всех видов дуба реакции на дефолиацию были схожими: чем больше листвы отчуждалось, тем интенсивнее проходило ее восстановление и образование новых побегов, однако постепенно, при повторной дефолиации, эти процессы ослабевали. Эти изменения сопровождались схожими изменениями размеров годичных колец (Heichel, Turner, 1976; Hilton et al., 1987; Kudo, 1996; Hattory et al., 2004).

Сравнение результатов экспериментальной и естественной дефолиации насекомыми показало, что регенеративное побего- и листообразование у всех видов дуба происходит по похожему сценарию, в соответствии с законом коррелятивного роста и торможения. Удаление почек и листьев в начале вегетации провоцирует прорастание других почек, запасных и спящих, с последующим образованием новых побегов и листьев. Это показано на примере дуба красного (Heichel, Turner, 1976; и др.) и других видов. Зафиксировано также, что после частичной дефолиации возрастает интенсивность фотосинтеза оставшейся листвы (Heichel, Turner, 1976; Wargo, 1978, 1996; и др.).

Фенологические сдвиги вследствие климатических изменений и нарушение синхронности наступления фенофаз кормовых растений и филлофагов – еще один аспект исследований с участием разных видов дуба. В частности, A. Buse et al. (1999) на примере дуба черешчатого, зимней пяденицы и синиц показали, что нарушение синхронности между отрастанием листвы дуба и отрождением гусениц из яиц способствует сокращению кормовой базы птиц, чье потомство питается этими гусеницами. А это, в свою очередь, приводит к изменениям их численности и следующих звеньев пищевой цепи (Both et al., 2009). В другой работе A. Buse et al. (1998) на примере пары “дуб черешчатый – зимняя пяденица” обсуждается влияние повышения температуры воздуха и концентрации атмосферного CO_2 на взаимодействия филлофагов с кормовыми деревьями. Показано, что реакции деревьев и питающихся их листвой насекомых на изменение этих параметров могут происходить с разной скоростью, отчего может произойти нарушение синхронности наступления фенологических фаз на этом и более высоких трофических уровнях. Схожие результаты получены и другой группой исследователей (Dury et al., 1998).

Изменение роли различных функциональных групп фитофагов (включая филлофагов) – еще одно следствие изменения климата. Взаимоотношения между насекомыми-фитофагами разных

функциональных групп и их кормовыми растениями и раньше были недостаточно изученными. В настоящее время их сложный характер усугубляется происходящими изменениями климата, поразному влияющими как на растения с разными видовыми стратегиями роста и адаптацией к стрессовым факторам, так и на фитофагов с различной пищевой специализацией и разными жизненными циклами. Например, авторы обзорной работы (Jaworski, Hilszczański, 2013) утверждают, что в результате этих изменений виды, развивающиеся в древесине, положительно реагируют на незначительный водный дефицит, в то время как галлообразователи и питающиеся заболонью насекомые, наоборот, реагируют отрицательно. Более противоречивы данные о листогрызущих и минёрах.

Похожие выводы получены и при изучении взаимоотношений четырех калифорнийских видов дуба, листопадных и вечнозеленых, и потребителей их листвы: листогрызущих моно- и полифагов (внешний тип питания), галлообразователей и минёров (внутренний тип питания) в разных условиях местообитания – вдоль градиентов влажности и температуры воздуха. Вопреки ожиданиям авторов, тип листьев (опадающие и не опадающие на зиму) не повлиял на степень изъятия листовой площади, но они обнаружили, что меняются соотношения между представительством разных функциональных групп. Минеры и галлообразователи более чутко, чем листогрызущие, реагировали на увеличение количества осадков: в более засушливых условиях на листьях всех типов галлов и мин было больше, в более влажных – меньше (Leckey et al., 2014).

Выводы, обобщающие реакции разных видов дуба на внешние факторы, содержатся в работе I.S. Pearse и A.L. Hipp (2012). Авторы с помощью метода филогенетической регрессии проанализировали различные характеристики 56 видов дуба, произрастающих в Европе, Азии и Северной Америке. По их мнению, климат оказывает решающее влияние как на химические, так и на физические защитные реакции. Защитные реакции листьев в ответ на нападение листогрызущих насекомых и минеров у одного и того же вида дуба были выше в более низких широтах, что можно объяснить влиянием климата. При сравнении разных видов было установлено, что защитные свойства выше у тех видов дуба, которые произрастают в регионах с низкой температурой, умеренной зимой и низким минимальным количеством осадков. Установленная связь между признаками листьев дуба и абиотической средой согласуется с набором климатических параметров, которые оказывают влияние на фитофагов, и не противоречит гипотезе о доступности ресурсов, согласно которой чем более кормовые растения ограничены в ресурсах, тем сильнее воздействуют на них фитофаги, осуществляя естественный отбор (Bryant et al., 1983; Coley et al., 1985; и др.).

Заключение. Анализ относительно небольшой части исследований взаимодействия разных видов дуба и филлофагов, потребляющих их листву, подтверждает сложность процессов, происходящих в лесных экосистемах. Ситуация усложняется еще и тем, что происходящие изменения климата нарушают синхронность фенологических событий, важных для всех участников взаимодействий. В результате интенсивность одних процессов усиливается, других – ослабевает. Меняются роли разных функциональных групп насекомых, что может иметь серьезные, в том числе негативные, последствия для дубовых насаждений и для лесохозяйственной деятельности в целом. Необходимо продолжение исследований с привлечением как можно большего числа регионов, чтобы получить более четкое представление о функционировании лесных экосистем и состоянии дубрав.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцов А.И., Иерусалимов Е.Н., Мозолевская Е.Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе // Журн. общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 172–187.

Гляковская Е.И., Рыжая А.В. Инвазивные виды фитофагов в комплексах интродуцированных растений зеленых насаждений Гродненского Понеманья, Беларусь // Евразиатский энтомол. журн. 2018. Т. 17(2). С. 87–91.

Голуб В.Б., Простаков Н.И., Хицова Л.Н. Динамика поврежденности кроны дуба широкоминирующей молью (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) в Усманском бору (Воронежская область) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТА, 2011. Вып. 196. С. 29–36.

Григорюк И.А., Яворовский П.П., Стефановская Т.Р. Моніторинг і регуляція чисельності дубової широкоминуючої моли (*Coriscium*(=*Acrocercops*) *brongniardella* F.) в лесопарковой зоне Киева // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2014. № 4(61). С. 101–105.

Довнар-Запольский Д.П. Очерк энтомофауны черешчатого дуба (*Quercus robur*) в европейской части СССР // Зоологический журн. 1954. Т. 33. Вып. 4. С. 794–806.

Евдошенко С.И. Дендрофильные минеры-филлобионты – вредители зеленых насаждений Брестского Полесья: весенняя и весенне-летняя фенологические группы // Вестник БГУ. Сер. 2. 2013. № 2. С. 29–33.

Лямцев Н.И. Динамика популяции непарного шелкопряда в лесостепных дубравах европейской России // Лесоведение. 2019. № 5. С. 366–374.

Лямцев Н.И., Исаев А.С. Модификация типов вспышек массового размножения непарного шелкопряда в зависимости от эколого-климатической ситуации // Лесоведение. 2005. № 5. С. 3–9.

Нікітенко Г.М., Фурсов В.Н., Свиридов С.В., Гумовский А.В., Котенко Ф.П., Нарольский Т.Б., Толканиц В.И. Дубова широкомінуюча міль та інші мінуючі лускокрилі на дубі. Повідомлення 3. Природні вороги мінуючих

шкідників дуба в Україні на суміжних територіях // Вестник зоологии. 2005. Т. 39. № 4. С. 35–47.

Пономарев В.И., Гниненко Ю.И., Ильиных А.В., Соколов Г.И., Андреева Е.М. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 321 с.

Пономарев В.И., Соколов Г.И., Клобуков Г.И. Динамика плотности зауральской популяции непарного шелкопряда в 2003–2013 гг. // Лесоведение. 2016. № 3. С. 223–235.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф, 2008. 302 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Реакция насекомых-филлофагов на современные изменения климата // Лесоведение. 2019. № 5. С. 375–384.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Исследования фенологических форм дуба черешчатого // Лесоведение. 2016. № 6. С. 466–475.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Устойчивость фенологических форм дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) к неблагоприятным внешним факторам // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2017. Вып. 220. С. 200–211.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Зимняя пяденица (*Operophtera brumata*) как объект отечественных и зарубежных исследований // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии: Вып. 211. СПб.: СПб ГЛТУ, 2015. С. 119–134.

Уткина И.А., Рубцов В.В. Дубовая широкоминирующая моль – давно известный, но до сих пор мало изученный вид // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2019. Вып. 228. С. 42–57.

Чурсина В.А., Вохтанцева К.В., Гайвас А.А. Основной вредитель дуба черешчатого на территории города Омска – дубовая широкоминирующая моль // Инновационные технологии в сельском хозяйстве: Матер. II Междунар. науч. конф. (г. Санкт-Петербург, июль 2016 г.). СПб.: Свое издательство, 2016. С. 21–26.

Both C., van Asch M., Bijlsma R.-G., van den Burg A.-B., Visser M.-E. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? // J. Anim. Ecol. 2009. V. 78. P. 73–83.

Bryant J.P., Chapin F.S. III, Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory // Oikos. 1983. V. 40. № 3. P. 357–368.

Buse A., Dury S.J., Woodburn R.J.W., Perrins C.M., Good J.E.G. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of pedunculate oak, winter moth and tits // Functional Ecology. 1999. V. 13. № S1. P. 74–82.

Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the winter moth (*Operophtera brumata* L.) // Functional Ecology. 1998. V. 12. № 5. P. 742–749.

Campbell R.W., Valentine H.T. Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth. USDA Forest Service Research Note NE-236. 1972. 331 p.

Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J. Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland // J. Ecol. 1966. V. 54. P. 65–85.

Chaar H., Colin F., Leborgne G. Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on sub-sequent growth // Canadian J. Forest Research. 1997. V. 27. № 10. P. 1614–1621.

Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S. Resource availability and plant antiherbivore defense // Science. 1985. V. 230. № 4728. P. 895–899.

Dury S.J., Good J.E.G., Perrins C.M., Buse A., Kaye T. The effects of increasing CO_2 and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects // Clobal Change Ecology. 1998. V. 4. № 1. P. 55–61.

Embree D.G. Effects of the winter moth on growth and mortality of red oak in Nova Scotia // Forest Science. 1967. V. 13. № 3. P. 295–299.

Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars // Ecology. 1970. V. 51. № 4. P. 565–581.

Hattory K., Ishida T.A., Miki K., Suzuki M., Kimura M.T. Differences in response to simulated herbivory between *Quercus crispula* and *Quercus dentata* // Ecol. Research. 2004. V. 19. № 3. P. 323–329.

Heichel G.H., Turner N.C. Phenology and leaf growth of defoliated hardwood trees // Perspectives in Forest Entomology. N.Y.: Acad. Press, 1976. P. 31–40.

Heichel G.H., Turner N.C. CO2 assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation // Oecologia. 1983. V. 57. № 1. P. 14–19.

Heichel G.H., Turner N.C. Branch growth and leaf numbers of red marple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation // Oecologia. 1984. V. 62. № 1. P. 1–6.

Hilton G.M., Packham J.R., Willis A.J. Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) // New Phytologist. 1987. V. 107. № 3. P. 603–612.

Jaworski T., Hilszczański J. The effect of temperature and humidity changes on insects development and their impact // Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers). 2013. V. 74. № 4. P. 345–355.

Kudo G. Herbivory pattern and induced responses to simulated herbivory in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* // Ecol. Research. 1996. V. 11. № 3. P. 283–289.

Leckey E.H., Smith D.M., Nufio C.R., Fornash K.F. Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient // Acta Oecologica. 2014. V. 61. P. 1–8.

MacLean D.A., Clark K.L. Mixedwood management positively affects forest health during insect infestations in Eastern North America // Canadian J. Forest Research. 2021. V. 51. https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0462

Magnoler A., Cambini A. Effects of artificial defoliation on the growth of cork oak // Forest Science. 1970. V. 16. № 3. P. 354–366.

Matošević D., Pernek M., Županić M. Leafminers as pests on oaks (*Quercus* spp.) in Croatia // Sumarski List. 2008. V. 132. № 11. P. 517–527.

May J.D., Killingbeck K.T. Effects of herbivore-induced nutrient stress on correlates of fitness and on nutrient resorption in scrub oak (*Quercus ilicifolia*) // Canadian J. Forest Research. 1995. V. 25. № 11. P. 1858–1864.

Moussa Z., Choueiri E., Hanna A. New invasive insects associated with oak forests in Lebanon // Arab Journal of Plant Protection. 2021. V. 39. № 2. P. 164–172.

Muzika R.M., Liebhold A.M. Changes in radial increment oh host and nonhost tree species with gypsy moth defoliation // Canadian J. Forest Research. 1999. V. 9. № 9. P. 1365–1373.

Nakamura T., Kimura M.T. Weak parasitoid-mediated apparent competition between two *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) leaf miner species on a deciduous oak *Quercus dentata* // Entomological Science. 2009. V. 12. № 3. P. 219–226.

Pearse I.S., Hipp A.L. Global patterns of leaf defenses in oak species // Evolution. 2012. V. 66. № 7. P. 2272–2286.

Picolo R., Terradas J. Aspects of crown reconstruction and leaf morphology in *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. after defoliation by *Lymantria dispar* L. // Acta oecologica (Oecologia plantarum). 1989. V. 10. № 1. P. 69–78.

Sato H. Differential resource utilisation and co-occurence of leafminers in oak (*Quercus dentata*) // Ecological Entomology. 2008. V. 16. № 1. P. 105–113.

Schultz J.C., Baldwin I.T. Oak quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae // Science. 1982. V. 217. P. 149–150.

Simmons M.J., Lee T.D., Ducey M.J., Dodds K.J. Invasion of winter moth in New England: effects of defoliation and site quality on tree mortality // Forests. 2014. V. 5. P. 2440–2463.

Southwood T.R.E. The number of species associated with various trees // J. Anim. Ecol. 1961. V. 30. № 1. P. 1–8.

Tikkanen O.-P., Lyytikäinen P.M.E. Adaptation of a generalist moth, *Operophtera brumata*, to variable budburst phenology of host plants // Entomologia Experimentalis et Applicata. 2002. V. 103. P. 123–133.

Tomescu R., Taut I., Covrig I., Simonca V. Study concerning *Tortrix viridana* attack on oak forests from Transylvanian private forest districts // ProEnvironment. 2014. V. 7. P. 21–25.

Valentine H.T., Houston D.R. Identifying mixed-oak stand susceptibility to Gypsy moth defoliation: an update [*Lymantria dispar, Quercus* species] // Forest Science. 1984. V. 30. № 1. P. 270–271.

Valentine H.T., Wallner W.E., Wargo P.M. Nutritional changes in host foliage during and after defoliation and their relation to the weight of gypsy moth pupae // Oecologia (Berlin). 1983. V. 57. P. 298–302.

Visser M.E., Holleman L.J.M. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology // Proc. R. Soc. Lond. 2000. V. 268. № 1464. P. 289–294.

Wargo P.M. Insects have defoliated my tree – now what's going to happen? // J. Arboriculture. 1978. V. 4. № 8. P. 169–175.

Wargo P.M. Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens // Annales des sciences forestières, INRA/EDP Sciences. 1996. V. 53. № 2–3. P. 359–368.

Wrzesińska D. Insects mining leaves of English oak *Quercus robur* L. in Bydgoszcz and its vicinity // Leśne Prace Badawcze / Forest Research Papers Grudzień. 2017. V. 78. № 4. P. 337–345.

Yazdanfar H., Daryaei M.G., Sendi J.J., Ghobari H. Effects of three *Quercus* species on feeding performance of the green oak leaf roller, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera: Tortricidae) // J. Crop Protection. 2015. V. 4 (Supplementary). P. 711–718.

Relationship of Different Species of Oak and Phyllophages as an Object of Biogeocenotic Research

I. A. Utkina[1, *] and V. V. Rubtsov[1]

[1]*Institute of Forest Science RAS, Sovetskaya str., 21, Uspenskoe, Moscow region, 143030 Russia*

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

The analysis of the literature concerning interactions in the "home tree – insects" system is carried out using the example of various oak species growing in different parts of the northern hemisphere and insects feeding on their foliage. It is shown that the nature of the responses of trees of different species to the loss of a part of the leaf surface is in many respects similar: the germination of reserved and dormant buds, the regrowth of new foliage, which contributes to the gradual normalization of physiological processes in the crowns. It is noted that quite a lot of data has already been accumulated showing the influence of the modern climate (an increase or decrease in precipitation, uneven distribution, an increase in air temperature) on the change in the role of insects of different groups (leaf-eating, miners, gall producers). This can affect the condition of oak plantations and their silvicultural characteristics.

Keywords: oak, Quercus, oak stands, phyllophages, leaf-eating insects, leafminers, gall-producers.

REFERENCES

Both C., van Asch M., Bijlsma R.-G., van den Burg A.-B., Visser M.-E., Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *J. Animal Ecology*, 2009, Vol. 78, pp. 73–83.

Bryant J.P., Chapin F.S. III, Klein D.R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory, *Oikos*, 1983, Vol. 40, No. 3, pp. 357–368.

Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M., Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional quality of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the

winter moth (*Operophtera brumata* L.), *Functional Ecology*, 1998, Vol. 12, No. 5, pp. 742–749.

Campbell R.W., Valentine H.T., Tree condition and mortality following defoliation by the gypsy moth, *USDA Forest Service Research Note NE-236*, 1972, 331 p.

Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J., Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland, *J. Ecology*, 1966, Vol. 54, pp. 65–85.

Chaar H., Colin F., Leborgne G., Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on sub-sequent growth, *Canadian J. Forest Research*, 1997, Vol. 27, No. 10, pp. 1614–1621.

Chursina V.A., Vokhtantseva K.V., Gayvas A.A., Osnovnoy vreditel' duba chereshchatogo na territorii goroda Omska – dubovaya shirokominiruyushchaya mol' (The main pest of pedunculate oak on the territory of the city of Omsk is the brown oak slender), *Innovatsionnyye tekhnologii v sel'skom khozyaystve*: Mater. II Mezhdunar. nauch. konf. (g. Sankt-Peterburg, iyul' 2016 g.). SPb.: Svoye izdatel'stvo, 2016, pp. 21–26.

Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S., Resource availability and plant antiherbivore defense, *Science*, 1985, Vol. 230, No. 4728, pp. 895–899.

Dovnar-Zapol'skiy D.P., Ocherk entomofauny chereshchatogo duba (*Quercus robur*) v yevropeyskoy chasti SSSR (An outline of the entomofauna of the pedunculate oak (*Quercus robur*) in the European part of the USSR), *Zoologicheskiy zhurnal*, 1954, Vol. 33, No. 4, pp. 794–806.

Dury S.J., Good J.E.G, Perrins C.M., Buse A., Kaye T., The effects of increasing CO_2 and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects, *Clobal Change Ecology*, 1998, Vol. 4, No. 1, pp. 55–61.

Embree D.G., Effects of the winter moth on growth and mortality of red oak in Nova Scotia, *Forest Science*, 1967, Vol. 13, No. 3, pp. 295–299.

Evdoshenko S.I., Dendrofil'nyye minery-fillobionty – vrediteli zelenykh nasazhdeniy Brestskogo Poles'ya: vesennyaya i vesenne-letnyaya fenologicheskiye gruppy (Dendrophilic phyllobiont miners – pests of green plantations in Brest Polesie: spring and spring-summer phenological groups), *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta*, Ser. 2, 2013, No. 2, pp. 29–33.

Feeny P., Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars, *Ecology*, 1970, Vol. 51, No. 4, pp. 565–581.

Glyakovskaya Ye.I., Ryzhaya A.V., Invazivnyye vidy fitofagov v kompleksakh introdutsirovannykh rasteniy zelenykh nasazhdeniy Grodnenskogo Poneman'ya, Belarus' (Invasive phytophagous species in complexes of introduced plants of green spaces of Grodno Ponemanye, Belarus), *Evraziatskiy entomologitcheskii zhurnal*, 2018, Vol. 17(2), pp. 87–91.

Golub V.B., Prostakov N.I., Khitsova L.N. Dinamika povrezhdennosti krony duba shirokominiruyushchey mol'yu (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) v Usmanskom boru (Voronezhskaya oblast') (Dynamics of damage to the oak crown by broad-minded moth (*Acrocercops brongniardella* F., Lepidoptera, Gracillariidae) in Usmansky pine forest (Voronezh region)), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPbGLTA, 2011, Vol. 196, pp. 29–36.

Hattory K., Ishida T.A., Miki K., Suzuki M., Kimura M.T., Differences in response to simulated herbivory between *Quercus crispula* and *Quercus dentata*, *Ecological Research*, 2004, Vol. 19, No. 3, pp. 323–329.

Heichel G.H., Turner N.C., Phenology and leaf growth of defoliated hardwood trees, In: *Perspectives in Forest Entomology*, N.Y.: Acad. Press, 1976, pp. 31-40.

Heichel G.H., Turner N.C., CO_2 assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation, *Oecologia*, 1983, Vol. 57, No. 1, pp. 14–19.

Heichel G.H., Turner N.C., Branch growth and leaf numbers of red marple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): response to defoliation, *Oecologia*, 1984, Vol. 62, No. 1, pp. 1–6.

Hilton G.M., Packham J.R., Willis A.J., Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.), *New Phytologist*, 1987, Vol. 107, No. 3, pp. 603–612.

Hryhoryuk Y.A., Yavorovskyy P.P., Stefanovskaya T.R., Monitorynh i rehulyatsiya chysel-nosti dubovoї shyrokomynuyuchoї moly (*Coriscium*(=*Acrocercops*) *brongniardella* F.) v lesoparkovoy zone Kyeva (Monitoring and regulation of the number of brown oak slender (*Coriscium*(= *Acrocercops*) *brongniardella* F.) in the forest park zone of Kyiv), *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. Ser. Biol.*, 2014, No. 4(61), pp. 101–105.

Jaworski T., Hilszczański J., The effect of temperature and humidity changes on insects development and their impact, *Leśne Prace Badawcze* (Forest Research Papers), 2013, Vol. 74, No. 4, pp. 345–355.

Kudo G., Herbivory pattern and induced responses to simulated herbivory in *Quercus mongolica* var. grosseserrata, *Ecological Research*, 1996, Vol. 11, No. 3, pp. 283–289.

Leckey E.H., Smith D.M., Nufio C.R., Fornash K.F., Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient, *Acta Oecologica*, 2014, Vol. 61, pp. 1–8.

Lyamtsev N.I., Dinamika populyatsii neparnogo shelkopryada v lesostepnykh dubravakh yevropeyskoy Rossii (Population dynamics of the gypsy moth in the forest-steppe oak forests of European Russia), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 366–374.

Lyamtsev N.I., Isayev A.S., Modifikatsiya tipov vspyshek massovogo razmnozheniya neparnogo shelkopryada v zavisimosti ot ekologo-klimaticheskoy situatsii (Modification of the types of outbreaks of mass reproduction of the gypsy moth depending on the ecological and climatic situation), *Lesovedenie*, 2005, No. 5, pp. 3–9.

MacLean D.A., Clark K.L., Mixedwood management positively affects forest health during insect infestations in Eastern North America, *Canadian J. Forest Research*, 2021, Vol. 51.
https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0462

Magnoler A., Cambini A., Effects of artificial defoliation on the growth of cork oak, *Forest Science*, 1970, Vol. 16, No. 3, pp. 354–366.

Matošević D., Pernek M., Županić M., Leafminers as pests on oaks (*Quercus* spp.) in Croatia, *Šumarski List*, 2008, Vol. 132, No. 11, pp. 517–527.

May J.D., Killingbeck K.T., Effects of herbivore-induced nutrient stress on correlates of fitness and on nutrient resorption in scrub oak (*Quercus ilicifolia*), *Canadian J. Forest Research*, 1995, Vol. 25, No. 11, pp. 1858–1864.

Moussa Z., Choueiri E., Hanna A., New invasive insects associated with oak forests in Lebanon, *Arab Journal of Plant Protection*, 2021, Vol. 39, No. 2, pp. 164–172.

Muzika R.M., Liebhold A.M. Changes in radial increment oh host and nonhost tree species with gypsy moth defoliation, *Canadian J. Forest Research*, 1999, Vol. 9, No. 9, pp. 1365–1373.

Nakamura T., Kimura M.T., Weak parasitoid-mediated apparent competition between two *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) leaf miner species on a deciduous oak *Quercus dentata*, *Entomological Science*, 2009, Vol. 12, No. 3, pp. 219–226.

Nikitenko H.M., Fursov V.N., Svyrydov S.V., Humovskyy A.V., Kotenko F.P., Narol'skyy T.B., Tolkanyts V.Y., Dubova shyrokominuyucha mil- ta inshi minuyuchi luskokryli na dubi. Povidomlennya 3. Pryrodni vorohy minuyuchykh shkidnykiv duba v Ukrayini na sumizhnykh terytoriyakh (Brown oak slender and other miners on oak. Message 3. Natural enemies of miners pests of oak in Ukraine in adjacent territories), *Vestnyk zoolohyy*, 2005, Vol. 39, No. 4, pp. 35–47.

Pearse I.S., Hipp A.L., Global patterns of leaf defenses in oak species, *Evolution*, 2012, Vol. 66, No. 7, pp. 2272–2286.

Picolo R., Terradas J., Aspects of crown reconstruction and leaf morphology in *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. after defoliation by *Lymantria dispar* L., *Acta oecologica (Oecologia plantarum)*, 1989, Vol. 10, No. 1, pp. 69–78.

Ponomarev V.I., Gninenko Yu.I., Il'inykh A.V., Sokolov G.I., Andreyeva Ye.M. *Neparnyy shelkopryad v Zaural'ye i Zapadnoy Sibiri* (Gypsy moth in the Trans-Urals and Western Siberia), Yekaterinburg: UrO RAN, 2012 321 p.

Ponomarev V.I., Sokolov G.I., Klobukov G.I., Dinamika plotnosti zaural'skoy populyatsii neparnogo shelkopryada v 2003–2013 gg. (Dynamics of the density of the Trans-Ural population of the gypsy moth in 2003–2013), *Lesovedenie*, 2016, No. 3, pp. 223–235.

Rubtsov V.V., Utkina I.A., *Adaptatsionnyye reaktsii duba na defoliatsiyu* (Adaptive reactions of oak to defoliation), M.: Grif, 2008. 302 p.

Rubtsov V.V., Utkina I.A., Reaktsiya nasekomykh-fillofagov na sovremennyye izmeneniya klimata (Response of forest phyllophagous insects to climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.

Sato H., Differential resource utilisation and co-occurence of leafminers in oak (*Quercus dentata*), *Ecological Entomology*, 2008, Vol. 16, No. 1, pp. 105–113.

Schultz J.C., Baldwin I.T., Oak quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae, *Science*, 1982, Vol. 217, pp. 149–150.

Rubtsov V.V., Utkina I.A., Reaktsiya nasekomykh-fillofagov na sovremennyye izmeneniya klimata (Response of forest phyllophagous insects to climate change), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 375–384.

Simmons M.J., Lee T.D., Ducey M.J., Dodds K.J., Invasion of winter moth in New England: effects of defoliation and site quality on tree mortality, *Forests*, 2014, Vol. 5, pp. 2440–2463.

Southwood T.R.E., The number of species associated with various trees, *J. Animal Ecology*, 1961, Vol. 30, No. 1, pp. 1–8.

Tikkanen O.-P., Lyytikäinen P.M.E., Adaptation of a generalist moth, *Operophtera brumata*, to variable budburst phenology of host plants, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, Vol. 103, pp. 123–133.

Tomescu R., Taut I., Covrig I., Simonca V., Study concerning *Tortrix viridana* attack on oak forests from Transylvanian private forest districts, *ProEnvironment*, 2014, Vol. 7, pp. 21–25.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Zimnyaya pyadenitsa (*Operophtera brumata*) kak ob''yekt otechestvennykh i zarubezhnykh issledovaniy (Winter moth (*Operophtera brumata*) as an object of domestic and foreign research), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPb GLTU, 2015, Vol. 211, pp. 119–134.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Issledovaniya fenologicheskikh form duba chereshchatogo (Research of phenological forms of pedunculate oak), *Lesovedenie*, 2016, No. 6, pp. 466–475.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Ustoychivost' fenologicheskikh form duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) k neblagopriyatnym vneshnim faktoram (Resistance of phenological forms of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) to unfavorable external factors), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPbGLTU, 2017, Vol. 220, pp. 200–211.

Utkina I.A., Rubtsov V.V., Dubovaya shirokominiruyushchaya mol' – davno izvestnyy, no do sikh por malo izuchennyy vid (Brown oak slender is a long-known, but still poorly studied species), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, SPb.: SPbGLTU, 2019, Vol. 228, pp. 42–57.

Valentine H.T., Houston D.R., Identifying mixed-oak stand susceptibility to Gypsy moth defoliation: an update [*Lymantria dispar*, *Quercus* species], *Forest Science*, 1984, Vol. 30(1), pp. 270–271.

Valentine H.T., Wallner W.E., Wargo P.M., Nutritional changes in host foliage during and after defoliation and their relation to the weight of gypsy moth pupae, *Oecologia* (Berlin), 1983, Vol. 57, pp. 298–302.

Visser M.E., Holleman L.J.M., Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology, *Proceedings of the Royal Society of London*, 2000, Vol. 268(1464), pp. 289–294.

Vorontsov A.I., Iyerusalimov Ye.N., Mozolevskaya Ye.G., Rol' listogryzushchikh nasekomykh v lesnom biogeotsenoze (Role of leaf-eating insects in a forest biogeocoenosis), *Zhurnal obshchey biologii*, 1967, Vol. 28, No. 2, pp. 172–178.

Wargo P.M., Insects have defoliated my tree – now what's going to happen? *J. Arboriculture*, 1978, Vol. 4(80, pp. 169–175.

Wargo P.M., Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens, *Annales des sciences forestières*, INRA/EDP Sciences, 1996, Vol. 5(2–3), pp. 359–368.

Wrzesińska D., Insects mining leaves of English oak *Quercus robur* L. in Bydgoszcz and its vicinity, *Leśne Prace Badawcze* (Forest Research Papers), 2017, Vol. 78(4), pp. 337–345.

Yazdanfar H., Daryaei M.G., Sendi J.J., Ghobari H., Effects of three *Quercus* species on feeding performance of the green oak leaf roller, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera: Tortricidae), *J. Crop Protection*, 2015. Vol. 4 (Supplementary), pp. 711–718.

ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2021, № 5, с. 555–560

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.7:502.7

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ НАСЕКОМЫХ ЕЛИ СИБИРСКОЙ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ ЯКУТИИ[1]

© 2021 г. А. И. Аверенский*

Якутский научный центр СО РАН, просп. Ленина, 41, Якутск, 677007 Россия

**E-mail: insaai@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.2020 г.
После доработки 18.11.2020 г.
Принята к публикации 03.06.2021 г.

Представлены результаты многолетних исследований насекомых – вредителей ели сибирской (*Picea obovata*) в среднетаежных лесах Якутии. Состав хвоегрызущих насекомых приведен по литературным данным прошлых лет, но видовые названия вредителей переработаны согласно новой номенклатуре. Данные по стволовым вредителям ели и вредителям шишек и семян значительно дополнены. Впервые для региона изучен состав галлиц-семяедов. Описан новый вид *Kaltenbachiola anastasiae* Fedotova et Averenskij, sp. n. Впервые для Сибири указан вид *K. strobi* Winnetz, 1853 и мелкие представители отряда Hymenoptera (Eulopidae,Torymidae, Platygastridae). Таким образом, выявленная фауна насекомых – вредителей ели представлена 61 видом. Из них в шишках и семенах ели развивается 11 видов насекомых, на хвое ели – сосущие (Homoptera. Aphidoidea) 5 видов, хвоегрызущие из двух отрядов (Hymenoptera: Symphyta – 23; Lepidoptera: Geometridae, Lymantriidae – 2 вида. Стволовые вредители ели представлены Coleoptera – 18 видов и Hymenoptera: Siricidae – 2 вида.

Ключевые слова: ель сибирская, сосущие, хвоегрызущие, стволовые вредители, мухи-галлицы, насекомые-конофаги, пилильщики, филлофаги.

DOI: 10.31857/S0024114821050028

Северная граница средней тайги в Якутии проходит по левобережью бассейна р. Вилюй на широте 64°–65°, далее по южным предгорьям Центрального Верхоянья, восточная граница опускается с севера на юг по 136°–137° в. д., на юге и на западе совпадает с административной (Тимофеев, 1980; Тимофеев и др., 1994). Зональным типом растительности региона являются леса из лиственницы. На долю лиственничников приходится 77.6% лесопокрытой площади и 80.4% общего запаса древесины лесов среднетаежной подзоны Якутии. Одна из главных лесообразующих пород лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.) распространена на запад Якутии до 120° в. д., восточнее ее заменяет лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.). Сосновые леса представлены сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Они тяготеют к хорошо прогреваемым южным склонам и вершинам увалов, образуя ленточные леса в Центральной Якутии и относительно крупные массивы в Южной Якутии. На долю сосняков приходится 10.6% лесопокрытой площади территории региона и 12.7% общего запаса древесины. Ельники встречаются практически на всей территории среднетаежной подзоны Якутии. Одной из основных лесообразующих темнохвойных пород с узким ареалом на территории Якутии является ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Западнее р. Лена ель вместе с лиственницей Гмелина образует северную границу лесов. Восточная граница ее ареала идет по левому берегу р. Лена и достигает пос. Жиганск. Далее ее ареал переходит на правый берег и охватывает предгорья Верхоянского хребта и правобережья рр. Лена и Алдан. В засушливых центральных районах Якутии ель растет узкими лентами вдоль рек, речек, ручьев и на островах р. Лена (Аверенский, Исаев, 2013). Хозяйственного значения древесина ели не имеет, однако еловые леса привлекают многих охотничье-промысловых зверей: здесь обитают соболь, белка, горностай, колонок и др.

[1] Работа частично выполнена в рамках госзадания ИБПК СО РАН 2018–2020 г. по теме “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (АААА-А17-117020110056-0).

ОБЪЕКТЫ и МЕТОДИКА

В Центральной Якутии стационарные исследования насекомых – вредителей леса проводились в окрестностях г. Якутска Е.С. Петренко (1965). Однако вредители ели им не изучались, имеется лишь указание, что привезенные из юго-западных районов Якутии шишки ели были сильно повреждены насекомыми-конофагами. Начиная с 1963–1964 гг. сбор и изучение вредных дендрофильных чешуекрылых проводился Ю.Н Аммосовым (1966а, б) в центральных районах. А далее (с 1968 по 1974 г.) начались плановые исследования лесной энтомофауны на территории южных и юго-западных районов под руководством Ю.Н. Аммосова). Несмотря на это из отряда чешуекрылых (Lepidoptera) за данный период на шишках и семенах ели отмечено всего 2 вида: *Laspeyresia strobiella* L. – массовый вредитель шишек ели по всей среднетаежной зоне Якутии и *Dioryctria abietella* F. – встречается относительно редко (Аммосов, 1975). На результатах этих работ базировались дальнейшие исследования чешуекрылых Якутии (Бурнашева, 2011), среди которых более детально изучены виды семейства Geometridae (Бурнашева, Беляев, 2011). Для шишек ели добавлен вид *Eupithecia abietaria* Goeze.

Пилильщики на ели изучались в рамках общей темы по вредителям лесов в юго-западных и южных районах Якутии (Каймук, 1972, 1974, 1975, 1988). В настоящее время исследования фауны и биологии пилильщиков продолжены А.А. Поповым (Попов, Каймук, 2010; Попов, 2011, 2014).

Шишки ели представляют собой отдельную среду обитания насекомых, в которой формируется собственная микрогруппировка вредителей. Ю.Н. Амммосов (1975, 2008) в своих исследованиях вредных насекомых в лесах Южной и Юго-Западной Якутии приводит сведения заражения шишек ели такими насекомыми-вредителями, как *Dasychira abietis* Schiff., *Cephaleia arvensis* Panz., *C. abietis* L., *Gilphinia polytoma* Htg., *G. hercyniae* Htg., *Pristiphora abietina* Chryst. В том числе указано, что по всей среднетаежной подзоне шишки и семена ели повреждает массовый вид *Laspeyresia strobiella* L. и реже – *Dioryctria abietella* F.

В 2013–2016 гг. в центральных районах Якутии нами с участием школьников Намского улуса проводился сбор и учет насекомых – вредителей шишек и семян ели. Сборы шишек для анализа на зараженность насекомыми проводился с начала установления снежного покрова (октябрь) в районах Центральной Якутии. Нами шишки добывались путем сбивания длинным шестом с доступных по высоте деревьев ели и на снегу в окрестностях населенных пунктов Намского улуса (с. Хомустах) и на дачных участках в окрестностях г. Якутска. В зимнее время шишки собирали на снегу и ветровалах (январь-февраль) охотники за соболем в отдаленных от населенных пунктов охотугодьях. Температура воздуха в этот период достигала минус 50 градусов и ниже. Половина полученных нами шишек сразу после оттаивания в лаборатории анализировалась для сбора содержимого (яйца, личинки, экзувии насекомых) и определения процента зараженности шишек и семян. Остальные шишки помещались в садки для выплода имаго конобионтов при комнатной температуре. Сборы всех насекомых хранили в 75%-м спирте.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данная работа основана на материалах собственных многолетних исследованиях (вредители шишек, семян, древесины и коры), а также литературных данных прошлых лет (хвоегрызушие и сосущие).

Сосущие насекомые на ели представлены в основном тлями (Homoptera, Aphidinea). Причем фауна тлей древесных пород изучалась Д.А. Новиковым только в Центральной (на лево- и правобережье р. Лена: гг. Якутск, Покровск, сс. Октемцы, Еланка, Качикатцы; левобережье р. Амга (с. Хаптагай) и р. Алдан (пос. Мегино-Алдан) Якутии (Новиков, 1976, 1988). Среди них для ели указаны: тли – *Cinara cistata* Buckt., *C. costata* Zett., *C. bogdani* Mordv., *C. pilicornis* Hart. и хермес желтый – *Sacciphantes abietis* L.). Хозяйственное значение для ели может иметь лишь хермес желтый. Вредитель образует галлы на молодых побегах, из которых происходит выплод многочисленного сосущего потомства, отчего хвоя желтеет, осыпается и побег погибает. Особенно заметна его роль на озеленительных посадках ели в населенных пунктах.

В группировке хвоегрызущих насекомых или филлофагов доминируют пилильщики (Hymenoptera, Symphyta). Для ели было указано (Попов, 2011, 2014) 23 вида – *Cephalcia arvensis* Panz., *C. abietis* L., *Gilpinia coreana* Takagi, *G. polytoma* (Hartig), *G. hercyniae* (Hartig), *G. fennica* (Forsius), *Pikonema insigne* (Hartig), *P. scutellatum* (Hartig), *Sharliphora ambigua* Fall., *Pristiphora abietina* (Christ), *P. ambigua* Fall., *P. decipiens* (Ensl.), *P. gerula* (Konow), *P. leucopodia* (Hartig), *P. nigriceps* (Hartig), *P. piceae* (Zhelochovtsev, 1988), *P. robusta* (Konow), *P. saxesenii* (Hartig), *P. tenuicornis* (Lindqvist), *P. decipiens* (Enslin), *P. nigella* (Forst.), *Pachynematus montanus* (Zaddach), *P. scutellatus* (Hartig). Анализ многолетних исследований пилильщиков-филлофагов в

среднетаежной подзоне Якутии показал, что среди значительного разнообразия пилильщиков питающихся на ели, видов, наносящих существенный вред деревьям ели, не отмечено.

Установленный состав насекомых, заселяющих шишки ели сибирской (*Picea obovata*), включает в основном чешуекрылых (Lepidoptera) (6 видов из 4 семейств): (Psychidae) – *Praesolenobia desertella* (Rebel), (Tortricidae) – *Cydia strobilella* (L.), *C. illutana* (H.-S.), (Pyralidae) – *Assara terebrella* (Zincken), *Dioryctria abietella* (Denis et Schiff.), (Geometridae) – *Eupithecia abietaria* (Goeze). В дополнение к данному списку нами выведены в садках ранее не исследованные в регионе галлицы-семяеды (Diptera, Cecidomyiidae) и мелкие представители из отряда Hymenoptera (Eulopidae, Torymidae, Platygastridae).

Установлен и состав мух-галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), развивающихся в шишках ели, среди которых описан новый для науки вид семяеда *Kaltenbachiola anastasiae* Fedotova et Averenskij, sp. n. и выявлен впервые для Сибири вид *Kaltenbachiola strobi* Winnertz, 1853 (Федотова, Аверенский, 2016).

Подтверждено также, что шишки, семена и стержень шишек ели (*Picea obovata*) в регионе повреждают гусеницы чешуекрылых – *Petrova perangustata*, *Dioryctia abietella,* а также отмечается высокая локальная степень зараженности (до 100%) шишковой листоверткой (*Laspeyresia strobilella*) (Аверенский, 2018).

Многолетние исследования группировок насекомых – вредителей древесины юго-западных и южных районов Якутии проводились нами с 1967 по 1978 г. в рамках общей программы лаборатории энтомологии института биологии СО РАН в наиболее важных лесопромышленных районах. Сборы и учет стволовых вредителей проводился согласно методикам В.Н. Старка (1931б), Е.С. Петренко (1965) и др.

Первые более полные сведения о короедах-вредителях, в том числе на ели Якутии, известны из работы В.Н. Старка "Материалы к фауне короедов (Ipidae, Coleoptera) Якутии" (Старк, 1931а). Далее в монографической сводке "Короеды. Фауна СССР" автор приводит для Якутии те же виды (Старк, 1952). Однако в дальнейшем, часть из указанных автором, а именно сборы с елей по Верхоянскому и Вилюйскому хребтам, до настоящего времени нами не обнаруживалась. В связи с этим остаются сомнения по поводу распространения отдельных видов короедов в Якутии, ввиду того, что административные границы Якутской губернии и Республики Саха (Якутия) не совпадают. По-видимому, эти насекомые собраны в соседних областях Сибири (в Иркутской области). Кроме того, нет точных указаний пунктов сбора короедов, что может привести к путанице в данных о распространении отдельных видов. Более полные сведения о них можно найти в нашей совместной с В.М. Яновским обзорной публикации по короедам Якутии (Аверенский, Яновский, 2008).

В результате установлено, что группировка ксилофагов ели отличается довольно значительным разнообразием (20 видов). Из отряда Coleoptera обнаружено 18 видов из 4 семейств: **Buprestidae** – *Chrysobotris chrysostigma* L., *Phaenops guttulata* Gebl., *Anthaxia quadripunctata* L.; **Cerambycidae** – *Monochamus urussovi* Fisch., *M. sutor* L., *M. impulviatus* Motsch., *M. saltuarius* Gebl., *Semanotus undatus* (L.); **Bostrychidae** – *Stephanopachys substriatus* Payk.; **Scolytidae** – *Dendroctonus micans* Kug., *Polygraphus subopacus* Thoms, *Carphoborus teplouchovi* Spess., *Pityogenes chalcographus* L., *I. subelongatus* Motsch., *I. duplicatus* Sahlb., *I. typographus* L., *Trypodendron lineatum* Ol., *Orthotomicus suturalis* Gyll. На ели отмечены также 2 вида семейства рогохвостов (Hymenoptera: **Siricidae**) – *Urocerus gigas taiganus* Bens., *Sirex juvencus* L. (Аверенский, 1971а, б, 1979; Аммосов, Аверенский, 1971).

Установлено, что на первоначальном этапе ослабления ели существенный вред наносят короеды (*Carphoborus teplouchovi, Ips typographus, I. subelongatus*). а в даьнейшем происходит массовое размножение усачей рода Monochamus (особенно *M. urussovi*, *M. sutor*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, путем анализа литературы и собственных многолетних исследований лесной энтомофауны удалось установить, что число видов насекомых, связанных с елью сибирской пищевыми связями, на территории средней тайги Якутии насчитывает 61. В том числе уточненная группировка насекомых, развивающихся в шишках и семенах ели, составляет 11 видов, хвоегрызущих насекомых – 25, сосущих (тлевые) – 5, вредителей древесины и коры (ксилофагов) – 20 видов.

***

Автор приносит искреннюю благодарность за помощь в определении материала по новым сборам с шишек ели: д-ру биол. наук В.Е. Гохману, г. Москва (Hymenoptera: Eulopidae, Torymidae, Platygastridae), д-ру биол. наук З.А. Федотовой, г. Санкт-Петербург (Diptera: Cecidomyiidae), канд. биол. наук А.П. Бурнашевой, г. Якутск, ИБПК СО РАН (Lepidoptera).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверенский А.И. К фауне короедов (Coleoptera, Ipidae) хвойных пород Юго-Западной Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: кн. изд-во, 1971а. С. 12–16.

Аверенский А.И. Усачи (Coleoptera, Cerambycidae) Юго-Западной Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: кн. изд-во, 1971б. С. 7–11.

Аверенский А.И. Стволовые вредители на гарях в лесах Южной Якутии // Лесные пожары в Якутии и их влияние на природу леса /Отв. ред. И.П. Щербаков. Новосибирск: Наука, 1979. С. 181–195.

Аверенский А.И. Насекомые-карпофаги средней тайги Якутии // "Sciences of Europe". V. 2. № 33(33). Biological Siences. 2018. С. 13–14

Аверенский А.И., Исаев А.П. Насекомые – главнейшие вредители лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 2013. 167 с.

Аверенский А.И., Яновский В.М. Короеды (Coleoptera, Scolytidae) Якутии // Евразиатский энтомологический журн. М.; Новосибирск: Наука, 2008. Т. 7. Вып. 1. С. 23–30.

Аммосов Ю.Н. К экологии чешуекрылых-дендрофагов Центральной Якутии //Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатки, Магаданской области. М.-Л.: Наука, 1966 а. С. 125–138.

Аммосов Ю.Н. Чешуекрылые – дендрофаги Центральной Якутии // Тезисы докладов годичной сессии ДВФ СО АН СССР. Владивосток: изд-во ДВ филиала СО АН СССР, 1966б. С. 46–47.

Аммосов Ю.Н. Дендро- и тамнофильные фитотрофные энтомоценозы средней тайги Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1975. С. 3–11.

Аммосов Ю.Н. Материалы по фауне и биологии низших чешуекрылых (Microlepidoptera) Якутии // Исследования членистоногих животных в Якутии: Сб. науч. статей. Якутск: изд-во Якутского научного центра СО РАН, 2008. С. 32–57.

Аммосов Ю.Н., Аверенский А.И. Насекомые – вредители лесов Южной Якутии // Охрана природы Якутии. Иркутск: восточно-сибирское кн. изд-во, 1971. С. 126–134.

Бурнашева А.П. Трофические связи пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Центральной и Юго-Западной Якутии // Труды Русского энтомологического общества. СПб.: изд-во РАН, 2011. Т. 82. С. 65–74.

Бурнашева А.П., Беляев Е.А. Новые сведения по фауне пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Якутии // Труды Русского энтомологического общества. СПб.: изд-во РАН, 2001. Т. 82. С. 57–66.

Каймук Е.Л. Материалы по фауне пилильщиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea) Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1972. С. 71–90.

Каймук Е.Л. Заметки по ландшафтно-биотопическому распределению пилильщиков Южной Якутии // Фаунистические ресурсы Якутии. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1974. С. 120–124.

Каймук Е.Л. Хвоегрызущие пилильщики (Hymenoptera, Symphyta) Южной Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1975. С. 24–32.

Каймук Е.Л. Хвоегрызущие пилильщики подсемейства Nematinae Центральной Якутии // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1988. С. 81–87.

Новиков Д.А. О видовом составе и трофических связях тлей Центральной Якутии // Биологические проблемы Севера. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1976. С. 15–16.

Новиков Д.А. К видовому составу и экологии тлей древесно-кустарниковых пород Центральной Якутии // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии: Сб. научн. тр. Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1988. С. 20–29.

Петренко Е.С. Насекомые – вредители лесов Якутии. М.: Наука, 1965. 167 с.

Попов А.А. Конспект дендро-тамнобионтных пилильщиков семейства Tenthredinidae (Hymenoptera, Symphyta) Якутии // Труды русского энтомологического общества. СПб., 2011. Т. 82. С. 77–88.

Попов А.А. Фауна и экология тамно- и дендробионтных пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Центральной Якутии: Дис. канд. биол. наук: 03.02.05 – Энтомология. Якутск: изд-во ИБПК СО РАН, 2014. 196 с.

Попов А.А., Каймук Е.Л. Пилильщики семейства Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) Якутии // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81. Вып. 2. С. 67–73.

Старк В.Н. Материалы к фауне короедов (Ipidae, Coleoptera) Якутии // Научные результаты Якутской экспедиции Академии наук СССР 1925 и 1926 гг. // Ежегодник Зоологического музея Академии наук СССР. 1931а. Т. XXXII. С. 541–558.

Старк В.Н. Руководство по учету повреждений леса. М.: Сельхозгиз, 1931б. 335 с.

Старк В.Н. Короеды. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. М.; Л.: Наука, 1952. 462 с.

Тимофеев П.А. Леса Якутии. Якутское кн. изд-во, 1980. 148 с.

Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербаков И.П., Шурдук И.Ф., Волотовский К.А., Бойченко А.М., Медведева Н.С., Михалева Л.Г., Ситников Н.М. Леса среднетаежной подзоны Якутии. Изд-во: Якутский научный центр СО РАН, 1994. 140 с.

Федотова З.А., Аверенский А.И. Обзор галлиц, связанных с хвойными, с описанием нового вида Kaltenbachiola Helicke (Diptera, Cecidomyiidae: Lasiopterinae), повреждающего шишки ели сибирской (Picea obovata) в Якутии // Энтомологическое обозрение, Т. XCIV. Вып. 3. 2016. С. 626–648.

Insect Ecological Groups of Siberian Spruces in Middle Taiga Subzone of Yakutiya

A. I. Averenskiy*

Yakut Scientific Centre of the Siberian Branch of the RAS, Lenina ave, 41, Yakutsk, 677007 Russia
**E-mail: insaai@mail.ru*

The results of long-term studies of insect pests of Siberian spruce (*Picea obovata*) in the middle taiga forests of Yakutiya are presented. The composition of needle-eating insects is given according to the literature data of previous years, but the specific names of pests have been revised according to the new nomenclature. Data on the spruce stem, cones and seeds pests have been significantly amplified. For the first time the composition of seed-eating gall midges has been studied in this region. A new species *Kaltenbachiola anastasiae* Fedotova et Averenskij, sp. n was found and described. For the first time, the species *K. strobi* Winnetz, 1853 and small representatives of the order Hymenoptera (Eulopidae, Torymidae, Platygastridae) have been studied in Siberia. Thus, the identified spruce insect pest fauna is comprised by 61 species. 11 species of insects develop in the cones and seeds of spruce, while on the needles of spruces were found 5 species of sucking insects (Homoptera. Aphidoidea) and representatives of two orders of the needle eating insects (Hymenoptera: Symphyta – 23 species; Lepidoptera: Geometridae, Lymantriidae – 2 species). Spruce stem pests are represented by 18 species of Coleoptera and 2 species of Hymenoptera: Siricidae.

Keywords: Siberian spruce, sucking pest insects, needle-eating pest insects, stem pest insects, gall midges, cone-eating insects, sawflies, folivores.

Acknowledgements: The study was partially carried out within the framework of the State contract with the Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS of 2018-2020 "Fundamental and applied aspects of studying the diversity of the flora of North and Central Yakutia" № AAAA-A17-117020110056-0.

REFERENCES

Ammosov Y.N., Averenskii A.I., Nasekomye – vrediteli lesov Yuzhnoi Yakutii (Insects – pests of the forests of South Yakutia), In: *Okhrana prirody Yakutii* (Nature Protection of Yakutia), Irkutsk: vostochno-sibirskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1971, pp. 126–134.

Ammosov Y.N., Cheshuekrylye – dendrofagi Tsentral'noi Yakutii (Lepidoptera – dendrophages of Central Yakutia), In: *Tezisy dokladov godichnoi sessii DVF SO AN SSSR* (Abstracts of the annual session of the Far Eastern Branch of the Siberian Branch of the USSR AS), Vladivostok: izdatel'stvo DV filiala SO AN SSSR, 1966б, pp. 46–47.

Ammosov Y.N., Dendro- i tamnofil'nye fitotrofnye entomotsenozy srednei taigi Yakutii (Dendro- and tamnophilic phytotrophic entomocenoses of the middle taiga of Yakutia), In: *Nasekomye srednei taigi Yakutii* (Insects of Yakutia middle taiga), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1975, pp. 3–11.

Ammosov Y.N., K ekologii cheshuekrylykh-dendrofagov Tsentral'noi Yakutii (On the ecology of lepidopteran dendrophages of Central Yakutia), In: *Entomofauna lesov Kuril'skikh ostrovov, poluostrova Kamchatki, Magadanskoi oblasti* (Entomofauna of the forests of the Kuril Islands, Kamchatka Peninsula, Magadan region), Moscow, Leningrad: Nauka, 1966a, pp. 125–138.

Ammosov Y.N., Materialy po faune i biologii nizshikh cheshuekrylykh (Microlepidoptera) Yakutii (Materials on the fauna and biology of the lower lepidoptera (Microlepidoptera) of Yakutia), In: *Issledovaniya chlenistonogikh zhivotnykh v Yakutii* (Research of arthropods in Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo nauchnogo tsentra SO RAN, 2008, pp. 32–57.

Averenskii A.I., Isaev A.P., *Nasekomye – glavneishie vrediteli lesov Yakutii* (Insects – the greatest injurious organisms of Yakutia forests), Novosibirsk: Nauka, 2013, 167 p.

Averenskii A.I., K faune koroedov (Coleoptera, Ipidae) khvoinykh porod Yugo-Zapadnoi Yakutii (To the fauna of bark beetles (Coleoptera, Ipidae) of conifers of Southwest Yakutia), In: *Vrednye nasekomye i gel'minty Yakutii* (Pest insects and helminths of Yakutia), Yakutsk: knizhnoe izdatel'stvo, 1971a, pp. 12–16.

Averenskii A.I., Nasekomye-karpofagi srednei taigi Yakutii (Insects karpovage middle taiga of Yakutia), *Sciences of Europe. Biological Sciences*, 2018, Vol. 2, No. 33(33), pp. 13–14.

Averenskii A.I., Stvolovye vrediteli na garyakh v lesakh Yuzhnoi Yakutii (Stem pests on burned-out areas in the forests of South Yakutia), In: *Lesnye pozhary v Yakutii i ikh vliyanie na prirodu lesa* (Wildfires in Yakutia and their impact on the nature of the forest), Novosibirsk: Nauka, 1979, pp. 181–195.

Averenskii A.I., Usachi (Coleoptera, Cerambycidae) Yugo-Zapadnoi Yakutii (Longhorns (Coleoptera, Cerambycidae) of Southwestern Yakutia), In: *Vrednye nasekomye i gel'minty Yakutii* (Pest insects and helminths of Yakutia), Yakutsk: knizhnoe izdatel'stvo, 1971б, pp. 7–11.

Averenskii A.I., Yanovskii V.M., Koroedy (Coleoptera, Scolytidae) Yakutii (Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) of Yakutia), *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal*, 2008, Vol. 7, No. 1, pp. 23–30.

Burnasheva A.P., Belyaev E.A., Novye svedeniya po faune pyadenits (Lepidoptera, Geometridae) Yakutii (New data on the fauna of geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae) of Yakutia. I), *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 2011, Vol. 82, pp. 57–66.

Burnasheva A.P., Troficheskie svyazi pyadenits (Lepidoptera, Geometridae) Tsentral'noi i Yugo-Zapadnoi Yakutii

(Trophic relationships of geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae) in the Central and South-Western Yakutia), *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 2011, Vol. 82, pp. 67–76.

Fedotova Z.A., Averenskii A.I., Obzor gallits, svyazannykh s khvoinymi, s opisaniem novogo vida *Kaltenbachiola* Helicke (Diptera, Cecidomyiidae: Lasiopterinae), povrezhdayushchego shishki eli sibirskoi (*Picea obovata*) v Yakutii (A synopsis of the gall midges associated with conifers, with description of a new species of the genus Kaltenbachiola hedicke (Diptera, Cecidomyiidae: Lasiopterinae) from Yakutia, damaging cones of the Siberian spruce (*Picea obovata*)), *Entomologicheskoe obozrenie*, 2016, Vol. XCIV, No. 3, pp. 626–648.

Kaimuk E.L., Khvoegryzushchie pilil'shchiki podsemeistva Nematinae Tsentral'noi Yakutii (Needle-eating sawflies of the subfamily Nematinae of Central Yakutia), In: *Nasekomye lugovo-taezhnykh biotsenozov Yakutii* (Insects of meadow-taiga biocenoses of Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1988, pp. 81–87.

Kaimuk E.L., Khvoegryzushchie pilil'shchiki (Hymenoptera, Symphyta) Yuzhnoi Yakutii (Needle-eating sawflies (Hymenoptera, Symphyta) of South Yakutia), In: *Nasekomye srednei taigi Yakutii* (Insects of the middle taiga of Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1975, pp. 24–32.

Kaimuk E.L., Materialy po faune pilil'shchikov (Hymenoptera, Tenthredinoidea) Yuzhnoi Yakutii (Materials on the fauna of sawflies (Hymenoptera, Tenthredinoidea) of South Yakutia), In: *Fauna i ekologiya nasekomykh Yakutii* (Fauna and ecology of insects in Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1972, pp. 71–90.

Kaimuk E.L., Zametki po landshaftno-biotopicheskomu raspredeleniyu pilil'shchikov Yuzhnoi Yakutii (Notes on the landscape-biotopic distribution of sawflies in South Yakutia), In: *Faunisticheskie resursy Yakutii* (Faunistic resources of Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1974, pp. 120–124.

Novikov D.A., *K vidovomu sostavu i ekologii tlei drevesno-kustarnikovykh porod Tsentral'noi Yakutii (Species composition and ecology of tree and shrub aphids in Central Yakutia), In:* Nasekomye lugovo-taezhnykh biotsenozov Yakutii *(Insects of meadow-taiga biocenoses of Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1988, pp. 20–29.*

Novikov D.A., *O vidovom sostave i troficheskikh svyazyakh tlei Tsentral'noi Yakutii (Species composition and trophic relationships of aphids in Central Yakutia), In:* Biologicheskie problemy Severa *(Biological challenges of the North), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskogo filiala SO AN SSSR, 1976, pp. 15–16.*

Petrenko E.S., Nasekomye – vrediteli lesov Yakutii *(Insects – pests of the forests of Yakutia), Moscow: Nauka, 1965, 167 p.*

Popov A.A., *Fauna i ekologiya tamno- i dendrobiontnykh pilil'shchikov (Hymenoptera, Symphyta) Tsentral'noi Yakutii. Dis. kand. biol. nauk* (Fauna and ecology of tamo- and dendrobiont sawflies (*Hymenoptera*, Symphyta) of Central Yakutia. Diss. of Candidate biol. sci.), Yakutsk: izdatel'stvo IBPK SO RAN 2014, 196 p.

Popov A.A., Kaimuk E.L., Pilil'shchiki semeistva Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) Yakutii (The *sawflies* of the family Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) of Yakutia), *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 2010, Vol. 81, No. 2, pp. 67–73.

Popov A.A., *Konspekt dendro-tamnobiontnykh pilil'shchikov semeistva Tenthredinidae (Hymenoptera, Symphyta) Yakutii (Synopsis of dendro-tamnobiotic sawflies of the family Tenthredinidae (Hymenoptera, Symphyta) of Yakutia),* Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 2011, Vol. 82, pp. 77–88.*

Stark V.N., Koroedy *(Bark beetles), Moscow, Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR, 1952, 461 p.*

Stark V.N., Materialy k faune koroedov (Ipidae, Coleoptera) Yakutii (Materials for the fauna of bark beetles (Ipidae, Coleoptera) of Yakutia), *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya Akademii nauk SSSR*, 1931a, Vol. XXXII, pp. 541–558.

Stark V.N., Rukovodstvo po uchetu povrezhdenii lesa *(Forest Damage Accounting Guidelines), Moscow: Sel'khozgiz, 1931, 335 p.*

Timofeev P.A., Isaev A.P., Shcherbakov I.P., Shurduk I.F., Volotovskii K.A., Boichenko A.M., Medvedeva N.S., Mikhaleva L.G., Sitnikov N.M., Lesa srednetaezhnoi podzony Yakutii *(Forests of the middle taiga subzone of Yakutia), Yakutsk: izdatel'stvo Yakutskii nauchnyi tsentr SO RAN, 1994, 140 p.*

Timofeev P.A., *Lesa Yakutii* (Forests of Yakutia), Yakutsk: Yakutskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1980, 151 p.